

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна

Кваліфікаційна наукова  
робота на правах рукопису

**Фу Хао**

УДК 575.162 + 575.89 + 633.113

**ДИСЕРТАЦІЯ**

**ПЕРЕДУМОВИ ГЕНЕТИЧНОГО ПОЛІПШЕННЯ  
ПШЕНИЦЬ ОДНОЗЕРНЯНОК**

Спеціальність 091 – Біологія  
(Галузь знань 09 – Біологія)

Подается на здобуття наукового ступеня доктора філософії

---

Дисертація містить результати власних досліджень.  
Використання ідей, результатів і текстів інших авторів має посилання на відповідне джерело

\_\_\_\_\_ Фу Хао

Наукові керівники:

Атраментова Любов Олексіївна, доктор біологічних наук, професор  
Богуславський Роман Львович, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник

Харків – 2024

## АНОТАЦІЯ

**Фу Хао. Передумови генетичного поліпшення пшениць однозернянок.** — Кваліфікаційна наукова робота на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії у галузі знань 09 Біологія за спеціальністю 091 Біологія — Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, Харків, 2024.

Роботу виконано на кафедрі генетики та цитології Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна та в лабораторії інтродукції та зберігання генетичних ресурсів рослин Інституту рослинництва імені В.Я. Юр'єва.

Пшениця однозернянка *Triticum monosocum* L. є однією з перших одомашнених зернових культур, культивування якої донедавна майже припинилося. Однак, в останні кілька десятиліть ця культура привертає дедалі більшу увагу вчених і споживачів. Однозернянка — джерело здорової їжі. Вона стійка до біотичних та абіотичних чинників середовища, не потребує засобів хімічного захисту. Це робить її особливо цінною з точки зору екології – для органічного землеробства та з огляду на економію витрат на вирощування, та обумовлює доцільність відродження цієї культури в сільськогосподарському виробництві. Перешкодою до широкого впровадження однозернянки є її близькість до диких пращурів: низька врожайність, важкий вимолот зерна, ламкість колоса, що призводить до втрат врожаю, схильність до вилягання стебел, що утруднює механізоване збирання.

Генетичне розмаїття однозернянок представлено чотирма видами: двома дикими — *T.urartu* Thum. ex Gandil. і *T.boeoticum* Boiss., двома культурними — *T. monosocum* L. і *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. і містить низку форм із поліпшеними характеристиками господарсько цінних ознак. Це дає змогу здійснити генетичне поліпшення цих пшениць шляхом гібридизації та селекції. Ефективність використання генетичного розмаїття культурної однозернянки та диких споріднених видів для її поліпшення визначається ступенем фенотипової

та генетичної вивченості рослини, що робить актуальним проведення відповідних досліджень.

У зв'язку з цим мета дослідження полягає в оцінці фенотипових характеристик зразків пшениці однозернянки та з'ясуванні закономірностей успадкування і рівня успадкованості господарсько значущих ознак залежно від строку висівання та напряму схрещування з метою генетичного поліпшення цієї культури.

Відповідно до поставленої мети було сформульовано такі завдання:

– оцінити фенотипові характеристики зразків пшениць однозернянок як вихідного матеріалу для генетичного поліпшення культури та встановити закономірності, пов'язані зі ступенем окультуреності;

– на основі багатовимірної аналізу диференціювати зразки пшениць однозернянок за водоутримувальною здатністю листків і колоса та параметрами цих органів на рівні видів і генотипів;

– за допомогою гібридологічного аналізу з'ясувати характер успадкування ознаки «тип розвитку» (озимість/ярість) у представників видів пшениць однозернянок;

– з'ясувати характер успадкування висоти рослин, продуктивної кущистості та забарвлення колоса в гібридів культурної однозернянки за умов озимої та ярої культури.

У результаті досліджень встановлено наступне.

У процесі доместикації однозернянки зменшилися висота стебла та довжина верхнього міжвузля, збільшилися показники «маса зерна з колоса», «маса 1000 зерен», та «кількість днів до колосіння»; не змінилися показники потенційної продуктивності «маса колоса» та «кількість колосків у колосі», проте показник реалізації цього потенціалу (кількість зерен у колосі) зменшився. У культурної однозернянки ознаки сильніше скорельовані, ніж у дикої, що свідчить про більшу фізіологічну гомеостатичність дикої предкової форми порівняно з культурною.

За коефіцієнтами вологовіддачі першого та другого листків у перерахунку на одиницю площі, а також вологовіддачі колоса на одиницю його довжини відносно посухостійкими є зразки культурної однозернянки *T. monosomit* UA0300113 (Сирія) та UA0300282 (Угорщина). Інші вивчені зразки всіх чотирьох видів не є посухостійкими. Зі збільшенням розмірів прапорцевого листка в однозернянок спостерігається тенденція до зменшення вологовіддачі на одиницю площі листка, тобто до збільшення водоутримувальної здатності. Водночас у межах виду, навпаки, збільшення площі прапорцевого листка має позитивний зв'язок із вологовіддачею.

Диким формам властивий озимий тип розвитку, культурним — ярий. За гібридизації дикої однозернянки з культурною домінує озимий тип розвитку. Відмінності між цими групами видів однозернянки контролюються одним-двома генами із сильним ефектом.

Відмінності між зразками однозернянки за висотою рослини зумовлені одним головним геном із різним ступенем домінування, а також адитивним ефектом генів. Успадковуваність висоти рослини у моделі головного гена становить 97–100 %, не виявляє реципрокного ефекту і практично не залежить від сезону посіву.

Рівень прояву продуктивної кущистості залежить від умов вегетації та у гібридів демонструє реципрокний ефект успадкування. Відмінності між зразками контролюються двома головними генами із серією полігенів. Успадковуваність кущистості в реципрокних комбінаціях становить 68–71 і 84–92 % відповідно.

Відмінності між зразками культурної однозернянки за забарвленням колоса контролюються двома генами з сильним ефектом і системою полігенів. Успадковуваність забарвлення колоса в моделі головного гена залежить від сезону сівби: за осінньої сівби становить 97–99 %, за весняної 67–72 % за відсутності реципрокного ефекту.

У кластерному аналізі як генетичну відстань використовували Евклідову відстань. З використанням методу Варда (Ward-Method) за генетичної відстані, кратної п'яти, зразки розділилися на три кластери.

До першого кластера увійшли всі вивчені 15 зразків диких однозернянок, що належать до *T.boeoticum* і *T.urartu*. За середнім значенням довжини колоса (10,9 см.) і кількістю зерен у колосі (54) цей кластер є найкращим. Показник маси тисячі зерен має найменшу величину (14,2 г) серед усіх. Плівчастість (41,2 %) у цьому кластері найвища. Висота стебла, кількість колосків у колосі, маса одного колоса, маса зерен з одного колоса та маса тисячі зерен, які є головними елементами продуктивності, мають найбільший коефіцієнт варіації. Таким чином, зразки цього кластера слід залучати як вихідний матеріал для підвищення продуктивності.

До другого кластеру увійшли єдиний зразок пшениці Сінської (*T.sinskajae* var. *sinskajae*, UA0300224) та комерційний сорт MV Alkor (*T.monococcum*), поряд із чотирма зразками із Сирії: UA0300115, UA0300116, UA0300112, UA0300113 та одним з Угорщини UA0300634. Цей кластер характеризується найнижчими середніми значеннями довжини верхнього міжвузля (51,4 см), висоти стебла (118 см), плівчастості (30,6 %) і найбільшим значенням маси тисячі зерен (33,2 г). Зразки цього кластера рекомендуються для створення сортів зі зниженою висотою стебла, крупнозерних і з полегшеним вимолотом.

Решта зразків культурних пшениць однозернянок увійшли до третього кластера. Він вирізняється найбільшими середніми значеннями кількості колосків у колосі (32), маси одного колоса (1,6 г), маси зерен з одного колоса (1,1 г). Кількість зерен у колосі характеризується найширшим діапазоном мінливості. Зразки даного кластера слід використовувати для створення сортів із крупним продуктивним колосом.

За результатами дослідження зроблено практичні рекомендації для селекції. Зокрема, для підвищення продуктивності рослин сортів доцільно використовувати 15 зразків диких однозернянок, які належать до *T. boeoticum*

і *T.urartu*: UA0300290, UA0300307, UA0300251, UA0300336, UA0300253, UA0300535, UA0300536, UA0300400, UA0300441, UA0300645, UA0300333, UA0300332, UA0300402, UA0300401, UA0300445).

Для створення сортів зі зниженою висотою стебла, збільшеним зерном і полегшеним вимолотом перспективно використовувати зразок пшениці Синської (*T. sinskajae* var. *sinskajae*, UA0300224) і комерційний сорт MV Alkor (*T. monosocum*), поряд із чотирма зразками із Сирії: UA0300115, UA0300116, UA0300112, UA0300113 і одним з Угорщини — UA0300634.

Для створення сортів із збільшеним і продуктивним колосом слід використовувати зразки культурної однозернянки *T. monosocum* UA0300313, UA0300223, UA0300439, UA0300623, UA0300440, UA0300221, UA0300222, UA0300254, UA0300282, UA0300537, UA0300117, UA0300311.

Для збільшення маси зерна з колоса та її складових елементів — кількості колосків у колосі, кількості зерен у колосі за легкої вимолочуваності доцільно використовувати гібридні комбінації за участі *T. sinskajae* UA0300224: UA0300224 × UA0300400, UA0300400 × UA0300224, UA0300224 × UA0300253, UA0300222 × UA0300224.

Для виведення посухостійких сортів слід використовувати зразки культурної однозернянки *T. monosocum* UA0300113 (Сирія) та UA0300282 (Угорщина).

У навчальному процесі при вивченні генетики використовувати як модельний об'єкт реципрокні схрещування однозернянок білоколосої ярої *T. monosocum* var. *monosocum* UA0300282 з чорноколосою озимою *T. monosocum* var. *nigricultum* UA0300311.

**Ключові слова:** пшениця однозернянка, філогенія, морфологічна ознака, плодючість, озерненість колосків, маса 1000 зерен, кластерний аналіз, порівняльний аналіз, ріст і розвиток рослин, швидкість розвитку, ярість, фотоперіодична чутливість і нечутливість, адаптація, генотипні відмінності, мінливість.

## ABSTRACT

*Fu Hao*. Prerequisites for genetic improvement of einkorn wheat — a qualifying scientific work on the rights of a manuscript.

Dissertation for the degree of Philosophy Doctor in the field of knowledge 09 Biology, speciality 091 Biology — V.N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, 2024.

The work was carried out at the Department of Genetics and Cytology of V.N. Karazin Kharkiv National University and at the Laboratory of Plant Genetic Resources Introduction and Storage of the Plant Production Institute named after V.Ya. Yuriev of National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine.

The einkorn wheat *Triticum monococcum* L. is one of the first domesticated cereals, and its cultivation has almost ceased until recently. However, in the last few decades, this crop has been attracting more and more attention of scientists and consumers. The einkorn is a source of healthy food. It is resistant to biotic and abiotic environmental factors and does not require chemical protection. This makes it particularly valuable environmentally and economically, and makes it advisable to revive it in agricultural production. An obstacle to the widespread adoption of the einkorn crop is its proximity to its wild ancestors: low yields, difficult threshing, brittle rachis which leads to yield losses and a tendency to stem lodging which makes mechanised harvesting difficult.

The genetic diversity of einkorn is represented by four species: two wild ones — *T. urartu* Thum. ex Gandil. and *T. boeoticum* Boiss., two cultivated species — *T. monococcum* L. and *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. and contains a number of forms with improved characteristics of economically valuable traits. This allows for genetic improvement of these wheat through hybridisation and selection. The effectiveness of using the genetic diversity of cultivated einkorn wheat and wild related species for its

improvement is determined by the degree of phenotypic and genetic study of the plant which makes it relevant to conduct this research.

In this regard, the aim of the study is to evaluate the phenotypic characteristics of einkorn wheat accessions and to find out the patterns of inheritance and the level of heritability of economically important traits depending on the sowing time and crossing direction for the purpose of genetic improvement of this crop.

In accordance with this aim, the following objectives were formulated:

- to evaluate the phenotypic characteristics of einkorn wheat accessions as a source material for genetic improvement of the crop and to reveal the regularities associated with the degree of cultivation;

- based on multivariate analysis, to differentiate einkorn wheat accessions by water-holding capacity of leaves and ears and parameters of these organs at the level of species and genotypes;

- to find out the nature of inheritance of the trait "growth habit" (winter/spring) in representatives of einkorn wheat species using hybridological analysis;

- to find out the nature of inheritance of plant height, productive tillering and colour of the ear in hybrids of cultivated einkorn wheat under conditions of winter and spring crop.

As a result of the research, the following was found.

In the process of the einkorn wheat domestication, the stem height and length of the upper internode decreased, the indices "grain weight per ear", "weight of 1000 grains" and "day number before heading" increased; the indices of potential productivity "ear weight" and "spikelet number per ear" did not change, but the indicator of this potential realisation (the grain number per ear) decreased. The traits of the cultivated einkorn wheat are more strongly correlated than those of the wild one which indicates a greater physiological homeostasis of the wild ancestral form compared to the cultivated one.

In term of the moisture loss coefficients of the first (flag) and second leaves per unit area, as well as water transfer of the ear per unit of its length, the accessions of



*T. monococcum* UA0300113 (Syria) and UA0300282 (Hungary) are relatively drought-resistant. The other studied accessions of all four species are not drought resistant. With the increase in the size of the flag leaf in einkorns, there is a tendency to decrease the moisture loss per unit of the leaf area, i.e. to increase the water holding capacity. At the same time, within the species, on the contrary, an increase in the flag leaf area has a positive relationship with moisture loss.

Wild forms are characterised by winter growth habit while cultivated ones are characterised by spring growth habit. In hybridisation of wild einkorn with cultivated ones, the winter growth habit dominates. The differences between these groups of species are controlled by one or two genes with a strong effect.

The differences between the einkorn accessions in plant height are due to a single master gene with different dominance degrees as well as the additive effect of genes. The heritability of plant height in the model of the main gene is 97–100 %, does not show a reciprocal effect and is practically independent of the sowing season.

The level of productive tillering depends on the growing conditions and demonstrates in hybrids a reciprocal inheritance effect. Differences between the accessions are controlled by two main genes with a series of polygenes. The heritability of tillering in reciprocal combinations is of 68–71 % and 84–92 %, respectively.

Differences between cultivated einkorn accessions in ear colour are controlled by two genes with a strong effect and a polygene system. The heritability of ear colour in the model of the main gene depends on the sowing season: in autumn sowing it is 97–99%, in spring sowing 67–72 % in the absence of reciprocal effect.

In the cluster analysis, the Euclidean distance was used as the genetic distance. The Ward-Method was used to divide the accessions into three clusters with a genetic distance of a multiple of five.

The first cluster included all 15 studied accessions of wild einkorn wheat belonging to *T. boeoticum* and *T. urartu*. This cluster is the best in terms of the average ear length (10.9 cm) and the grains number per ear (54). The thousand grains weight is the lowest (14.2 g) among all the clusters. The hullness (41.2 %) is the highest in this

cluster. Stem height, spikelets number per ear, ear weight, grain weight per ear and thousand grains weight which are the main elements of productivity, have the highest variation coefficient. Thus, accessions of this cluster should be used as starting material for productivity improvement.

The second cluster includes a single accession of the Sinskaja wheat (*T. sinskajae* var *sinskajae*, UA0300224) and the commercial variety MV Alkor (*T. monococcum*), along with four accessions from Syria: UA0300115, UA0300116, UA0300112, UA0300113 and one from Hungary, UA0300634. This cluster is characterised by the lowest average values of upper internode length (51.4 cm), stem height (118 cm), hullness (30.6 %) and the highest value of thousand grain weight (33.2 g). The accessions of this cluster are recommended for the development of varieties with reduced stem height, large grains and easy threshing.

The rest of the einkorn accessions were included in the third cluster. It is characterised by the highest average values of the spikelet number per ear (32), weight of one ear (1.6 g), and grain weight per ear (1.1 g). The grain number per ear is characterised by the widest variability range. The accessions of this cluster should be used to create varieties with large productive ears.

Based on the results of this study, practical recommendations for breeding were made. In particular, it is advisable to use 15 samples of wild einkorn accessions belonging to *T. boeoticum* and *T. urartu* to increase the plant productivity of a varieties: UA0300290, UA0300307, UA0300251, UA0300336, UA0300253, UA0300535, UA0300536, UA0300400, UA0300441, UA0300645, UA0300333, UA0300332, UA0300402, UA0300401, UA0300445).

To create varieties with reduced stem height, increased grain size and easier threshing, it is promising to use the Sinskaja wheat accession (*T. sinskajae* var. *sinskajae*, UA0300224) and the commercial variety MV Alkor (*T. monococcum*), along with four accessions from Syria: UA0300115, UA0300116, UA0300112, UA0300113 and one from Hungary — UA0300634.

To create varieties with a larger and more productive ear, it is necessary to use the accessions of cultivated einkorn *T. monococcum* UA0300313, UA0300223, UA0300439, UA0300623, UA0300440, UA0300221, UA0300222, UA0300254, UA0300282, UA0300537, UA0300117, UA0300311.

To increase the grain weight per ear and its components — the spikelet number per ear, the grain number per ear with easy threshing, it is advisable to use hybrid combinations with *T. sinskajae* UA0300224: UA0300224 × UA0300400, UA0300400 × UA0300224, UA0300224 × UA0300253, UA0300222 × UA0300224.

For the development of drought-tolerant varieties, the accessions of cultivated einkorn *T. monococcum* UA0300113 (Syria) and UA0300282 (Hungary) should be used.

In the educational process, when studying genetics, use reciprocal crosses of spring white spike *T. monococcum* var. *monococcum* UA0300282 with winter black spike *T. monococcum* var. *nigricultum* UA0300311 as a model object.

**Keywords:** einkorn wheat, phylogeny, morphological trait, fertility, ear grain count, weight of 1000 grains, cluster analysis, comparative analysis, plant growth and development, developmental rate, springness, photoperiodic sensitivity and insensitivity, adaptation, genotypic differences, variability.

## СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

**Публікації у наукових фахових періодичних виданнях України:**

1. НАО Фу, *Atramentova L.O.* Inheritance of traits in F<sub>1</sub> hybrids of diploid einkorn wheat of the spring crop. The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series “Biology”, 2022, 38, с. 30–34. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2022-38-3> (Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, проведення гібридизації та облік ознак у рослин F<sub>1</sub>, виконання генетико-статистичних розрахунків, опис результатів)

2. НАО Фу, *R. L. Bohuslavskyi.* Inheritance of growth habit in einkorn wheat. Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. 2022, том 20, № 1–2, с. 24–30. <https://doi.org/10.7124/visnyk.utgis.20.1-2.1510> (Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, проведення гібридизації, визначення типу розвитку рослин F<sub>1</sub> та F<sub>2</sub>, виконання генетико-статистичних розрахунків, опис результатів досліджень, оформлення статті)

3. НАО Фу. Inheritance of spike color in einkorn wheat (*Triticum monosocum* L.). Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2022, 39, с. 6–11. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2022-39-1>

**Публікації у закордонних наукових виданнях які входять до міжнародних наукометричних баз Scopus або Web of Science:**

4. НАО Фу, *R.L.Bohuslavskyi, L.O.Atramentova.* Inheritance of plant height in einkorn wheat by results of segregation analysis. Turk J Field Crops. 2022, 27(2), с. 256–264. <https://doi.org/10.17557/tjfc.1177457> (Web of Science) (Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, проведення гібридизації, облік рослин F<sub>1</sub> та F<sub>2</sub>, виконання генетико-статистичних розрахунків, опис оформлення статті)

**Список публікацій, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:**

1. Фу Хао, *Жмурко В.В.* Генетичні механізми стійкості пшениці однозернянки до патогенних організмів. Матеріали 5-ї Міжнародної наукової конференції «Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти»,

присвяченої 130-річчю кафедри фізіології та біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна, Харків (Україна), 12–13 лютого 2020 р. Харків. 2020. С. 57–59 (*Здобувач брав участь у проведенні експериментів, виконав статистичний аналіз*)

2. Фу Хао, Рожков Р.В. Пшениця однозернянка як культура для здорового харчування. Матеріали Підсумкової наукової конференції професорсько-викладацького складу та здобувачів ступенів Харківського національного аграрного університету 17–18 березня 2020 року. Харків. 2020. С. 181–183 (*Здобувач брав участь у проведенні експериментів, виконав статистичний аналіз*)

3. Fu Hao, Lyutenko V.S., Zhmurko V.V., Boguslavsky R.L. Phenotyping of the Einkorn wheat gene pool accessions based on multivariate analysis. Матеріали міжнародної наукової конференції "Current problems of plant physiology and genetics", dedicated to the 75th anniversary of the Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine. Р. 55–57 (*Здобувач брав участь у проведенні експериментів, статистичному аналізі*)

4. Фу Хао. Успадкування ламкості та забарвлення колоса у гібридів F<sub>1</sub> пшениці однозернянки. Міжнародна наукова інтернет конференція молодих вчених «Актуальні проблеми рослинництва в умовах зміни клімату», 26–27 жовтня 2022. С. 102–104

5. Fu Hao. Water-holding capacity of the leaves and ears of the einkorn. 15-а міжнародна конференція молодих учених з біології “Біологія — від молекули до біосфери”, організована біологічним факультетом Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна і науковим товариством Харківського університету 24–26 лютого 2021 року

6. Фу Хао. Диференціація однозернянок за водоутримувальною здатністю. Об’єднана XV і XVI міжнародна наукова конференція “Фактори експериментальної еволюції організмів”. 20–25 вересня 2021 р. Кам’янець-Подільський, Хмельницька обл., Україна

**Документи, що засвідчують практичне значення матеріалів дисертації  
(Додаток Б)**

1. Свідоцтво про реєстрацію зразка генофонду рослин в Україні № 2499 від 12.01.2024 р. Пшениця однозернянка, місцевий сорт Гваца Зандурі.

2. Свідоцтво про реєстрацію зразка генофонду рослин в Україні № 2500 від 12.01.2024 р. Пшениця Сінської, місцева форма UA0300224.



3.1.4.	Кластерний аналіз пшениць однозернянок за фенотиповими характеристиками	66
3.2.	Диференціація однозернянок за водоутримувальною здатністю	73
3.2.1.	Розміри та коефіцієнти вологовіддачі листя і колоса	73
3.2.2.	Аналіз головних компонентів і кореляційно-регресійний аналіз за комплексом вивчених ознак	77
3.3.	Успадкування типу розвитку («озимість/ярість») у пшениць однозернянок	82
3.3.1.	Тип розвитку рослин батьківських форм і першого гібридного покоління	82
3.3.2.	Тип розвитку рослин F <sub>2</sub>	84
3.4.	Успадкування висоти рослин у гібридів пшениці однозернянки	85
3.4.1.	Висота рослин у гібридів пшениці однозернянки	85
3.4.2.	Моделі успадкування висоти рослин	89
3.4.3.	Успадковуваність висоти рослин	94
3.5.	Успадкування продуктивної кущистості у гібридів пшениці однозернянки	96
3.5.1.	Продуктивна кущистість у різних форм однозернянки	97
3.5.2.	Моделі успадкування продуктивної кущистості	99
3.5.3.	Тестування генетичних моделей	100
3.5.4.	Параметри оптимальної генетичної моделі продуктивної кущистості	104
3.6.	Успадкування кольору колоса у гібридів пшениці однозернянок	106
3.6.1.	Вибір моделі-кандидата	108
3.6.2.	Тест на придатність генетичних моделей успадкування кольору колоса	110
3.6.3.	Параметри оптимальної генетичної моделі кольору колоса	113



Рекомендації для практики	119
Висновки	120
Список використаних джерел	122
Додатки А. Список публікацій здобувача за темою дисертацій	
Додаток Б. Документи, що засвідчують практичне значення матеріалів дисертації	
Додаток В. Етапи польових досліджень	

## ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

SNP — однонуклеотидні маркери поліморфізму

IRAP — (англ. inter-retrotransposons amplified polymorphism) – інсерційний поліморфізм, що виявляється шляхом ампліфікації ділянки ДНК між двома ретротранспозонами (метод маркування)

SSR — (англ. simple sequence repeats) – прості послідовності, що повторюються

ISSR — (англ. Inter Simple Sequence Repeats) – спеціалізований варіант метод аналізу ДНК, у якому праймер складається з мікросателітної послідовності.

QTL — група генів кількісних ознак

Гб (англ. Gigabase pairs, Gb) — мільярд пар основ (нуклеотидів)

ALB — Албанія

ARM — Вірменія

AZE — Азербайджан

CZE — Чехія

GEO — Грузія

HUN — Угорщина

LBN — Ливан

RUS — Росія

SYR — Сирія

Мб — (англ. mega base pairs, Mb) – мільйон пар основ (нуклеотидів)

CAPS — скринінг

TUR — Туреччина

UKR — Україна

E<sub>1</sub> — озимий посів

E<sub>2</sub> — ярий посів

СТ — середня температура

СО — сума опадів

$P_1, P_2$  — батьківські форми гібридів

$F_{1пр.}, F_{2пр.}$  — відповідно перше та друге покоління прямого схрещування

$F_{1рец.}, F_{2рец.}$  — відповідно перше та друге покоління реципрокного схрещування

НСР — найменша суттєва різниця

КДДК — кількість днів до колосіння

ДВМ — довжина верхнього міжвузля

ВЗБК — висота стебла без колоса

ДК — довжина колоса

ККК — кількість колосків у колосі

КЗК — кількість зерен у колосі

МК — маса колоса

МЗК — маса зерен з одного колоса

МТЗ — маса тисячі зерен

П — пливчастість.

КО — Номер у Національному каталозі зразків генбанку рослин України

КП — країна походження

ПФЛ — площа прапорцевого листка

ППЛ — площа підпрапорцевого листка

ДК — довжина колоса

$K_1$ -ФЛ — вологовіддача на одиницю площі прапорцевого листка

$K_1$ -ПЛ — вологовіддача на одиницю площі підпрапорцевого листка

$K_2$ -ДК — вологовіддача колосу на одиницю його довжини (мг/см),

$H_p$  — ступінь домінування

MLV — функція максимальної правдоподібності

AIC — критерій Акаїке

## ВСТУП

**Обґрунтування вибору теми дослідження.** Пшениця однозернянка *Triticum monosocum* L. є однією з перших одомашнених зернових культур, культивування якої донедавна майже припинилося. Однак, в останні кілька десятиліть ця культура привертає дедалі більшу увагу вчених і споживачів. Однозернянка — джерело здорової їжі; крім того, вона стійка до біотичних та абіотичних чинників середовища, не потребує застосування засобів хімічного захисту. Це робить її особливо цінною з точки зору екології – для органічного землеробства та з огляду на економію витрат на вирощування. Усе це зумовлює доцільність відродження цієї культури в сільськогосподарському виробництві.

Перешкодою до широкого впровадження однозернянки є її близькість до диких прабатьківських форм: низька врожайність; важкий вимолот зерна; ламкість колоса, яка призводить до втрат урожаю; схильність до вилягання стебел, що ускладнює механізоване збирання.

Генетичне розмаїття однозернянок містить низку форм із поліпшеними характеристиками господарсько цінних ознак, що дає змогу здійснити генетичне поліпшення цих пшениць шляхом гібридизації та селекції.

Ефективність використання генетичного різноманіття культурної однозернянки та диких споріднених видів для її поліпшення визначається ступенем генетичної вивченості рослини, що робить необхідним проведення відповідних досліджень.

### **Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами**

Робота виконувалась на кафедрі генетики і цитології біологічного факультету Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна за двома темами: «Генетико-статистичний аналіз результатів польових досліджень пшениці однозернянки» (державний реєстраційний номер: 0123U010204); «Методологія дослідження біологічної природи фотоперіодичної чутливості рослин за використання комплексної системи генетичних, фізіологічних та

біохімічних показників» (№ Держреєстрації 0121U111506), 2021р. – 2023 р., та у лабораторії інтродукції та зберігання генетичних ресурсів рослин Інституту рослинництва імені В. Я. Юр'єва Національної академії аграрних наук за темами: 24.01.01.01.Ф «Встановити генотипові та фенотипові ряди мінливості генотипів зернових колосових культур за адаптивністю, продуктивністю та якістю; сформувати та поповнити ознакові та генетичні колекції» (ДР 0111U003413 — фундаментальні дослідження) підпрограми 01 «Формування колекцій зразків генофонду сільськогосподарських культур та їх ефективне використання» програми наукових досліджень (ПНД) 24 «Формування та ведення Національного банку генетичних ресурсів рослин для стабільного забезпечення потреб народу України у продукції рослинництва» («Генофонд рослин»), 2019–2020 рр.; 17.01.01.01.Ф «Встановлення рівня генетичного різноманіття нового генофонду зернових колосових культур за цінними господарськими та ідентифікаційними ознаками» (№ держреєстрації ДР 0121U100558) підпрограми 01. «Генетичні ресурси сільськогосподарських культур» ПНД17 «Формування та використання банку генетичних ресурсів рослин» (Генетичні ресурси рослин), 2021–2023 рр.; «Генетико-статистичний аналіз результатів польових досліджень пшениці однозернянки» 0123U010204, 2019–2023.

**Мета та завдання дослідження.** Мета роботи – оцінити фенотипові характеристики зразків пшениць однозернянок, з'ясувати закономірності успадкування та рівні успадкованості господарсько значущих ознак в зeleжності від терміну посіву та напряду схрещування з метою генетичного поліпшення цієї культури.

**Завдання роботи:**

1. Визначити фенотипові характеристики зразків пшениць однозернянок як вихідного матеріалу для генетичного поліпшення культури; та встановити закономірності, пов'язані зі ступенем окультуреності.

2. Шляхом багатовимірного аналізу диференціювати зразки пшениць однозернянок за водоутримувальною здатністю листків і колоса та параметрами цих органів на рівні видів і генотипів.

3. З використанням гібридологічного аналізу з'ясувати характер успадкування ознаки «озимість/ярість» у представників видів пшениць однозернянок.

4. Встановити характер успадкування висоти рослин, продуктивної кущистості та забарвлення колоса у гібридів культурної однозернянки за умов озимої та ярої культури.

**Об'єкт дослідження:**

Характеристика генетичного різноманіття пшениць однозернянок як основа для їх генетичного поліпшення.

**Предмет дослідження:**

Фенотиповий прояв, успадкування та рівень успадкованості господарсько значущих ознак пшениць однозернянок.

**Методи дослідження:**

Морфометричні (характеристика фенотипу рослин зразків генофонду та їхніх гібридів), генетичні (гібридизація, аналіз гібридного потомства, добори рослин із цільовими ознаками), статистичні (сегрегаційний аналіз гібридів, достовірність відмінностей між варіантами досліджу, відповідність фактичних результатів теоретичним моделям), фізіологічні (оцінка водоутримувальної здатності листків та колосу, тип і швидкість розвитку паростків).

**Наукова новизна отриманих результатів**

Уперше в умовах України з'ясовано прояв і розподіл фенотипових характеристик у зразків усіх чотирьох видів пшениці однозернянки та їх зміна у результаті одомашнення. За доместикації однозернянки зменшилися висота стебла та довжина верхнього міжвузля, збільшилися показники «маса зерна з колоса», «маса 1000 зерен», та «кількість днів до колосіння»; не змінилися показники потенційної врожайності «маса колоса» та «кількість колосків

у колосі», проте показник реалізації цього потенціалу (кількість зерен у колосі) зменшився. Ознаки сильніше скорельовані в культурної однозернянки, ніж у дикої, що свідчить про більшу фізіологічну гомеостатичність дикої форми порівняно з культурною. Уперше встановлено, що відмінності за типом розвитку (озимість/ярість) перебувають під контролем одного-двох генів із сильним ефектом за домінування озимості. Диким формам властивий озимий тип розвитку, культурним — ярий. Виявлено, що відмінності між зразками однозернянки у висоті рослини зумовлені одним головним геном з різним ступенем домінування, а також адитивним ефектом. Успадковуваність висоти рослин у моделі головного гена становить 97–100 %, не виявляє реципрокного ефекту і практично не залежить від сезону посіву. Уперше виявлено, що рівень прояву продуктивної кущистості залежить від умов вегетації та демонструє реципрокний ефект. Відмінності між зразками контролюються двома головними генами із серією полігенів. Успадковуваність кущистості в реципрокних комбінаціях становить 68–71 і 84–92 % відповідно. Встановлено, що відмінності за забарвленням колоса контролюються двома генами з сильним ефектом і системою полігенів. Успадковуваність забарвлення колоса в моделі головного гена залежить від сезону посіву: за осіннього посіву становить 97–99 %, за весняного 67–72 % за відсутності реципрокного ефекту. Виконано кластеризацію зразків за десятьма ознаками, що дало змогу розподілити їх на групи, диференційно значущі для практичної селекції.

### **Практичне значення отриманих результатів**

Виявлено зразки генофонду пшениці однозернянки, які є джерелами цінних ознак для селекційного покращення цієї культури. Рекомендовано використовувати: для підвищення продуктивності сортів – 15 зразків диких однозернянок, що належать до *T.boeoticum* и *T.urartu*: UA0300290, UA0300307, UA0300251, UA0300336, UA0300253, UA0300535, UA0300536, UA0300400, UA0300441, UA0300645, UA0300333, UA0300332, UA0300402, UA0300401, UA0300445); для створення сортів зі зниженою висотою стебла, збільшеним

зерном і полегшеним вимолотом – зразок пшениці Синської (*T.sinskajae var sinskajae*, UA0300224) і комерційний сорт MV Alkor (*T. monosocum*), поряд із чотирма зразками з Сирії: UA0300115, UA0300116, UA0300112, UA0300113 та одним з Угорщини — UA0300634; для створення сортів із великим і продуктивним колосом – зразки культурної однозернянки *T. monosocum* UA0300313, UA0300223, UA0300439, UA0300623, UA0300440, UA0300221, UA0300222, UA0300254, UA0300282, UA0300537, UA0300117, UA0300311; для збільшення маси зерна з колоса та її складових елементів - кількості колосків у колосі, кількості зерен у колосі за легкої вимолочуваності використовувати гібридні комбінації за участі *T. sinskajae* (UA0300224): UA0300224 × UA0300400, UA0300400 × UA0300224, UA0300224 × UA0300253, UA0300222 × UA0300224. Для виведення посухостійких сортів рекомендовано використовувати зразки культурної однозернянки *T.monosocum* UA0300113, Сирія, і UA0300282, Угорщина. У навчальному процесі під час вивчення генетики запропоновано використовувати як модельний об'єкт реципрокні схрещування однозернянок білоколосої ярої *T. monosocum var. monosocum* UA0300282 та чорноколосої озимої *T. monosocum var. nigricultum* UA0300311.

Створено новий селекційний матеріал пшениці однозернянки з поліпшеними ознаками продуктивності, висоти рослин, вимолочуваності зерна, різного типу розвитку, виділено зразки з найменшими питомими коефіцієнтами вологовіддачі для використання як вихідного матеріалу для культивування, селекції та наукових досліджень.

### **Особистий внесок автора**

Автор разом з науковими керівниками спланував дослідження, проаналізував наукову літературу з теми дослідження, підготував і засівав дослідні ділянки, доглядав за рослинами, виконав схрещування, зібрав врожай, проводив польові спостереження, вимірювання, морфометричний і генетико-статистичний аналізи, описав результати аналізу, оформив рукопис дисертації.



**Публікації.** За результатами дисертаційного дослідження вийшли друком 12 наукових публікацій, в тому числі 3 статті у фахових наукових виданнях України; 1 стаття в закордонному журналі, що індексується у міжнародній наукометричній базі Web of Science, та 6 робіт апробаційного характеру.

**Апробація матеріалів дисертації.** За результатами дисертаційного дослідження були представлені доповіді та опубліковані тези доповідей на наступних конференціях:

1. П'ята міжнародна наукова конференція «Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти», присвячена 130-річчю кафедри фізіології та біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (12–13 лютого 2020 р, Харків, Україна)
2. Підсумкова наукова конференція професорсько-викладацького складу та здобувачів ступенів Харківського національного аграрного університету (17–18 березня 2020 р., Харків, Україна)
3. International scientific conference "Current problems of plant physiology and genetics", dedicated to the 75th anniversary of the Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine (03.05. – 04.06.2021 р., Київ, Україна)
4. Міжнародна наукова інтернет конференція молодих вчених «Актуальні проблеми рослинництва в умовах зміни клімату» (26–27 жовтня 2022 р., Харків, Україна).
5. 15-й міжнародна конференція молодих учених з біології “Биология — від молекули до біосфери”, організована біологічним факультетом Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна і науковим товариством Харківського університету (24–26 лютого 2021 р., Харків, Україна)

6. Об'єднана XV та XVI міжнародна наукова конференція “Фактори експериментальної еволюції організмів” (20–25 вересня 2021 р., м. Кам'янець-Подільський, Хмельницька обл., Україна)
7. The 2nd International Symposium of Silk Road Wheat Innovation Alliance (28 November 2021, Yánglíng, China)
8. Overseas High-level Expert lecture (XV) (17 November 2022, Tàigǔ, Shanxi, China)
9. Конференція "Винахідники і науковці: разом до перемоги" (21 вересня 2023 р., Харків, Україна)

**Структура та обсяг дисертації.** Дисертаційна робота викладена на 152 сторінках, складається з анотації, змісту, основної частини, списку використаних джерел (188 посилань) та 3 додатків. Основна частина складається з наступних частин: вступ, огляд літератури (розділ 1), матеріали і методи дослідження (розділ 2), результати та обговорення (розділ 3 з підрозділами 3.1-3.6), практичні рекомендації, висновки викладена на 102 сторінках. Текст дисертації містить 7 ілюстрацій та 24 таблиці.

### **Подяки**

Автор висловлює подяку Китайській раді зі стипендій, за фінансування якої було виконано це дослідження.

Автор висловлює подяку та пошану професору Василю Васильовичу Жмурку, під керівництвом якого було розпочато цю роботу, а також колективу Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва за постійну підтримку та цінні поради.

## Розділ 1. ОГЛЯД І АНАЛІЗ НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ

### 1.1. Пшениця-однозернянка: походження та історія культивування

Диплоїдна пшениця *Triticum monococcum* L. була однією з перших культур, одомашнених стародавніми хліборобами в Родючому півмісяці. Генотипом А однозернянок ( $2n = 14$ ). є основним генотипом для всього роду пшениці (*Triticum* L.), що включає тетраплоїдні ( $2n = 28$ , генотипи *AB*, *AG*) і гексаплоїдні ( $2n = 42$ , генотипи *ABD*, *AGD*). Відповідно до класифікацій Goncharov [1] і Dorofeev et al. [2] до комплексу пшениці однозернянки належать чотири види: дикі *T.urartu* Thum. ex Gandil. та *T.boeoticum* Boiss.; культурні *T.monococcum* L. та *T.sinskajae* A. Filat. et Kurk.

Зокрема, *T.urartu* Thum. ex Gandil. і *T.boeoticum* Boiss. морфологічно дуже подібні, розрізняючись оксамитовим опушенням листових пластинок першого виду і щетинистим — другого виду, але генетично ізольовані один від одного:  $F_1$  *T.urartu* Thum. ex Gandil.  $\times$  *T.boeoticum* Boiss. стерильно, у реципрокній комбінації фертильно. За географічним поширенням *T.urartu* Thum. ex Gandil. зустрічається в південному Закавказзі, є відомості про присутність представників цього виду в Ірані, Іраку, Туреччині, Сирії та Лівані [3]. Одноості форми беотійської пшениці (*T.boeoticum* Boiss.) поширені на Балканському півострові — у Греції та Болгарії, трапляються в окремих районах Вірменії та Азербайджану, а також є відомості про наявність виду в Ірані, Іраку, Сирії, Йорданії, колишній Югославії та Криму. Судячи з сучасного клімату і враховуючи всі відомі місцезростання, *T.boeoticum* Boiss. має адвентивне походження на Кримському півострові [4]. Двоості форми приурочені здебільшого до Вірменії, Азербайджану, Іраку, Ірану, Сирії, зрідка трапляються в Болгарії та колишній Югославії [2]. Культурна однозернянка (*T.monococcum* L.) ще маргінально вирощувалася наприкінці 80-х рр. на Кавказі, в Туреччині, Сирії, Лівані, Північному Іраку, Північно-Західному Ірані, Албанії, Болгарії, Греції та Італії [5]. Пшениця Синської (*T.sinskajae* A. Filat. et Kurk) виникла внаслідок

спонтанної мутації у зразка к-20970 культурної однозернянки, що був інтродукований із Туреччини. Зернівки цього виду були виявлені в репродукції дослідних станцій ВІРу — Середньоазіатської та Дагестанської [6].

Комбіновані підходи, виходячи з даних археології та молекулярної генетики, дали змогу простежити сценарій походження і культивування однозернянки. За залишками зерна, знайденими в археологічних розкопках, вона була одомашнена із *T.boeoticum* Voiss. приблизно в 7500 р. до нашої ери під час докерамічного неоліту А або докерамічного неоліту В [7]. Залишки культурної однозернянки достовірно відомі за археологічними шарами раннього неоліту: Nevalı Cori, Çayönü, Cafer Höyük [8], і, згідно з цими знахідками, культурна однозернянка з'явилася 10 400 років тому. Вважається, що пізній тріас, тобто 11,5-12,8 тис. років тому, виступає як межа, забезпечуючи максимальні тимчасові рамки для одомашнення однозернянки [9]. Передбачалося, що територією одомашнення однозернянки була долина річки Йордан [10]. Філогенетичний аналіз, що ґрунтується на частоті алелів у 288 локусах молекулярних маркерів поліморфізму довжини ампліфікованих фрагментів, вказує на те, що група ліній дикої *T.boeoticum* Voiss. з району гори Карачадаг у теперішній південно-східній Туреччині є ймовірним попередником різновидів культурної однозернянки [11]. Ідентифікувавши гени, що контролюють неламкість колоса в однозернянки як гомологічні ячменю, Pourkheirandish et al. [12] припустили, що предок однозернянки прийшов із Північного Леванту, і фенотипи неламкого стрижня однозернянки та ячменю було зафіксовано в одному й тому самому географічному районі сучасної Південно-Східної Туреччини. Знайдено найбільш ранні залишки зерна однозернянки в поселеннях поблизу гори Карачадаг, таких як Abu Hureyra [13] і Nevalı Cori [14], що також рішуче підтримало докази одомашнення однозернянки саме в цьому регіоні.

Вивчаючи варіації гаплотипів серед більш ніж 12 мільйонів нуклеотидів, секвенованих у 18 локусах у 321 дикому та 92 одомашнених зразках однозернянки, Kilian et al. [15] представили докази того, що перед

одомашненням відбулася природна генетична диференціація, яка призвела до появи трьох генетично відмінних рас диких однозернянок, позначених як  $\alpha$ ,  $\beta$  та  $\gamma$ . Лише одна з цих природних рас —  $\beta$  використана людством для одомашнення. Виявлені 3455 однонуклеотидних маркерів поліморфізму (SNP) підтвердили прив'язаність одомашнених форм до гір Карачадаг, і вказано два можливих шляхи неолітичної міграції одомашнених однозернянок до Західної Європи [16].

Одомашнення однозернянки з волі людини зумовило зміни і в морфології та фізіології рослин. Одомашнена однозернянка відрізняється від дикого предка трьома основними ознаками: більшим і більш виповненим насінням, порівняно міцним колосовим стрижнем, що запобігає розсипанню колосків під час дозрівання, і відносно полегшеним обмолотом [17]. Вважають, що велике насіння має переваги, виживаючи за глибшого загортання в ґрунт [18]. Збільшення розміру насіння і врожайність входять у число головних ознак окультурених злаків, і це вкладає основний внесок у підвищення їхньої врожайності порівняно з дикими предками [19]. На матеріалі розкопок виявили, що розмір і морфологія насіння однозернянки, яке археологічно збереглося, сильно змінені, а саме, дрібніше насіння поступово заміщується більшим за розмірами [7]. Крім того, розмір насіння перебуває в прямому зв'язку з низкою ознак, включно з чистою швидкістю асиміляції, схожістю та енергією проростання в умовах конкуренції [20].

Найбільш суттєвою властивістю, якою, окультурена однозернянка відрізняється від своїх диких предків, є втрата природного механізму розповсюдження — розсипання колоса [21]. Стародавні хлібороби відібрали форму пшениці з міцним колосовим стрижнем, у якої зерно залишається в зрілому колосі. Обидва дикорослих види характеризуються спонтанним розсипанням колосу на окремі колоски при дозріванні. У *T. monococcum* L. дозрілі колоси залишаються цілими, розламуючись під час натискання або за перестою на корені. Таким чином, дика однозернянка втратила здатність до «самостійного» розповсюдження і може відтворюватися лише за участі людини.

У всіх трьох видів колоскові луски жорсткі, через що зернівки міцно охоплені лусками і важко вимолочуються. *T.sinskajae* A. Filat. et Kurk. має дуже щільний колос, у якого відсутні колоскові луски; квіткові луски м'які, що визначає порівняно легке вимолочування зернівок. Ознаки «плівчастість / голозерність» мають важливе значення для таксономії та оцінки ступеня доместикації.

Група пшениць однозернянок, що включає дикорослі та культурні види, є дуже зручною моделлю для вивчення процесу одомашнення в усьому розмаїтті його механізмів. Це явище розглядалося в аспектах генетичному і геномному [22], археоботанічному [23], молекулярному [24], біологічному [25]. Проте в цілому вплив культивування на комплекс ознак однозернянок вивчено недостатньо.

## **1.2. Біологічна характеристика та господарське значення пшениць однозернянок**

Як зазначено в попередньому розділі, з чотирьох видів однозернянки два є дикими — *T. urartu* Thum. ex Gandil. і *T. boeoticum* Boiss.; два культурними — *T. monococcum* L. і *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk.

Обидва дикі види характеризуються спонтанним розсипанням колосу на окремі колоски під час дозрівання. У культурного *T. monococcum* L. дозрілі колоски залишаються цілими, розламуючись під час натискання або перестою на корені. У всіх трьох видів колоскові луски жорсткі, через що зернівки міцно охоплені лусками і важко вимолочуються. Культурний вид *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. має дуже щільний колос, у якого відсутні колоскові луски; квіткові луски м'які, що обумовлює порівняно легку вимолочуваність зернівок.

Як сільськогосподарська культура однозернянка недостатньо продуктивна і не відповідає сучасному рівню технологій вирощування та переробки, головним чином, через наявність не повністю подоланих окультуренням ознак дикої предкової форми — важкого вимолоту зернівок, умовно позначуваного як

«плівчастість», і ламкості колосу, що за перестою на корені призводить до втрат урожаю. У цьому відношенні однозернянка потребує генетичного поліпшення. Тим часом, серед однозернянок є форми з поліпшеними господарськими показниками, що робить їх цінним матеріалом для селекційної роботи [26].

Широке поширення диких і культурних однозернянок у Передньоазійському та Середземноморському осередках походження культурних рослин і за їхніми межами [27, 28] зумовило певне розмаїття за екологічною пристосованістю та ознаками, що мають господарське значення. До них належать тип і швидкість розвитку рослин, стійкість до хвороб і шкідників, морфологічні ознаки, хімічний склад зернівок. Ефективність використання цього розмаїття для генетичного поліпшення культурної однозернянки визначається його всебічною вивченістю. Генетичне різноманіття пшениць однозернянок охарактеризовано на основі фенотипу [26, 29, 30, 31], молекулярних маркерів: IRAP [32], SSR [33, 34], ISSR [35].

Щодо фенотипових ознак, Empilli зі співавт. [36] зазначають, що в колосі у *T. monococcum* і *T. sinskajae* в середньому 35 колосків, що більше, ніж у *T. boeoticum*, де 20 колосків. У диких однозернянок у колоску зав'язуються дві зернівки, а в культурних — зазвичай одна [37].

У досліджах Empilli та ін. [36] дата колосіння була у прямому зв'язку з кількістю колосків у колосі. ( $r = 0,71$ ) і щільністю колоса ( $r = 0,62$ ) та у зворотному зв'язку з довжиною колоса ( $r = -0,56$ ). Автори пояснюють ці кореляції тим, що уповільнення розвитку рослин у культурних однозернянок порівняно з дикими дає змогу розвинути більші асиміляційні органи, а також утворювати більшу кількість колосків, а отже формувати більшу щільність колоса.

Щільність колоса позитивно корелювала з кількістю колосків у колосі ( $r = 0,80$ ) та з масою 1000 зерен ( $r = 0,58$ ). В інших дослідженнях [38] у культурної однозернянки кількість колосків у колосі показала позитивну кореляцію з числом зерен у колосі ( $r = 0,44$ ) та від'ємну з масою 1000 зерен ( $r =$

–0,57). Парні кореляції між масою зерна в колосі, масою зерна з рослини та масою тисячі зерен були позитивними та статистично значущими за  $p = 0,01$ . Маса зерна з рослини також позитивно корелювала з масою тисячі зерен ( $r = 0,62$ ). Кефі та ін. [39] повідомляють про прямий зв'язок між строками переходу до колосіння з одного боку та висотою рослини, довжиною колоса, кількістю колосків у ньому, масою одного зерна з другого, та зворотний зв'язок між терміном колосіння та плівчастістю.

Ознаки «плівчастість/голозерність» обумовлюють пристосованість однозернянки до обмолоту, а отже до використання зерна для приготування їжі. Frégeau-Reid та ін. [40] зазначають, що у пшениці однозернянки серйозні втрати врожаю може спричиняти лушення зерна.

Опушення листя — таксономічна класифікаційна ознака, що проявляється у *T. boeoticum*, але зазвичай відсутня у *T. monococcum* і *T. sinskajae*. Це на великому наборі зразків показали дослідники [2, 36].

Для однозернянки як древньої традиційної культури, якої мало торкнулась систематична, "промислова" селекція, і тому низькопродуктивної, одним із головних завдань генетичного поліпшення є підвищення врожайності. На території України врожайність великою мірою визначається стійкістю до посухи. Показано значну диференціацію однозернянок за посухостійкістю [41, 42], причому частина генотипів не поступаються поліплоїдним пшеницям, у тому числі м'якій [43]. Найбільший інтерес становлять сорти, посухостійкість яких зумовлена стійкістю їхніх тканин до зневоднення, ефективнішого використання вологи для утворення надземної біомаси та господарської її частини [44].

Рівень і стабільність урожайності, як і елементів її структури, залежать, серед інших чинників, від адаптованості до умов вирощування. Серед найважливіших чинників адаптивності розглядається тип розвитку — «озимість/ярість», який, у свою чергу, визначається двома механізмами: 1) потребою в низьких температурах на ранніх фазах розвитку (стадія яровизації);



2) реакцією на довжину дня – «фотоперіодизмом», а також темпом розвитку *per se* — «скоростиглістю» [45].

У пшениці за типом розвитку розрізняють ярі та озимі форми, а також напівозимі [46]. Ярі пшениці проходять увесь цикл розвитку та росту протягом одного весняно-літнього сезону; озимі пшениці висіваються восени, залишаються у вегетативній фазі впродовж зими і переходять до генеративного розвитку наступного року, а напівозимі для отримання генеративних пагонів можна сіяти як восени, так і навесні.

Tsui та інші [47] поділяли пшениці за ступенем озимості на чотири групи: сильно озимі (*strong winter*), що проходять яровизацію впродовж 40-50 днів за середньої температури від 0 до 3 °С, озимі (*winter*), що проходять яровизацію за період близько 35 днів за середньої температури від 0 до 3 °С, слабо озимі (*weak winter*), що проходять яровизацію впродовж 15-35 днів за середньої температури від 0 до 7 °С, ярі (*spring*) — ті, що не потребують низьких температур для проходження яровизації.

Озима пшениця має триваліший період накопичення пластичних речовин (осінній та весняно-літній) порівняно з ярою, і тому є більш урожайною.

Китайські вчені виявили, що неяровизовані рослини за весняної сівби тривалий час залишаються у вегетативній фазі, їхнє колосіння затримується, непродуктивне кущіння збільшується, але врешті-решт вони виколошуються і дають урожай [48]. Різні поєднання температурних і фотоперіодичних умов сильно впливають на перехід до генеративної фази [49, 50].

У зв'язку з цим ефективним шляхом збільшення продуктивності пшениці однозернянки є вирощування в озимій культурі. Це цілком можливо і здійснюється в південних широтах [51]. При просуванні однозернянки в помірні широти факторами ризику виступає нестійкість ярих форм до комплексу чинників перезимівлі, що зумовлює потребу у створенні справжніх озимих форм. З іншого боку, вирощування в ярій культурі знижує висоту рослин, а отже, підвищує їхню стійкість до вилягання, що часто є вирішальним фактором

[52]. Це зумовлює необхідність вивчення успадкування озимості / яровості для створення промислових сортів однозернянки з потрібним типом розвитку.

Ідентифікацію типу розвитку у пшениці проведено різноманітними методами, наприклад, методом весняного польового посіву [53, 54], методом штучної яровизації «в приміщенні» [55], методом комплексного ранжування (comprehensive order classification method) [56], молекулярно-біологічним методом [57], методом морфологічної оцінки показників диференціювання конусів наростання [58] тощо.

Увага до культурної однозернянки *Triticum monocossum* L. як джерела здорової їжі суттєво зросла в останні десятиліття. Цим пояснюється інтерес до вивчення ознак, асоційованих з урожайністю, серед яких висота рослин.

Висота рослин є важливою характеристикою, пов'язаною як із потенційною, так і з реальною врожайністю, та одним із найбільш інформативних прогностичних показників. Ця ознака у пшениці перебуває у зворотному зв'язку з коефіцієнтом господарської ефективності, яким є відношення маси зерна до величини вегетативної маси. У ярої м'якої пшениці відзначено сильний прямий зв'язок між урожайністю та висотою рослин, який не залежить від умов року [59]. Таку саму закономірність відмічено і в озимій м'якої пшениці, при цьому виявлено діапазон висоти, в якому формується максимальна врожайність [60, 61]. Висота рослин розглядається також як один із показників екологічної пластичності рослин у різних ґрунтово-кліматичних умовах [62].

Висота рослин залежить від умов вирощування. Наприклад, дефіцит вологи зменшує висоту рослин пшениці [63, 64]. Ren та ін. [65] вважають, що активність генів, відповідальних за висоту рослини, залежить від особливостей водного середовища, і це знаходить відображення в просторово-часових моделях експресії генів на різних стадіях розвитку [66].

Недоліком високих рослин є їхня схильність до вилягання, що знижує реальну врожайність. Проблему вилягання було вирішено створенням

короткостеблих сортів; це зумовило "зелену революцію", яка відіграла велику роль у боротьбі з голодом на землі [67].

За літературними даними [36], під час оцінювання 1039 зразків однозернянки, отриманих із кількох світових генбанків, дика однозернянка мала значно вищі рослини з довшим верхнім міжвузлям порівняно з культурною плівчастою та голозерною однозернянками.

Культивовані сорти однозернянки схильні до вилягання, і зменшення їхньої висоти може послабити цей недолік. З цією метою використовують агротехнічні прийоми. Так, за осіннього посіву порівняно з весняним формуються вищі рослини з підвищеною потенційною врожайністю, однак і більш схильні до вилягання. З урахуванням того, що ця культура пристосована до жорстких умов, пропонується вирощувати її під час весняного посіву, коли формуються низькорослі, менш вилягаючі рослини [52].

Знизити висоту рослин можна також і селекційним шляхом [39]. Матеріалом для цього є широке генетичне різноманіття за висотою рослин як культурної, так і дикої однозернянок [29, 68].

Однозернянки володіють генетично обумовленою стійкістю до бурої листової та стеблової іржі, борошнистої роси, стійкістю до проростання зерна в колосі (на пні) та іншими корисними генами [69, 70, 71, 72], низка яких уже інтегровані в поліплоїдну пшеницю [73, 74].

Пшениця однозернянка з усіх відомих видів пшениці, яких налічується 27 за класифікацією Dorofeev та ін. [2], найбільш цінна як культура для здорового харчування та для біофортифікації. Всебічне пізнання комплексу ознак пшеничної рослини та характеру їх успадкування сприяє цілеспрямованому її поліпшенню для культивування. Колір колоса пшениці, який визначається кольором колоскових лусок, має адаптивне значення [75]. Ця ознака широко використовується в таксономії та для паспортизації сортів і форм пшениці, а також є зручною моделлю для генетичних і молекулярно-генетичних досліджень [76].

Використовуючи колір колоса, розраховують кількість колосків на питому площу для прогнозу врожайності [77], а також оцінюють ураженість фузаріозом [78].

З підвищенням рівня життя люди більше прагнуть до споживання «здорової їжі», цінним джерелом якої є, зокрема, однозернянка. Зерно цієї культури містить від 16 до 23 г білка на 100 г сухої речовини, що вище, ніж у м'якої пшениці — 13-20 г [79, 80]. Крім цього, однозернянка має більш високий вміст клейковини, ніж м'яка пшениця [81].

Крохмаль однозернянки на 23,2-34,6 % представлений амілозою [82, 83]. Через свою щільно упаковану структуру амілоза перетравлюється повільніше, ніж амілопектин, тим самим знижуючи рівень глюкози та інсуліну в крові після їжі, при цьому довше зберігається відчуття ситості. Таким чином, продукти з однозернянки корисні для тих, хто страждає на цукровий діабет і надмірну вагу.

Вміст ліпідів у зародках однозернянки значно вищий, ніж у м'яких пшениць: у однозернянки 4,2 г на 100 г сухої речовини порівняно з 2,8 г у м'якої пшениці [84]. В однозернянці міститься 0,429-0,678 мкг на грам сухої речовини фолієвої кислоти (вітамін М), важливої для вироблення здорових еритроцитів і профілактики анемії, а також для профілактики дефекту нервової трубки в людського плода [85]. Вміст каротиноїдів у однозернянки значно вищий, ніж у поліплоїдних пшениць [79], причому лютеїну міститься в середньому 8,41 мг на грам сухої речовини, що у 2-4 рази більше, ніж у твердих і м'яких пшениць, і досягає 13,4 мг на грам сухої речовини [86].

Антиоксидантна й антирадикальна активність цільнозернового борошна з однозернянки перевершує борошно з м'якої пшениці [87, 88]. Насіння однозернянки містить у 3,8 рази більше пов'язаних флавоноїдів і має в 3,4 рази більшу антиоксидантну активність порівняно з полбою звичайною. Однозернянка містить більшу, ніж в інших видів пшениці, концентрацію антиоксидантних сполук, які, поряд із низькою активністю бета-амілази та ліпоксигенази, надають борошну відмінних поживних властивостей [89].

Завдяки антиоксидантним властивостям, пшениця-однозернянка розглядається також як цінна нова сировина для виробництва органічного пива [90].

Однозернянка вважається гарним джерелом мікроелементів, таких як *Zn*, *Fe*, *Cu*, *Mn*, *Ca*, *Mg*, *K* і *P*, маючи в 1,5-2 рази більшу їхню концентрацію, ніж м'яка пшениця [91, 92]. Крім того, однозернянка містить більшу кількість вітамінів *B1*, *B2*, *B5* і *E* порівняно з цими видами [93].

Однозернянка, на відміну від інших видів пшениці, може вживатися людьми, які страждають на певні види чутливості до пшеничного глютену [94, 95]. З усього сказаного випливає, що відродження цієї цінної культури сприятиме забезпеченню людства здоровою та смачною їжею.

### 1.3. Генетична характеристика пшениць однозернянок

Генетичне вивчення пшениць однозернянок велося в основному в таких напрямках: 1) філогенія, походження та еволюція однозернянок та їхня роль у походженні поліплоїдних пшениць; 2) оцінка ступеня генетичної різноманітності та генетичної близькості форм; 3) «marker assisted selection», генетичне маркування ознак та за його допомогою добір форм цінних для селекції. Ці напрямки часто поєднуються в одному дослідженні.

Методами аналізу ДНК (fingerprinting – аналіз мінісателітів, секвенування) встановлено місце введення в культуру пшениці однозернянки з дикого предка — Карачадазькі (Karacadağ) гори в нинішній південно-східній Туреччині. Зокрема, при порівнянні ДНК-маркерів зразків *T. monosocum* L. і *T. boeoticum* Boiss. найбільшу подібність виявлено саме між дикими та культурними зразками з цього регіону. Встановлено, що *T. monosocum* виникла як мутант із *T. boeoticum* за групою генів кількісних ознак (QTL), локалізованих у хромосомі 7A [11, 15, 96].

Пшениця однозернянка має найбільш простий геном серед розмаїття видів пшениці. Так, розмір геному у пшениці Урарту становить 1/3 геному м'якої пшениці — близько 5 Гб [97]. Геном пшениць однозернянок не ускладнений

взаємодією з гомеологічними геномами, як у поліплоїдних видів [1]. З огляду на це однозернянка є зручним модельним об'єктом для вивчення генетики ознак і закономірностей впливу окультурення на зміни гено- і фенотипу. При цьому важливо, що види однозернянки, за винятком *T. urartu* Thum. ex Gandil., легко схрещуються між собою.

Загалом встановлено геноми однозернянок, присутні як складові частини геномів поліплоїдних видів пшениці.

Mandy [98] першим висловив припущення, що донором геному *A* поліплоїдної пшениці (*T. paleocolchicum* Men., синонім *T. karamyshevii* Nevsky) була *T. urartu*. В. Г. Конарев зі співробітниками на підставі детального вивчення поліморфізму запасних білків та імунохімічного аналізу дійшли висновку, що донором геному *A* поліплоїдних пшениць (за винятком видів групи *T. timopheevii* Zhuk.) був *T. urartu*. Цьому геному було присвоєно символ  $A^u$  [99, 100]. Донором геному *A* видів *T. timopheevii* Zhuk., *T. zhukovskyi* Menabde et Egizjan був *T. boeoticum*, геному якого, відповідно, присвоєно символ  $A^b$ . Ці висновки підкріплені цілою низкою генетичних досліджень [1]. Утім, існує точка зору, згідно з якою *T. urartu* був донором геному *A* для обох еволюційних ліній пшениці — *Emmer* і *Timopheevii*. Підставу для цього дає схожість геномів *T. boeoticum* і *T. urartu*, встановлена молекулярно-біологічними [15, 101, 102] і каріологічними дослідженнями [103, 104].

Окультурення рослин підвищило їхню врожайність, але зменшило генетичну різноманітність за деякими ознаками [105]. Висока фенотипова різноманітність у пшениць однозернянок була відзначена низкою вчених [26, 29, 30, 31].

У процесі селекції зародкова плазма однозернянок не зазнала ефекту «пляшкового горлечка», тому під час окультурення зберігся повний спектр генетичних варіацій [15]. Водночас, збільшення мінливості має велике значення для розширення та ефективного підтримання генетичної різноманітності та її використання в селекції [106].

Збільшення розміру насіння та врожайність є головними ознаками окультурених злаків, і це вкладає основний внесок у підвищення їхньої продуктивності порівняно з дикими предками [19]. У літературі мало відомостей про молекулярні механізми цього явища. Yu et al. [107] розкрили генетичну архітектуру розміру зерна однозернянок за допомогою картування зчеплення і гомології та транскриптомного профілювання.

Ламкість колоса — домінантна ознака, контрольована двома генами [108]. Brandolini і Heun [96] відносять ламкість колоса однозернянок до кількісних ознак і виділяють три ступені ламкості: спонтанна ламкість, проміжна ламкість, відсутність ламкості. Пукарендіш і співавт. [12] виявили, що гени *btr1* (Non-brittle rachis) і *btr2* у пшениць однозернянок гомологічні подібним генам ячменю. Вивчивши гени *Btr1* і *Btr2* у диплоїдних пшениць, вони показали, що за неламкість колоса в одомашнених однозернянок відповідає поодинокі заміна несинонімічної амінокислоти (аланін на треонін) у позиції 119 у продукті *btr1*.

Дослідженням на трансгенних лініях доведено, що добір за алеллю *btr1-A* в період одомашнення впливає на морфологію колоса, обмолочуваність і масу зерна [109]. Vavilova et al. [110] уперше секвенували ген *Btr1-A* у *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk., і низки зразків *T. monocossum*. Послідовність нуклеотидів цього гена у всіх вивчених зразків була ідентична виявленому раніше гаплотипу *Hap9*. У положенні 355 гена *Btr1-A* наявна заміна G на A, що призводить до виникнення ознаки неламкості колосового стрижня [110]. Adhikari та ін. [111] ідентифікували у пшениць однозернянок геномні області-кандидати, що несуть маркер одомашнення *Btr1* розміром 70 Мб на короткому плечі хромосоми 3A.

Вид *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. становить великий інтерес як єдиний голозерний вид серед диплоїдних півчастих пшениць. Вид виділено зі зразка *T. monocossum* к-20970, зібраного П.М. Жуковським у 1926 р. в Туреччині. Для цього виду характерний комплекс ознак, що успадковуються зчеплено: щільний колос, м'які луски, наявність остевидних придатків на колосовій лусці та скошене плече колоскової луски. Можливо, цей комплекс контролюється одним

регуляторним геном [1]. Ген, що відповідає за м'яку луску — *sog* (soft glume — м'яка луска) розташовується в короткому плечі хромосоми  $2A^m$  ( $2A^m_s$ ) [112, 113]. Крім цього гена, *T. sinskajae* відрізняється від вихідної *T. monosocum* к-20970 також за геном, що контролює повільну зону 6-фосфоглюконатдегідрогенази і розташований у довгому плечі хромосоми  $5A^m$  ( $5A^m_L$ ).

Найважливішою ознакою, що визначає адаптивність, і водночас цікавою для генетики, є тип розвитку — «озимість / ярість». Як правило, ярість розглядається як домінантна ознака як у поліплоїдних, так і в диплоїдних пшениць [1]. У диплоїдній пшениці *T. monosocum* L. за допомогою генетичного та цитогенетичного [114, 115], і молекулярного аналізів [116] показано домінування та моногенний контроль ярості. Goncharov та Chikida [117] визначили, що озимість є рецесивною ознакою в *Aegilops tauschii* Coss. Goncharov [118], використавши майже ізогенні лінії, показав, що ярість домінує над озимістю у тетраплоїдних пшениць. Це ж показано Н.В. Давидовою [119] у гексаплоїдних пшениць, Skatova et al. [120] — у пшенично-житніх амфідиплоїдів.

У пшениці встановлено низку генів, що визначають тип розвитку: *Vrn1*, *Vrn 2*, *Vrn3*, *Vrn4* тощо. У тому числі, у диплоїдних видів-одnozернянок домінантні алелі *Vrn1* трапляються найчастіше [121] і відіграють важливу роль у визначенні типу розвитку як диплоїдних, так і поліплоїдних пшениць [122]. Японські вчені за допомогою азотно-іонної променевої обробки отримали мутант пшениці одnozернянки з делеціями в кодуювальній і промоторній областях *Vrn1*, який тривалий час залишається у вегетативній фазі, демонструючи, що *Vrn1* є незамінним геном для переходу до генеративної фази [123]. На підставі узагальнення літературних даних вчені дійшли висновку, що ключовим геном у генетичній системі, яка контролює тривалість вегетаційного періоду злаків, є *Vrn1*, продукт якого під впливом низької температури (яровизація) сприяє переходу апікальної клітини меристеми в компетентний стан для розвитку



генеративних тканин колоса [124]. *Vrn 1* кодує фактор транскрипції *MADS-box* і сприяє цвітінню [125].

Предкові дикі форми пшениці є озимими. Принаймні, рецесивна алель гена *vrn 1* вважається давнішою по відношенню до домінантної алелі *Vrn 1* [126]. Передбачалося, що ярі однозернянки виникли в диких популяціях і пізніше були відібрані для культивування [127]; таким чином, культурна однозернянка набула широкого розповсюдження від родючого півмісяця до північніших регіонів, включно з Кавказом, Балканами та Центральною Європою [128]. Це ніби давало підставу припустити шлях еволюції від рецесивних озимих форм до домінантних ярих.

*Vrn-A<sup>m</sup>1*, був картований у диплоїдній пшениці (*Triticum monocossum* L) на довгому плечі хромосоми 5AL, і було показано ортологію *VrnA<sup>m</sup>1* з *Vrn-A1* (хромосома 5A пшениці, спочатку *Vrn1*) [129]. У диплоїдній пшениці *T.monocossum* було ідентифіковано кілька домінантних алелів *Vrn-A1*, що мають варіабельні мутації в ділянці промотора та/або першого інтрону [116, 124, 125, 130]. Ген *vrn-A1<sup>u</sup>* у *T. urartu* Thum. ex Gandil. ідентичний *vrn-A1* озимих зразків поліплоїдної пшениці та відрізняється від *vrn-A<sup>m</sup>1* коротким делегуванням у промоторі [116, 124]. Два домінантні алелі диплоїдної дикої пшениці *T. boeoticum* Boiss. *Vrn-A<sup>m</sup>1f* і *Vrn-A<sup>m</sup>1a* (*Vrn-A1h*) мають короткі делеції в промоторній області [116, 124]. Крім того, у видів із диплоїдним геномом *A* виявлено алель *Vrn-A1ins*, що містить інсерцію 0,5 т.п.н. у 1-му інтроні. За даними CAPS-скрінінгу, алелі *Vrn-A1f* і *Vrn-A1ins* виявилися видоспецифічними для *T. monocossum*, а алель *Vrn-A1h* - для *T. boeoticum* [124].

Ген *Vrn2* було виявлено на хромосомі 5A в невеликій популяції  $F_2$  гібрида між ярим та озимим зразками диплоїдної пшениці *T.monocossum* [131]. *Vrn2* як репресор цвітіння кодує фактор транскрипції домену «Zinc finger-CCT» і пригнічується яровизацією та коротким днем [121, 130, 132].

З іншого боку, виявлено, що алелі *Vrn-A1b* і *Vrn-A1h*, раніше описані як домінантні, насправді або не мають, або мають слабкий зв'язок із ярим габітусом,

тоді як у деяких диплоїдних зразків цей габітус був пов'язаний із рецесивним алелем *Vrn-A1* [124].

Kiss et al [133] вважають, що вихід у трубку визначається комплексом генетичних та екологічних чинників, у яких вирішальну роль відіграють гени, що відповідають за яровизацію та фотоперіодизм. Zhmurko [134] використовував яровизоване та неяровизоване насіння ізогенних за генами *Ppd* ліній озимого типу розвитку сорту Миронівська 808 при вирощуванні за умов довгого (18 годин) та короткого (9 годин) фотоперіодів та дійшов висновку, що гени *Vrn* та *Ppd* взаємодіють у регуляції розвитку пшениці.

Таким чином, є дані про генетику типу розвитку у пшениць однозернянок. Разом з тим, для добору вихідного матеріалу в селекції потрібне знання характеру успадкування «озимості/ярості» у ширшого кола конкретних зразків однозернянок. Ця інформація також необхідна для подальших досліджень молекулярно-генетичних основ типу розвитку рослин пшениць однозернянок.

Одна з найважливіших агрономічних ознак пшениці — висота рослин — залежить як від генетичних, так і середовищних чинників, при цьому генетичний фактор є визначальним [135]. Наступним кроком у цій роботі може стати локалізація QTL за допомогою молекулярних маркерів.

Генетичний контроль висоти рослин пшениці вивчали переважно на поліплоїдних видах. У цих експериментах, як правило, використовувалися короткостеблові форми, успадковані від сортів *Akacomughi* або *Norin 10*, а також мутанти (*Rht*) [67].

Генетичні дослідження на поліплоїдній пшениці Halloran [136] показали, що висота рослин перебуває під контролем двох генів із домінантним ефектом. Chen [137] дійшов висновку, що ця ознака контролюється одним не повністю домінантним геном. Yao зі співавторами [138] вважають, що висота рослин пшениці може перебувати під контролем трьох-чотирьох пар головних генів, а складові цієї ознаки можуть бути під контролем однієї-трьох пар головних генів з адитивним і повністю або частково домінантним ефектом, при цьому

основним є адитивний ефект. На наявність трьох пар генів, що зумовлюють висоту рослин пшениці, вказують Хіе зі співавторами [139].

Китайські вчені виконали низку генетичних досліджень висоти рослин пшениці за допомогою сегрегаційного аналізу. Ду та ін. [140] на другому поколінні гібридів від схрещування сортів м'якої пшениці Mazhamai × Quality показали, що висота рослин контролюється виключно полігенно, без головного гена. Ві та ін. [141] на поколіннях  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ , і  $F_3$  від схрещування сортів Xinong 817 × Chinese Spring дійшли висновку, що успадкування висоти рослин пшениці відповідає генетичній моделі одного головного гена з адитивним ефектом і системи полігенів з адитивно-домінантним ефектом. Лі та ін. [142] в експериментах із групою рослин  $F_7$ , отриманою на рекомбінантних інбредних лініях (RILs) від схрещування Xiaoyan 81 × Xinong 1376, дійшли висновку, що висота рослини контролюється двома парами головних генів з адитивно-епістатичним ефектом і системою полігенів, успадкованість цієї ознаки становила 82 %. Вен та ін. [143] на групі гібридів  $F_2$  від схрещування Ningmai 9 × Zhenmai 168 показали, що висота рослин контролюється двома головними генами з адитивно-домінантно-епістатичним ефектом, разом із полігенами, які проявляють адитивно-домінантний ефект. Успадковуваність висоти рослини під контролем головного гена в зазначених умовах становить 65 %. Хіе та ін. [144] на основі схрещування сортів Pingdong 34 і Barran дійшли висновку, що висота рослин зумовлена двома парами головних генів із кумулятивним ефектом плюс системою полігенів з адитивним ефектом. Адитивне значення першої пари головних генів, що контролюють висоту рослин, було 5,15, успадковуваність висоти рослини під контролем головного гена становить 59 %, а успадковуваність у разі полігенного контролю — 40 %. Zhong та ін. [145], досліджуючи тверду пшеницю ANW16G, зробили висновок, що висоту рослини контролюють два головні гени з адитивно-домінантно-епістатичним ефектом. За такого контролю успадковуваність висоти рослини становить 93 %. Gong та інші [146] у досліді на твердій пшениці ANW16F зробили висновок, що висоту

рослини контролюють два головні гени з адитивно-домінантно-епістатичним ефектом, причому адитивний ефект був переважним, успадковуваність ознаки становила 86 %.

Як бачимо, виявлено різні генетичні системи, під контролем яких перебуває висота рослин пшениці. Більшість авторів доходить висновку, що в системі генетичного контролю цієї ознаки присутня невелика кількість генів (1-4 пари) із сильним ефектом і система генів зі слабкою дією, так званих генів-модифікаторів, або полігенів.

Неоднозначні результати, одержувані різними авторами за допомогою сегрегаційного аналізу, можуть бути пов'язані з генетичною різноманітністю вихідного матеріалу. Іншою причиною можуть бути відмінності в умовах вирощування. Слід також вказати на специфічну генно-середовищну взаємодію, а також різні схеми генетичного експерименту.

За даними Zakharova et al. [61] успадковуваність висоти рослини становить 65,2 %, на частку генно-середовищної компоненти припадає 30,4 % фенотипової різноманітності, на середовищну — 0,9 %.

У тетра- і гексаплоїдних пшениць уже зареєстровано 25 генів (*Rht1-Rht25*), що контролюють висоту рослин [147]. У субгеномі *A*, що походить від одностернянок, локалізовані гени: *Rht7* (2*AS*) [148, 149], *Rht12* (5*AL*) [149, 150], *Rht18* (6*A*) [149, 151], *Rht22* (7*AS*) [152], *Rht24* (6*AL*) [153], *Rht25* (6*AS*) [147]. Багато з цих генів використовуються в селекційних програмах щодо гексаплоїдної [153, 154] і тетраплоїдної пшениці [155].

Для успішної селекції необхідна інформація про характер успадкування цієї ознаки. Для генетичного дослідження кількісних ознак рослин *Gai* зі співавторами [156] розробили метод, що дає змогу в системі генетичного контролю виявити гени із сильним ефектом і полігени, а також установити їхню кількість. Метод був апробований на низці видів. Це могоар (*Setaria italica* (L.) P.Beauv.) [157], рицина (*Ricinus communis* L.) [158], гречка (*Fagopyrum esculentum* Moench) [159], м'яка пшениця (*Triticum aestivum* L.) [144], тверда пшениця

(*Triticum durum* Desf.) [145, 146], кукурудза (*Zea mays* L.) [160], льон (*Linum usitatissimum* L.) [161]. Для аналізу успадкування висоти рослин у пшениці однозернянки цей метод не застосовувався.

Кущистість — важлива агрономічна ознака, що визначає архітектуру пшеничної рослини та її потенційний урожай [162, 163]. Залежно від здатності пагонів утворювати колосся кущистість позначають як непродуктивну та продуктивну. На інтенсивність кушіння впливають спосіб, строк і густина висівання рослин, кількість добрив та інші чинники [164, 165, 166, 167].

Xie et al. [168] було відмічено, що у м'якої пшениці H461 низька кущистість контролювалася двома головними ядерними генами із серією полігенів, один із яких був супресорним геном і не мав реципрокної дії. Du та ін. [140] на другому поколінні гібридів від схрещування сортів м'якої пшениці Mazhamai і Quality показали, що продуктивна кущистість контролювалася парою головних генів і полігенів, причому успадкованість головних генів становить 0,56. Zhang та ін. [169] виявили, що сильна кущистість регулюється двома парами головних генів, один з яких пригнічує кущистість.

На сьогодні в складному геномі м'якої (гексаплоїдної) пшениці ідентифіковано кілька локусів кількісних ознак (QTL), що визначають кущистість [170]. У субгеномі А поліплоїдної пшениці, що походить від однозернянки, виявлено QTL у хромосомах 5A (висока кущистість) [171], ген *ftin* у 1AS [165]; ген *tin1* (інгібітор, низька кущистість) у 1AS [172], ген *tin2* (інгібітор, низька кущистість) у 2A [173], ген *tin3* у 3A (інгібітор, єдиний продуктивний пагін) [174]. На мутанті м'якої пшениці з геном *tn1*, (зменшення кущистості) показано, що цей ефект обумовлений однією амінокислотою заміною в анкіриновому білку, який є рецепторним катіонним каналом і забезпечує реакцію на широкий спектр фізичних і хімічних чинників. Вихідний — домінантний ген *TN1* сприяє проростанню бруньок через інгібування біосинтезу та сигналізації абсцизової кислоти (інгібітора) у пагонах [175].

Серед ознак, що мають адаптивне значення, інтерес з погляду генетики представляє забарвлення колоса. Загальновідомо, що забарвлений колос домінує над незабарвленим. У пшениць та егілопсів гени, що визначають забарвлений колос (червоний, коричневий, чорний, сіро-димчастий) локалізовані в дистальних ділянках коротких плечей хромосом першої гомеологічної групи: *Rg-A1*, *Rg-B1*, *Rg-D1* відповідно в хромосомах *1A*, *1B*, *1D*. Зокрема, інтерес становлять гени, локалізовані в геномі *A*, що походять від однозернянки. Для гена *Rg-A1*, локалізованого на короткому плечі хромосоми *1A*, відомо чотири алелі (*a-d*). Алель *Rg-A1b* визначає червоне забарвлення колоскових лусок. Алелі *Rg-A1c* і *Rg-A1d* контролюють чорне забарвлення лусок [176]. Козуб та ін. [177] на *T. spelta* L. показали зчеплення алеля *Rg-A1*, що зумовлює чорне забарвлення колоса, з алелем *Gli-A1j\**, який кодує відповідний блок гліадину і може слугувати маркером алеля *Rg-A1*.

Аналіз літературних джерел свідчить про те, що однозернянка вивчена в різних аспектах. Встановлено вихідну предкову форму культурної однозернянки, місце введення її в культуру. Констатовано, що, незважаючи на повсюдне зникнення однозернянки з культури, вона збереглася в деяких осередках обробітку. Різноманітне вивчення біологічних і господарських ознак однозернянки виявило значний потенціал цих ознак, насамперед цінність її для здорового, дієтичного та профілактичного харчування, а також для органічного, екологічно безпечного землеробства. Це зумовило відновлення культивування однозернянки в країнах, де її вирощували, та поширення на країни, де її раніше не вирощували. У зв'язку з цим проводиться селекція однозернянки, яка потребує подальшого вивчення її генетичної різноманітності у фенотиповому та генотиповому аспектах.

Певні труднощі для ширшого культивування однозернянки створюють ознаки, успадковані нею від диких прабатьківських форм: ламкість колоса, що призводить до втрат врожаю; утруднена вимолочуваність зернівок, яка утрудняє

їхнє виділення з колосків для використання; низька продуктивність, що обмежує виробництво і споживання. Певні можливості для подолання перших двох недоліків створює відкриття та залучення до гібридизації нового виду однозернянки — *Triticum sinskajae* A.Filat. et Kurk.

У зв'язку зі сказаним, мета даного дослідження — розкриття закономірностей прояву, успадкування та рівня успадковуваностя ознак у зразків генофонду однозернянки та їхніх гібридів як основи для її генетичного поліпшення.

## Розділ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

### 2.1. Досліджуваний матеріал

Матеріалом у даній дисертаційній роботі послуговували 34 зразки пшениць однозернянок різної видової приналежності та різного походження з Національного генбанку рослин України (табл.2.1.1). Серед них 17 зразків належали до культурного виду *T. monosocum*, 1 зразок — до культурного виду *T. sinskajae*, 13 зразків — до дикого виду *T. boeoticum*, 2 зразки — до дикого виду *T. urartu*. Один зразок, включений у дослідження, являв собою тетраплоїдний ( $2n = 28$ ) амфідиплоїд *T. × sinskourarticum* (*T. sinskajae* × *T. urartu*), геномна формула  $A^sA^sA^uA^u$ .

У різних розділах роботи використано наступний матеріал.

Для вивчення зв'язку фенотипу рослин зі ступенем одомашнення використано всі 33 зразки диплоїдних видів однозернянки.

Для диференціації однозернянок за водоутримувальною здатністю вегетативних частин рослини використовувалися зразки *T. monosocum* — UA0300113, UA0300282, UA0300222; *T. sinskajae* — UA0300224; *T. boeoticum* — UA0300336, UA0300401, UA0300400; *T. urartu* — UA0300307, UA0300253, та амфідиплоїд UA0500026.

Успадкування типу розвитку («озимість/ярість») вивчалось у таких зразків пшениць однозернянок: ярих за типом розвитку *T. monosocum* — UA0300113, UA0300221, *T. sinskajae* — UA0300224; озимих за типом розвитку *T. boeoticum* — UA0300401, UA0300336; *T. urartu* — UA0300253; зразок *T. boeoticum* UA0300400 є напівозимим за типом розвитку.

Успадкування висоти рослин, кущистості та забарвлення колоса вивчали у реципрокних гібридів пшениці однозернянки між зразком UA0300311, що має озимий тип розвитку, із середньою висотою рослин за даними чотирьох років вивчення 135 см, чорноколосим, висококущистим, та UA03003282 — ярим, висота рослини 144 см, колос світлий, низькокущистий.



Таблиця 2.1.1.

Зразки пшениць однозернянок, використані в дослідженні. 2018–2022 рр.

№	Номер Національного каталога України	Вид	Сорт, різновидність	Країна поход ження
1	UA0300634	<i>T. monococcum</i>	MV Alkor, var. <i>monococcum</i>	HUN
2	UA0300221	<i>T. monococcum</i>	<i>monococcum</i>	AZE
3	UA0300254	<i>T. monococcum</i>	<i>monococcum</i>	ARM
4	UA0300222	<i>T. monococcum</i>	<i>hohensteinii</i>	GEO
5	UA0300440	<i>T. monococcum</i>	<i>sofianum</i>	CZE
6	UA0300282	<i>T. monococcum</i>	<i>monococcum</i>	HUN
7	UA0300313	<i>T. monococcum</i>	<i>monococcum</i>	HUN
8	UA0300439	<i>T. monococcum</i>	<i>monococcum</i>	HUN
9	UA0300537	<i>T. monococcum</i>	<i>monococcum</i>	HUN
10	UA0300223	<i>T. monococcum</i>	<i>vulgare</i>	ALB
11	UA0300623	<i>T. monococcum</i>	<i>monococcum</i>	UKR
12	UA0300112	<i>T. monococcum</i>	<i>macedonicum</i>	SYR
13	UA0300113	<i>T. monococcum</i>	<i>macedonicum</i>	SYR
14	UA0300115	<i>T. monococcum</i>	<i>macedonicum</i>	SYR
15	UA0300116	<i>T. monococcum</i>	<i>macedonicum</i>	SYR
16	UA0300117	<i>T. monococcum</i>	<i>macedonicum</i>	SYR
17	UA0300311	<i>T. monococcum</i>	<i>nigricultum</i>	SYR
18	UA0300224	<i>T. sinskajae</i>	<i>sinskajae</i>	RUS
19	UA0300251	<i>T. boeoticum</i>	<i>pseudoreuteri</i>	AZE
20	UA0300290	<i>T. boeoticum</i>	<i>pseudoboeticum, pseudoreuteri</i>	AZE
21	UA0300332	<i>T. boeoticum</i>	<i>pantchitchii, kurbagalense</i>	UKR
22	UA0300333	<i>T. boeoticum</i>	<i>baydaricum</i>	UKR
23	UA0300400	<i>T. boeoticum</i>	<i>thaouard</i>	ARM
24	UA0300336	<i>T. boeoticum</i>	<i>bicolor</i>	LBN
25	UA0300401	<i>T. boeoticum</i>	<i>kurbagalense</i>	UKR
26	UA0300402	<i>T. boeoticum</i>	<i>boeoticum</i>	UKR
27	UA0300441	<i>T. boeoticum</i>	<i>albinigrescens</i>	TUR
28	UA0300445	<i>T. boeoticum</i>	<i>symbolonense</i>	UKR
29	UA0300535	<i>T. boeoticum</i>	<i>aznaburticum, pseudoboeticum</i>	AZE
30	UA0300536	<i>T. boeoticum</i>	<i>pseudoreuteri</i>	AZE
31	UA0300645	<i>T. boeoticum</i>	<i>thaouard</i>	AZE
32	UA0300253	<i>T. urartu</i>	<i>spontaneorubrum</i>	ARM
33	UA0300307	<i>T. urartu</i>	<i>spontaneorubrum</i>	ARM

## **2.2. Умови проведення досліджень**

### **2.2.1. Польові умови**

Зразки пшениць однозернянок вирощені на дослідному полі Інституту рослинництва імені В.Я. Юр'єва Національної академії аграрних наук України. Дослідне поле розташовано на території дослідно-виробничого господарства Елітне в Харківському районі Харківської області (східний лісостеп України; 49°59'36" північної широти, 36°27'17" східної довготи, висота місцевості над рівнем моря 195 метрів). Дослідне поле представлено у додатку В на рис. 1, 6, 9.

Ґрунти представлені чорноземом потужним слабовилуженим, попередником був горох. Валовий вміст легкогідролізованого азоту на 1 кг ґрунту в орному шарі був низьким або середнім (178 мг); вміст фосфору — високим (160–165 мг), вміст калію — також високим (130-133 м). Хімічні добрива, гербіциди та пестициди не застосовували, бур'яни видаляли вручну. Застосовували агротехніку, загальноприйняту для лісостепової зони України.

### **2.2.2. Погодні умови**

Погодні умови в роки проведення дослідження наведені в табл. 2.2.1. Під час досліду всі чотири генерації ( $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ) вирощували за двох строків посіву. Вегетація рослин осіннього посіву розпочалася в жовтні і завершилася в липні наступного року (варіант  $E_1$ ). Весняний посів проведено в березні, дозрівання настало в липні цього ж року (варіант  $E_2$ ).

Восени 2019 року температура була вищою, ніж середня багаторічна, кількість вологи була достатньою. Це дало змогу отримати гарні сходи і забезпечити кущіння зразків однозернянки перед відходом у зиму. Взимку спостерігався нестійкий сніговий покрив і періодичні відлиги. Загалом перезимівля пройшла благополучно. У весняно-літній період 2019-2020 років температурні умови були близькими до середніх багаторічних. У 2020 році після відновлення вегетації у квітні опадів випало менше за норму, але за порівняно

невисокої середньої температури повітря рослини використовували запаси зимової вологи в ґрунті.

Середня температура повітря в сезон 2020-2021 року в усі місяці була вищою за середню багаторічну. Це ж спостерігалось майже в усі місяці 2021–2022 років, лише в березні та травні температура була дещо нижчою за багаторічну, а в липні близькою до неї. Водночас у зимові місяці (грудень, січень, а у 2021 році й лютий) середньомісячні температури були від'ємними, а в лютому 2022 року близькими до нуля. Ці умови забезпечували проходження яровизації як озимими, так і ярими зразками за озимого посіву. З другої половини березня температури були позитивними, і їхнє наростання йшло досить швидко. Це запобігло яровизації рослин весняного посіву.

Сума опадів в осінній період 2020 року була близька до середньої багаторічної, 2021 року нижча за середню багаторічну. Водночас, в обидва роки за осіннього посіву було отримано сходи, і рослини пішли в зиму достатньо розвиненими. У березні 2021 і 2022 років опадів випало менше за середню багаторічну кількість, проте запаси зимової вологи забезпечили продовження росту та розвитку рослин у весняний період. У квітні-червні 2021 року сума опадів істотно перевищувала середню багаторічну, що було сприятливо для одержання насіння батьківських форм і гібридів. 2022 рік був посушливим, проте рослини ярого типу розвитку пройшли фази від колосіння до дозрівання насіння.

Загалом в осінньо-зимовий період температура була вищою за середню багаторічну за винятком листопада 2018 року. Сума опадів у жовтні-листопаді 2018 і 2021 років та в листопаді 2019 року була меншою порівняно із середньою багаторічною, у 2020 році — близькою до неї. В усі роки досліджень умови були достатніми для благополучної перезимівлі рослин пшениці однозернянки за осінньої сівби.

Таблиця 2.2.1.

## Погодні умови в роки досліджень

Показник	Місяць										СТ, °С СО, мм в Е <sub>1</sub>	СТ, °С СО, мм в Е <sub>2</sub>
	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7		
	2018 рік					2019 рік						
СТ, °С	+10,4	-0,7	-3,2	-5,2	-1,2	+3,7	+10,6	+17,6	+23,7	+20,8	+7,65	+15,28
СО, мм	20,3	20,5	73,3	57,6	8,7	16,2	39,5	68,8	18,1	64,0	387,0	206,6
	2019 рік					2020 рік						
СТ, °С	+10,6	+3,5	+1,6	-0,1	+0,3	+6,5	+8,8	+13,6	+22,1	+22,8	+8,97	+14,76
СО, мм	72,3	19,7	27,7	29,9	67,2	17,7	21,8	137,9	68,4	106,7	569,3	352,5
	2020 рік					2021 рік						
СТ, °С	+12,4	+2,6	-3,1	-2,5	-5,0	+1,1	+8,3	+15,7	+20,5	+24,7	+7,47	+14,06
СО, мм	40,5	40,7	24,6	70,4	59,8	18,2	41,7	52,7	68,4	7,3	424,3	188,3
	2021 рік					2022 рік						
СТ, °С	+8,1	+3,8	-2,0	-3,3	+0,3	-0,6	+10,2	+12,8	+20,6	+21,0	+2,1	+16,5
СО, мм	7,6	25,2	47,7	46,0	25,2	12,0	23,0	22,0	12,0	16,0	236,7	73,0
	Середні багаторічні											
СТ, °С	+7,7	+1,3	-3,5	-6,0	-5,3	0,0	+8,9	+15,4	+19,2	+21,2	+5,89	+12,94
СО, мм	38,1	39,4	38,0	38,7	31,4	28,8	32,3	45,5	52,9	59,1	404,2	218,6

Примітки: Е<sub>1</sub> — озимий посів; Е<sub>2</sub> — ярий посів; СТ — середня температура; СО — сума опадів; мм — міліметри; °С — градуси Цельсія.

## 2.3. Методи досліджень

### 2.3.1. Методика фенотипової оцінки

Зразки однозернянок вирощені протягом двох років (відповідно 2019–2020 і 2020–2021 роки). Ділянки розміщувалися за схемою повної рандомізації у триразовій повторності. На ділянці кожного зразка розміщувалося шість паралельних рядків завдовжки 1 м, за ширини міжряддя 15 см без пропусків. У кожному рядку вручну висівалося 30 зернівок. Щоб уникнути крайового ефекту, експериментальна ділянка була обсіяна трьома рядами пшениці спельти *T. spelta* L. сорту Зоря України.

Фенотипи пшениць однозернянок досліджено відповідно до методичних вказівок «Дескриптори та стандарт даних для пшениці» (Descriptors and data standard for wheat) [178]. Швидкість розвитку рослин оцінювали за кількістю днів від дати сходів до дати колосіння (ДДК). У фазі воскової стиглості у п'яти типових не крайових рослин на ділянці кожного зразка вимірювали висоту соломини без колоса (ВЗБК) і довжину верхнього міжвузля (ВМВ) у сантиметрах. На 25 розвинених стеблах, обраних випадковим чином, визначали довжину колосового стрижня (ДК) у сантиметрах, ведучи відлік від підківки нижнього колоска до основи верхівкового колоска. Враховували кількість колосків у колосі (ККК). У фазі повної стиглості ці 25 колосів зрізали, зважували на лабораторних вагах для визначення маси одного колоса (МОК) у грамах. Після обмолоту колосів на ручній тертці підраховували кількість зерен у колосі (КЗК), їхню масу (МЗК) і масу тисячі зерен (МТЗ) у грамах. Плівчастість (П) визначали у відсотках за формулою:

$$П = \frac{МОК - МЗК}{МОК} \times 100 \%$$

де МОК — маса одного колоса, МЗК — маса зерен з колоса

### 2.3.2. Визначення водоутримувальної здатності

У цьому дослідженні постановка польового досліду аналогічна попередньому. Водоутримувальну здатність оцінювали за зворотним показником — коефіцієнтом вологовіддачі, який визначали за методикою Kozhushko [179] у п'ятиразовій повторності. У фазі початку формування зерна (після цвітіння) з п'яти розвинених стебел зрізали листові пластинки верхнього (прапорцевого) і другого зверху листка та колос. Зрізи проводили в ранкові години. Їх поміщали в поліетиленові пакети і переносили в лабораторію, де зважували на лабораторних вагах, після чого поміщали на чотири години в термостат за температури 25 °С. Постійну вологість повітря в термостаті підтримували, поміщаючи в нього кювети з хлористим кальцієм. Після в'янення матеріал знову зважували, після чого висушували за температури 105 °С для визначення сухої маси. Коефіцієнт вологовіддачі листка ( $K_1$ ) і колоса ( $K_2$ ) розраховували за такими формулами:

– вологовіддача листка на одиницю його площі:

$$K_1 = (B - b) / P \times 1000 \text{ мг/см}^2;$$

– вологовіддача колоса на одиницю його довжини

$$K_2 = (B - b) / D \times 1000 \text{ мг/см};$$

– вологовіддача листка і колоса на одиницю сухої маси:

$$K_1 = (B - b) / C \times 100 \%$$

де: B — вихідна сира маса в грамах, b — маса після в'янення в грамах, C — маса після висушування за 105°C; P — площа листової пластинки; D — довжина колоса, 1000 — коефіцієнт переведення грамів у міліграми.

Статистичну значущість різниці між середніми показниками оцінювали за найменшою істотною різницею (*HCP*), що визначали за результатами однофакторного дисперсійного аналізу за рівня значущості 5 %.

### 2.3.3. Гібридизація та робота з поколіннями гібридів

Для створення гібридів використовували метод «single cross» — «колос на колос». Після колосіння до початку цвітіння вибирали добре розвинене колосся,

ножицями видаляли по 2-3 нижніх колоски та верхні колоски, залишаючи в середині колоса по 10-12 колосків. У кожному колоску видаляли другу (внутрішню) квітку, залишаючи першу (зовнішню) квітку. У кожній із квіток, що залишилися, видаляли всі пиляки, залишаючи неушкодженою зав'язь (емаскуляція), після чого на колос надягали пергаментний ізолятор. Через 3-4 дні, коли на ділянці закінчиться масове цвітіння, емаскульоване (материнське) колосся, в якого відбувалося вторинне цвітіння, запилювали твел-методом: колос запилювача, готовий до лодукулярного цвітіння, зрізували з відрізком колосоніжки, підрізали верхівки квіток разом з остюками та вводили згори в підрізаний згори ізолятор із материнським колосом, прокручуючи його всередині ізолятора. При цьому відбувалася екструзія пилку і запилення материнських квіток. У кожній комбінації запилювали щонайменше 10 колосків, сумарно щонайменше 100 квіток.

Гібриди та батьківські форми однозернянки вирощено протягом двох років: 2020–2021 та 2021–2022 роки. Під час вивчення гібридів усі чотири генерації ( $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ) вирощували за двох строків сівби — осіннього (остання декада вересня) та весняного (початок квітня). Вегетація рослин від осіннього посіву розпочалася в жовтні 2020 і завершилася в липні 2021 року (варіант  $E_1$ ). Весняний посів проведено в березні 2021 року, дозрівання настало в липні 2021 року (варіант  $E_2$ ). Зразки висівали на ділянки, розміщені на смугах шириною 1 м, поперечними рядками з проміжками 15 см за схемою: материнська форма — батьківська форма —  $F_1$  —  $F_2$  — материнська форма — батьківська форма.

На ділянках батьківських форм було шість рядків, у  $F_1$  і  $F_2$  залежно від кількості насіння: у  $F_1$  від одного до трьох рядків, у  $F_2$  9-10 рядків. У кожен рядок у батьківських форм і  $F_2$  вручну висівали в середньому по 20 зерен, у  $F_1$  по 15-20 зерен.

Для отримання насіння батьківські форми і гібриди  $F_1$  висівали восени, 20 вересня 2020 року і 23 вересня 2021 року (додаток В, рис. 1, 6).

### 2.3.4. Визначення типу розвитку

Для визначення типу розвитку рослин  $F_1$  і  $F_2$  посів гібридів і батьківських форм проводили навесні, 20 березня 2022 року, що виключало вплив низьких температур як фактора яровизації.

Батьківські форми, перше і друге гібридні покоління оцінювали за ознакою типу розвитку наприкінці вегетації. Ярою вважали рослину, що вийшла в трубку до цього часу; озимою — рослину, що залишилася у фазі кушіння і не вийшла в трубку [1].

### 2.3.5. Успадкування висоти та кущистості рослин у гібридів однозернянки

Експеримент було розпочато при осінньому посіві 2018 року. Гібриди першого покоління ( $F_1$ ) у прямому (пр.) схрещуванні *T. monosocum* var. *nigricultum* UA0300311 × *T. monosocum* var. *monosocum* UA0300282 та реципрокному (рец.) *T. monosocum* var. *monosocum* UA0300282 × *T. monosocum* var. *nigricultum* UA0300311 отримано у 2019 році, насіння використано для отримання  $F_2$ . Повторно схрещування для отримання  $F_1$  проведено у 2020 році на ділянках, висіяних восени 2019 року. Батьківські форми ( $P_1$ ,  $P_2$ ) перед початком досліду вивчали впродовж двох років, 2018 і 2019 років. Перед дослідом зернівки вручну звільняли від лусок. Ділянки розміщували за схемою:  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_{1\text{пр.}}$ ,  $F_{2\text{пр.}}$ ,  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_{1\text{рец.}}$ ,  $F_{2\text{рец.}}$ ,  $P_1$ ,  $P_2$ . Вимірювання висоти рослин та облік кількості продуктивних пагонів на рослині проводили відповідно до методичних вказівок «Дескриптори та стандарт даних для пшениці» (Descriptors and data standard for wheat) [178]. Щоб уникнути крайового ефекту, для оцінок обирали не крайові рослини.

### 2.3.6. Встановлення успадкування забарвлення колоса у гібридів

Це дослідження проведено на тих самих рослинах, що й попереднє. Колір колоса оцінювали після дозрівання рослин за дев'ятибальною шкалою: чорний (9), темно-сірий (8), сірий (7), червоний (6), сірий на червоному тлі (5), світло-сірий (4), рожевий на червоному тлі (3), рожевий (2), білий (1).



Роботу з гібридами однозернянки представлено у додатку В, рис. 2-4, 7,8, 10.

#### 2.4. Статистичний аналіз

При аналізі фенотипових характеристик пшениць однозернянок розподіл кількісних показників перевірено на відповідність закону Гауса методом Шапіро — Вілка. Нормальність розподілів дала змогу використати параметричну статистику, в рамках якої розраховано середні арифметичні значення ( $\bar{x}$ ), стандартні відхилення ( $s$ ), коефіцієнти варіації ( $cv$ ), двосторонній t-критерій для не зв'язаних вибірок.

При вивченні водоутримувальної здатності пшениць однозернянок статистичну значущість відмінностей між середніми показниками оцінювали за найменшою суттєвою різницею ( $HCP$ ), що визначали за результатами однофакторного дисперсійного аналізу.

Диференціацію зразків однозернянки проводили методом головних компонент в інтерпретації А.В. Коросова [180].

При вивченні успадкування типу розвитку («озимість/ярість») у гібридів відповідність фактичного розщеплення теоретичному оцінювали методом  $\chi^2$  з поправкою Сйтса [181].

Ступінь домінування ( $H_p$ ) висоти рослин у гібридів  $F_1$  визначали за формулою Гріффінга [182]:

$$H_p = \frac{F_1 - M_p}{P_{\max} - M_p}$$

де  $F_1$  — середнє арифметичне значення ознаки у гібрида першого покоління;  $M_p$  — середнє арифметичне значення ознаки у батьківських форм;  $P_{\max}$  — вища батьківська форма.

Сегрегаційний аналіз за ознаками «висота рослин», «продуктивна кущистість» і «забарвлення колоса» виконано з використанням програмного забезпечення R SEA v2.0, розробленого Wang зі співавторами [183] під керівництвом доктора Zhang Yuan-Ming. Обчислено показники максимальної правдоподібності та інформаційний критерій Акаїке генетичної моделі. Як кандидатів було обрано три моделі. За оптимальну приймали генетичну модель із найменшим значенням  $AIC$  і мінімальною кількістю статистично значущих показників [184]. Перевірку відповідності моделі-кандидата проводили за допомогою критеріїв  $\chi^2$ , Смирнова ( $nW^2$ ) і Колмогорова ( $Dn$ ).

Кореляційний аналіз, аналіз головних компонент, кластерний аналіз виконано з використанням програмного забезпечення Microsoft Excel 2007 і IBM SPSS 25. Перевірку статистичних гіпотез проводили на рівні значущості 0,05. Графіку виконано за допомогою програми Graphpad Pris 9.

## Розділ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

### 3.1. Фенотипова характеристика культурних і диких пшениць однозернянок

Група пшениць однозернянок, що містить у собі дикорослі та культурні види, є зручною моделлю для вивчення доместикації в усьому розмаїтті її механізмів. Це явище розглядалося в різних аспектах: генетичному та геномному [22], археоботанічному [23], молекулярному [24], біологічному [25]. Проте загалом вплив доместикації на комплекс ознак однозернянок вивчено недостатньо, що гальмує селекційну роботу. Тому мета цього дослідження полягала в оцінці фенотипових характеристик зразків генофонду пшениць однозернянок як вихідного матеріалу для генетичного поліпшення культури та встановленні закономірностей, пов'язаних зі ступенем окультуреності.

#### 3.1.1. Фенотипові відмінності між культурними та дикими пшеницями однозернянками

Найважливішим показником для селекції є різноманітність вихідного матеріалу. Аналіз фенотипової різноманітності наявних зразків показав, що коефіцієнт варіації ( $cv$ ) найважливіших господарських ознак у межах групи диких однозернянок не перевищує 8,9 % (табл. 3.1.1). У селекційній практиці такий рівень варіювання ознаки розглядається як незначний, тобто варіювання позначається як слабке.

У групі культурних однозернянок за більшістю ознак коефіцієнт варіації не перевищує 9,9 %. Це дещо вище, ніж у диких форм, але також не виходить за межі слабого. Лише за кількістю зерен із колоса, масою колоса та масою 1000 зерен коефіцієнт варіації перебуває в межах 11,8–13,1 %, що в селекційній практиці розглядається як варіювання середнього ступеня.

Таким чином, суттєвих відмінностей між дикими та культурними однозернянками за ознаками «маса колоса», «кількість колосків у колосі» не виявлено (рис. 3.1.1.). Тенденція до значного перевищення показників диких пшениць над культурними відмічається для висоти стебла (без колоса), довжини

верхнього міжвузля, довжини колоса, кількості зерен у колосі, пливчастості. При цьому значна перевага культурної однозернянки над дикою має місце за швидкістю розвитку (оцінюваною за кількістю днів до колосіння), масою зерен із колоса й особливо (удвічі) за масою 1000 зерен.

Порівняння двох груп зразків однозернянок за комплексом ознак свідчить, що перехід від дикої однозернянки до культурної не вплинув на виразність таких ознак, як маса колоса та кількість колосків у колосі. У культурних форм значно зменшилися висота рослини та довжина верхнього міжвузля, але збільшилися показники маси зерна з колоса та маси 1000 зерен.

Таблиця 3.1.1.

Прояв ознак у культурних і диких пшениць однозернянок. Середнє за 2020 та 2021 рр.

Ознака	<i>Min</i>		<i>Max</i>		<i>D</i>		$\bar{x}$		<i>s</i>		<i>Cv</i>	
	культ.	дик.	культ.	дик.	культ.	дик.	культ.	дик.	культ.	дик.	культ.	дик.
КДДК	225,0	224,0	253,0	248,0	28,0	24,0	240,8	236,3	8,8	9,2	4,4	5,3
ДВМ	39,0	60,8	62,0	82,8	23,0	22,0	52,7	68,3	5,1	5,2	4,7	4,9
ВСБК	104,0	121,6	141,8	174,8	37,8	53,2	125,6	143,9	10,9	11,5	6,9	5,0
ДК	4,0	8,8	90	12,4	5,0	3,6	6,6	10,9	1,1	1,1	9,1	8,1
ККК	23,0	25,0	38,0	34,0	15,0	9,0	31,0	30,0	3,3	2,5	5,6	5,2
КЗК	19,0	35,0	64,0	67,0	45,0	32,0	37,0	55,0	12,6	6,3	13,1	7,1
МК	0,9	0,9	2,1	1,8	1,2	0,9	1,5	1,3	0,3	0,2	11,8	8,9
МЗК	0,6	0,5	1,4	1,1	0,8	0,6	1,0	0,8	0,2	0,2	12,8	8,5
МТЗ	20,8	9,2	42,1	26,7	21,3	17,5	28,2	14,2	5,3	3,5	9,5	8,7
П	18,2	20,0	38,5	50,0	20,3	30,0	31,2	41,2	4,0	5,4	9,9	8,2

Примітка. культ. — культурна форма, дик. — дика форма,  $\bar{x}$  — середнє арифметичне, *cv* — коефіцієнт варіації, КДДК — кількість днів до колосіння, ДВМ — довжина верхнього міжвузля, см; ВСБК — висота стебла без колоса, см; ДК — довжина колоса, см; ККК — кількість колосків у колосі, КЗК — кількість зерен у колосі, МК — маса колоса, г; МЗК — маса зерен з одного колоса, г; МТЗ — маса тисячі зерен, г; П — плівчастість.

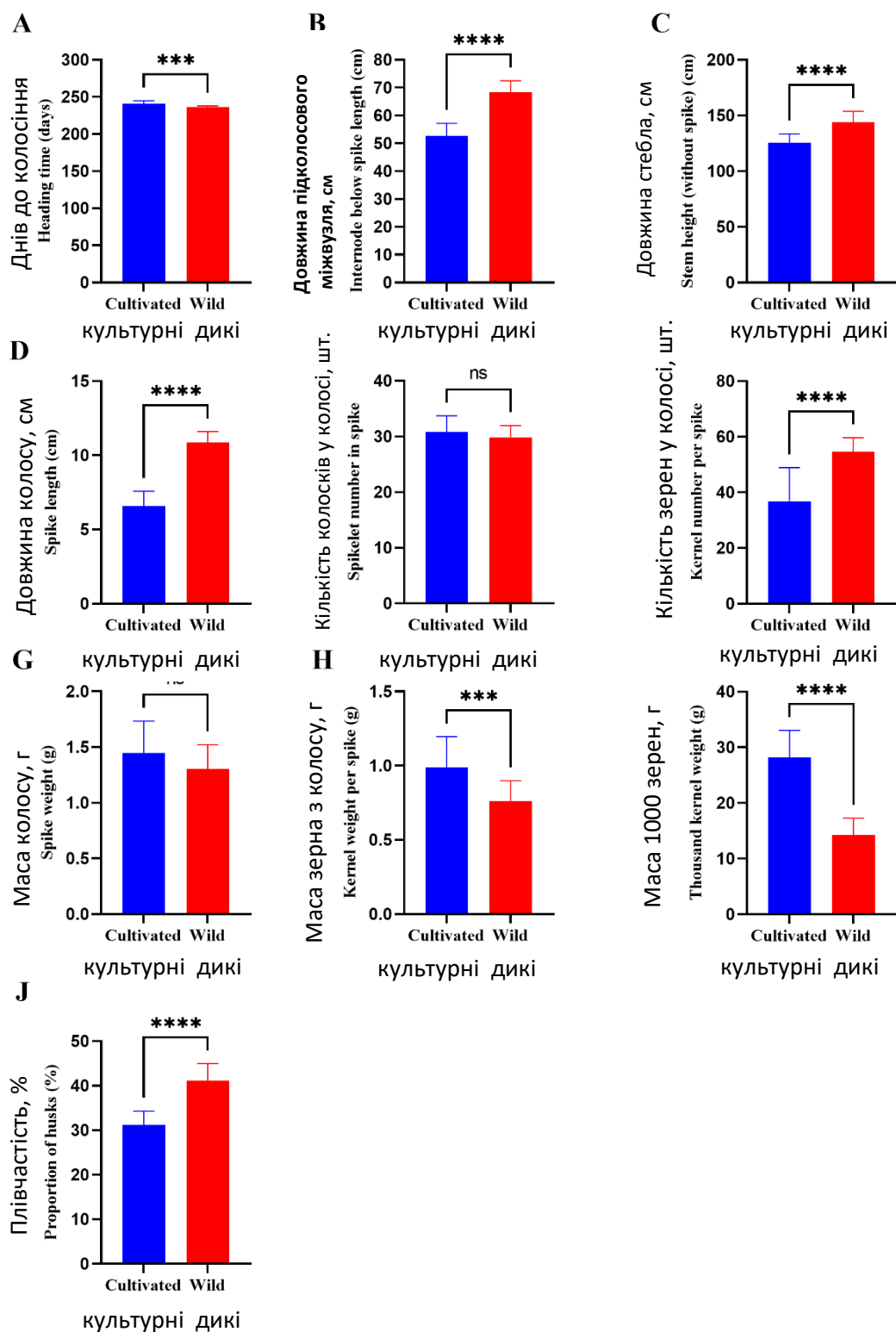


Рис. 3.1.1. Фенотипові відмінності між культурними та дикими однозернянками. Середнє за 2020 та 2021 рр.

(\*\*\* —  $p < 0,001$ , \*\*\*\* —  $p < 0,0001$ , ns —  $p > 0,05$ ).

### 3.1.2. Зв'язок між ознаками у культурних і диких пшениць однозернянок

Із загальної кількості 90 розрахованих параметричних коефіцієнтів кореляції Пірсона 48 були статистично значущими (табл. 3.1.3., 3.1.4.). Порівнювали коефіцієнти кореляції між одними й тими самими ознаками в культурних зразків із такими в диких за умови, що хоча б один коефіцієнт із кожної пари є значущим. Коефіцієнт кореляції культурних зразків перевищував цей показник у диких у 21 випадку, обидва коефіцієнти були рівними між собою в 3 випадках, коефіцієнт кореляції диких зразків перевищував цей показник у культурних зразків у 5 випадках. Для коефіцієнтів кореляції з абсолютним значенням 0,5 і вище (абстрагуючись від знака плюс або мінус) частота таких випадків становила 17, 2 і 4 відповідно.

Якщо розглядати коефіцієнти кореляції в аспекті ознак, то високе абсолютне значення – 0,70 і вище – відзначається для пар ознак: кількість днів до колосіння – висота стебла для культурних; довжина верхнього міжвузля – висота стебла для диких; довжина колоса з кількістю колосків у колосі (позитивний) і масою тисячі зерен (негативний) для культурних; кількість зерен у колосі з масою колоса, масою зерна з колоса (позитивний) і масою тисячі зерен (негативний) для культурних; маса колоса – маса зерна з колоса як для культурних, так і для диких зразків; маса зерна з колоса – маса тисячі зерен для диких зразків.

Привертають до себе увагу значущі коефіцієнти кореляції диких однозернянок, що перевищують такі в культурних, між довжиною верхнього міжвузля з одного боку та висотою стебла, кількістю зерен у колосі (позитивною) і довжиною колоса (від'ємною) з іншого боку. Також слід відзначити достовірну від'ємну кореляцію між довжиною верхнього міжвузля, з одного боку, та майже всіма розглянутими показниками (окрім довжини верхнього міжвузля) у культурних однозернянок, тоді як у дикорослих зразків вона залишається значущо від'ємною лише з кількістю зернин з колосу та стає додатною з довжиною колосу, масою колосу та масою зерна з колосу.

Таблиця 3.1.2.

Коефіцієнти кореляції ( $r$ ) між ознаками у культурних однозернянок у 2020 і 2021 рр.

Ознака	КДДК	ДВМ	ВСБК	ДК	ККК	КЗК	МК	МЗК	МТЗ
ДВМ	0,11								
ВСБК	0,74**	0,33*							
ДК	0,50**	0,01	0,48**						
ККК	0,36*	-0,22	0,39*	0,78**					
КЗК	0,37*	-0,06	0,56**	0,64**	0,63**				
МК	0,36*	-0,02	0,58**	0,61**	0,65**	0,93**			
МЗК	0,32	-0,19	0,45**	0,59**	0,60**	0,92**	0,95**		
МТЗ	-0,34*	0,01	-0,54**	-0,74**	-0,72**	-0,83**	-	-	
П	0,20	0,33 <sup>i</sup>	0,21	0,02	0,12	-0,31	-0,05	-0,28	0,20

Примітка: КДДК — кількість днів до колосіння, (днів), ДВМ — довжина верхнього міжвузля, (см), ВСБК — висота стебла (без колоса), (см), ДК — довжина колоса, (см), ККК — кількість колосків у колосі, КЗК — кількість зерен у колосі, МК — маса колоса (г), МЗК — маса зерен із колоса (г), МТЗ — маса тисячі зерен (г), П — плівчастість (%). \* —  $p < 0,05$ ; \*\* —  $p < 0,01$

Таблиця 3.1.3.

Коефіцієнти кореляції ( $r$ ) між ознаками у диких однозернянок у 2020 та 2021 рр.

Ознака	КДДК	ДВМ	ВСБК	ДК	ККК	КЗК	МК	МЗК	МТЗ
ДВМ	-0,43*								
ВСБК	-0,26	0,72**							
ДК	0,11	-0,50**	-0,31						
ККК	0,34	0,09	0,26	0,11					
КЗК	0,05	0,58**	0,49**	-0,43*	0,63**				
МК	-0,17	0,26	0,35	0,38*	0,42*	0,31			
МЗК	-0,25	0,19	0,38*	0,42*	0,42*	0,14	0,92**		
МТЗ	-0,27	-0,19	-0,04	0,56**	-0,05	-0,56**	0,48**	0,70**	
П	0,20	0,10	-0,03	-0,03	0,05	0,42*	0,20	-0,18	-0,61**

Примітка: КДДК — кількість днів до колосіння, (днів), ДВМ — довжина верхнього міжвузля, (см), ВСБК — висота стебла (без колоса), (см), ДК — довжина колоса, (см), ККК — кількість колосків у колосі, КЗК — кількість зерен у колосі, МК — маса колоса (г), МЗК — маса зерен із колоса (г), МТЗ — маса тисячі зерен (г), П — плівчастість (%). \* —  $p < 0,05$ ; \*\* —  $p < 0,01$



### 3.1.3. Аналіз головних компонент ознак у пшениць однозернянок

У 33 зразків пшениць однозернянок було виділено дві головні компоненти з власними значеннями більше 1, які загалом відображають 78 % мінливості (табл. 3.1.4.). Власне значення першої головної компоненти становить 5,2, кумулята 52 %. Перший головний компонент утворили п'ять позитивних *розмірних* кількісних ознак: довжина верхнього міжвузля, висота стебла, довжина колоса, кількість колосків у колосі, кількість зерен у колосі та дві від'ємні розмірні ознаки: кількість днів до колосіння та плівчастість. Ці ознаки відображають динаміку, пов'язану з кількістю та висотою (довжиною). Коли висота стебла, довжина верхнього міжвузля та довжина колоса збільшуються, кількість колосків у колосі та кількість зерен у колосі відповідно зростають, а кількість днів до колосіння та плівчастість зменшуються. Подовжений колос, більша кількість колосків і зерен у колосі, зменшена плівчастість і вкорочений період вегетації є орієнтувальними ознаками під час добору вихідного матеріалу для селекції. Таким чином, слід відбирати матеріали з більшим значенням першої головної компоненти.

Власне значення другої головної компоненти — 2,7, кумулята становить 26,8 %. Другу головну компоненту утворили чотири *вагові* ознаки: маса одного колоса, маса зерен з одного колоса, маса тисячі зерен і плівчастість, які характеризують продуктивність. Коли маса одного колоса, маса зерен з одного колоса збільшуються, маса тисячі зерен і плівчастість також відповідно зростають, а кількість зерен у колосі зменшується. Плівчастість і маса тисячі зерен є прямими факторами, що визначають продуктивність пшениць однозернянок. Отже, для селекції треба використовувати матеріали зі збільшеним значенням другої головної компоненти.

Таблиця 3.1.4.

Головні компоненти ознак у пшениць однозернянок.

Середнє за 2020 та 2021 рр.

Ознака	Перша головна компонента	Друга головна компонента
КДДК	-0,94	0,10
ДВМ	0,93	-0,12
ВСБК	0,89	0,30
ДК	0,88	-0,25
ККК	0,88	0,09
КЗК	0,78	-0,40
МК	-0,25	0,90
МЗК	0,04	0,90
МТЗ	0,17	0,76
П	-0,40	0,58
Власне значення	5,15	2,68
Дисперсія(%)	51,50	26,76
Сумарна (кумулята) (%)	51,50	78,25

Примітка. КДДК — кількість днів до колосіння, ДВМ — довжина верхнього міжвузля, (см), ВСБК - висота стебла без колоса, (см), ДК — довжина колоса, (см), ККК — кількість колосків у колосі, КЗК — кількість зерен у колосі, МК — маса колоса (г), МЗК — маса зерен з одного колоса (г), МТЗЗ — маса тисячі зерен (г), П — плівчастість (%).

### 3.1.4. Кластерний аналіз пшениць однозернянок за фенотиповими характеристиками

У кластерному аналізі як генетичну відстань використовували Евклідову відстань. З використанням методу Варда (Ward-Method) за генетичної відстані, кратної п'яти, зразки розділилися на три кластери (рис. 3.1.2.). Середнє значення і коефіцієнти варіації в кластерах показано в табл. 3.1.5.

До першого кластера увійшли всі 15 зразків диких однозернянок, що належать до *T.boeoticum* і *T.urartu*. За середнім значенням довжини колоса (10,9 см.) і кількістю зерен у колосі (54) цей кластер є найкращим. Показник маси тисячі зерен має найменшу величину (14,2 г) серед усіх. Плівчастість (41,2 %) у цьому кластері найвища. Висота стебла, кількість колосків у колосі, маса

одного колоса, маса зерен з одного колоса та маса тисячі зерен, які є головними елементами продуктивності, мають найбільший коефіцієнт варіації. Таким чином, зразки цього кластера слід залучати як вихідний матеріал для підвищення продуктивності.

До другого кластеру увійшли єдиний зразок пшениці Синської (*T.sinskajae var sinskajae*, UA0300224) та комерційний сорт MV Alkor (*T. monococcum*), поряд із чотирма зразками із Сирії: UA0300115, UA0300116, UA0300112, UA0300113 та одним з Угорщини UA0300634. Цей кластер характеризується найнижчими середніми значеннями довжини верхнього міжвузля (51,4 см), висоти стебла (118 см), плівчастості (30,6 %) і найбільшим значенням маси тисячі зерен (33,2 г). Зразки цього кластера рекомендуються для створення сортів зі зниженою висотою стебла, крупнозерних і з полегшеним вимолотом.

Решта зразків культурних пшениць однозернянок увійшли до третього кластера. Він вирізняється найбільшими середніми значеннями кількості колосків у колосі (32), маси одного колоса (1,6 г), маси зерен з одного колоса (1,1 г). Кількість зерен у колосі характеризується найширшим діапазоном мінливості. Зразки даного кластера слід використовувати для створення сортів із крупним продуктивним колосом.

Дендрограма з використанням зв'язку Варда  
Кластеризація за перерахованою відстанню

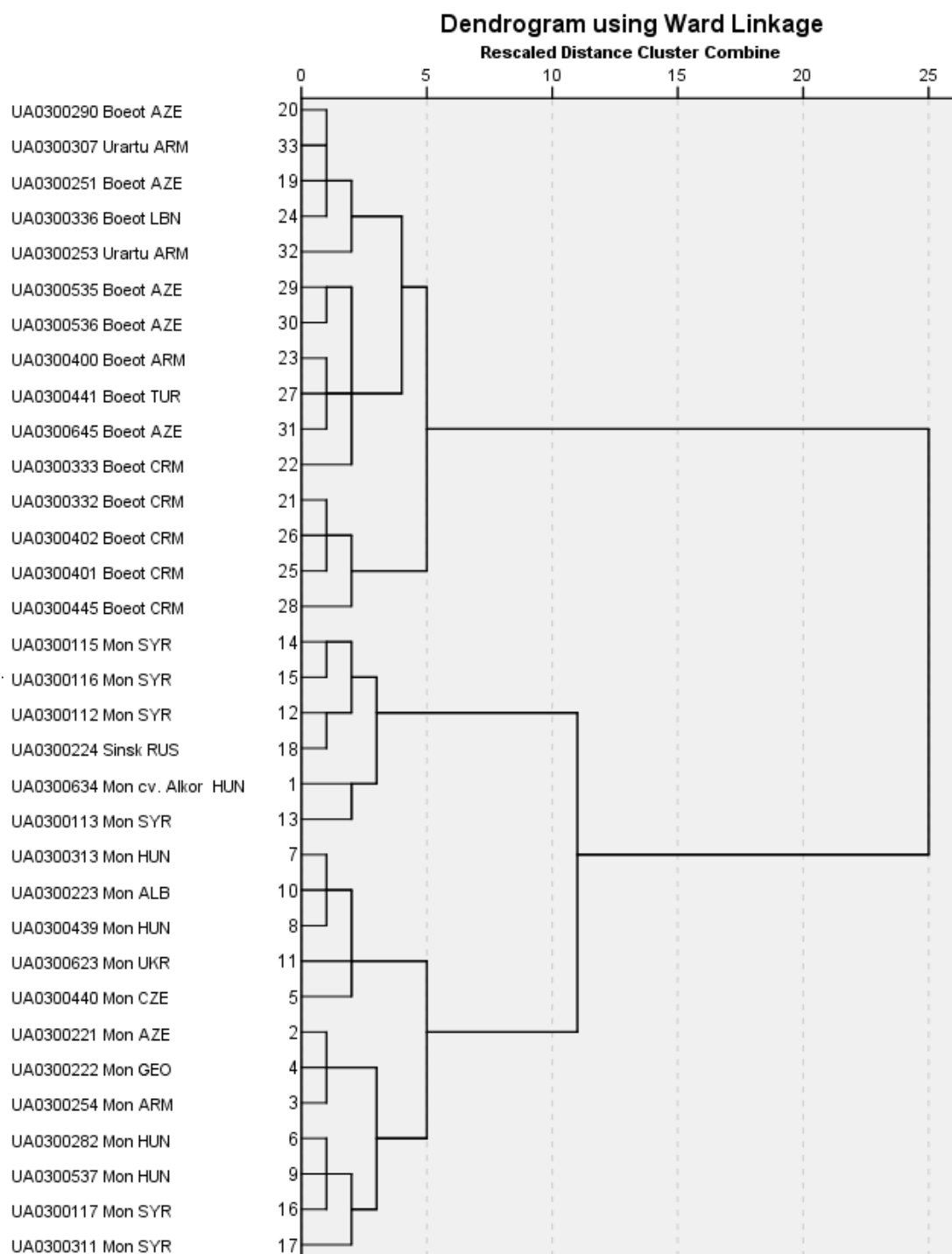


Рис. 3.1.2. Розподіл зразків однозернянок за вивченими ознаками.

Середнє за 2020 та 2021 рр.

Примітка: Urartu=*T.urartu* Thum. ex Gandil.; Boeot = *T.boeoticum* Boiss.;  
 Mon = *T.monococcum* L.; Sinsk = *T.sinskajae* A. Filat. et Kurk.

Таблиця 3.1.5.

Середнє значення та варіювання ознак зразків у трьох кластерних групах.  
Середнє за 2020 та 2021 рр.

Статистичні показники	Вивчені показники										
	Група	ДДК	ДВМ	ВЗБК	ДК	ККК	КЗК	МК	МЗК	МТЗ	П
$\bar{x}$	I	236,3	68,3	143,9	10,9	30,0	55,0	1,3	0,8	14,2	41,2
	II	237,7	51,4	118,5	5,5	28,0	24,0	1,1	0,8	33,2	30,6
	III	242,4	53,3	129,2	7,1	32,0	43,0	1,6	1,1	25,8	31,5
$cv$	I	0,7	6,2	6,9	6,8	7,0	9,0	16,5	18,2	21,6	9,3
	II	1,3	12,9	4,3	14,9	5,0	17,0	2,4	8,7	15,4	15,1
	III	1,5	6,1	5,1	7,6	6,0	21,0	12,8	15,7	8,2	7,4

Примітка.  $\bar{x}$  — середнє арифметичне значення,  $cv$  — коефіцієнт варіації, КДДК — кількість днів до колосіння, (днів), ДВМ — довжина верхнього міжвузля, (см), ВЗБК — висота стебла (без колоса), (см), ДК — довжина колоса, (см), ККК — кількість колосків у колосі, КЗК — кількість зерен у колосі, МК — маса колоса (г), МЗК — маса зерен з одного колоса (г), МТЗ — маса тисячі зерен (г), П — плівчастість (%).

Окультурення рослин підвищило їхню врожайність, але зменшило генетичну різноманітність за деякими ознаками [105]. Висока фенотипова різноманітність у пшениць однозернянок була відзначена низкою вчених [29, 30, 31]. У процесі селекції зародкова плазма однозернянок не зазнала ефекту "пляшкового горлечка", тому під час окультурення зберігся повний спектр генетичних варіацій [15].

За даними дослідників [36], більшість однозернянок мають факультативний тип розвитку, виколошуючись і за осіннього, і за весняного висіву. Усі зразки озимого типу розвитку належали до *T. boeoticum*. Дата колосіння дуже різнилася з різницею в 39 днів між найбільш ранніми та найпізнішими зразками. Зразки *T. boeoticum* дозрівали в середньому на 10 днів раніше, ніж культурні однозернянки. Це відповідає нашим даним, однак, за озимого посіву в середньому різниця за кількістю днів від сходів до колосіння між культурними та дикими однозернянками менша і становить п'ять днів.

У нашому дослідженні в культурних однозернянок коефіцієнт варіації становить від 4,4 % за кількістю днів від сходів до колосіння до 13,1 % за кількістю зерен у колосі, у диких однозернянок — від 4,9 % за довжиною верхнього міжвузля до 8,9 % за масою колоса. Крім маси колоса і кількості колосків у колосі, за рештою вісьмома ознаками існують значущі відмінності між дикими і культурними однозернянками. Очевидно, що у вивчених зразків генофонду пшениць однозернянок генетична мінливість значна.

Синдром доместикації — це набір ознак культурних рослин, що відрізняють їх від диких предків [1, 7, 23]. Культурна пшениця однозернянка являє собою перший вид пшениці, перетворений з дикого предка в процесі одомашнення людством близько 12 тисяч років тому в Карачадазьких горах сучасної південно-східної Туреччини [11, 185]. Одомашнена однозернянка відрізняється від дикого предка трьома основними ознаками: порівняно міцним колосовим стрижнем, що запобігає розсипанню колосків під час дозрівання; більшим за розмірами і виповненим насінням і відносно легким обмолотом [17].

Збільшення розміру насіння і врожайність є головними ознаками окультурених злаків, і це робить основний внесок у підвищення їхньої врожайності порівняно з дикими предками [19]. Крім того, розмір насіння перебуває в прямому зв'язку з низкою ознак, включно з чистою швидкістю асиміляції, схожістю та енергією проростання в умовах конкуренції [20].

У наших дослідженнях середня маса тисячі зерен у культурних однозернянок (28 г) майже вдвічі більша, ніж у диких (14 г). Археологічні дані також свідчать про збільшення розмірів зерна в культурної однозернянки при одомашненні з дикого предка [7, 186].

Головною ознакою, за якою окультурена однозернянка відрізняється від своїх диких предків, є втрата природного механізму поширення — розсипання колоса [21].

Ознаки плівчастість і голозерність мають важливе значення для таксономії та оцінки ступеня доместикації. Frégeau-Reid та ін. [40] зазначають, що у пшениці однозернянки серйозні втрати врожаю може спричиняти лущення зерна. У нашій роботі в диких однозернянок плівчастість у середньому становить 41,2 %, що значно вище, ніж у культурних однозернянок (31,2 %). З цим пов'язаний легший вимолот культурних однозернянок порівняно з дикими. При цьому вид *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. представляє великий інтерес як єдиний голозерний вид серед диплоїдних плівчастих пшениць. Ген, що відповідає за м'яку луску — *sog* розташовується в короткому плечі хромосоми 2A<sup>m</sup> [113].

За літературними даними [36], під час оцінки 1039 зразків однозернянки, отриманих із кількох світових генбанків, дика однозернянка мала значно вищі рослини з довшим верхнім міжвузлям порівняно з культурною плівчастою та голозерною однозернянками. Це підтверджують і наші дані. Щільність колоса зростає від диких однозернянок до *T.monococcum*, ще щільніший колос у *T.sinskajae*. Це пояснюється більшою довжиною члеників колосового стрижня в диких однозернянок порівняно з культурними. Водночас, за ознаками «маса колоса» та «кількість колосків у колосі» відмінності між дикими та культурними

не суттєві. Останнє суперечить даним Empilli et al. [36], згідно з якими середня кількість колосків у колосі в *T.monococcum* і *T.sinskajae* (35 штук) більша, ніж у *T.boeoticum* (20 штук).

Кількість зерен у колосі в диких однозернянок (54) значно більша, ніж у культурних однозернянок (37). Це пояснюється тим, що в диких однозернянок здебільшого зав'язується дві зернівки в колоску, тоді як у культурних у колоску зазвичай міститься одна зернівка, що зазначає також Watanabe [37]. При цьому маса зерна з одного колоса в культурних пшениць однозернянок (1,0 г) більша за масу зерна з одного колоса в диких однозернянок (0,7 г). Також культурні однозернянки вдвічі перевищують дикі за масою 1000 зерен: відповідно 28,2 г і 14,2 г.

Таким чином, під час переходу від диких однозернянок до культурних відбувся перехід більшості зразків від озимого типу розвитку до ярого, причому тривалість вегетаційного періоду в культурних, навіть озимих, дещо більша, ніж у диких; зменшення ознак, що характеризують довжину органів, — висота соломини, довжина верхнього міжвузля; не змінилися ознаки, які визначають потенційну кількість зерен, — кількість колосків у колосі, але зменшилася реалізація цього потенціалу — кількість зерен у колосі; зросли «вагові» ознаки — маса зерна з колоса і маса 1000 зерен.

Для селекції слід використовувати матеріали зі збільшеним значенням як першої, так і другої головних компонент.

Зразки першого кластера слід залучати у селекцію як вихідний матеріал для підвищення продуктивності рослин. Зразки другого кластера рекомендуються для створення сортів зі зниженою висотою стебла, крупнозерних і з полегшеним вимолотом. Зразки третього кластера слід використовувати для створення сортів із крупним продуктивним колосом.



### 3.2. Диференціація однозернянок за водоутримувальною здатністю

Ефективним методом оцінки посухостійкості є визначення водоутримувальної здатності листків і колоса, які є основними органами регулювання температурного та водного режиму рослин, зокрема, шляхом випаровування вологи. При цьому важливо, що за допомогою цього показника можна певною мірою характеризувати посухостійкість рослини незалежно від дії посухи в період вегетації [179]. У зв'язку з цим, водоутримувальну здатність у поєднанні з параметрами органів рослини доцільно використовувати для фенотипування представників чотирьох видів пшениць однозернянок, яке слугує підґрунтям подальшого генотипування з виявленням генетичних маркерів ознак, що цікавлять. Показано ефективність використання багатовимірного аналізу для цих цілей [43].

Метою нашого дослідження було на основі багатовимірного аналізу диференціювати зразки пшениць однозернянок за водоутримувальною здатністю листків і колоса та параметрами цих органів на рівні видів і генотипів.

#### 3.2.1. Розміри та коефіцієнти вологовіддачі листків і колоса

Найменшими коефіцієнтами вологовіддачі на одиницю площі листка ( $K_1$ ) характеризувалися зразки *T. monosocum* UA0300113, та UA0300282, в яких вони становили для підпрапорцевого та прапорцевого листків, відповідно, (мг/см<sup>2</sup>) 10,9; 7,0 та 11,4; 10,7 (табл. 3.2.1). Порівняно високими показниками  $K_1$  характеризувалися зразки виду *T. boeoticum* UA0300336 (19,7, 24,5) і UA0300400 (23,4 і 21,7), *T. urartu* UA0300307 (18,1, 18,2), *T. sinskajae* UA0300224 (15,0, 16,3), а також амфідиплоїд двох останніх видів *Triticum* × *sinskourarticum* UA0500026 (19,0, 19,0). У *T. boeoticum* UA0300401  $K_1$  верхнього листка порівняно високий (21,5), другого листка — низький (11,9). Проміжне положення посідають *T. monosocum* UA0300222 (15,7, 12,4) і *T. urartu* UA0300253 (15,7, 14,8).

Найменшими коефіцієнтами вологовіддачі колоса на одиницю його довжини ( $K_2$ ) характеризувалися зразки *T. monosocum* UA0300113, UA0300282, *T. boeoticum* UA0300401, у яких вони становили відповідно (мг/см) 29,6, 28,2,

25,4. Порівняно високими  $K_2$  характеризувалися зразки: *Triticum* × *sinskourarticum* UA0500026 (57,3), *T. urartu* UA0300253 (50,6), *T. urartu* UA0300307 (38,0), *T. sinskajae* UA0300224 (36,8). Проміжне положення посідають *T. boeoticum* UA0300336 (37,0), і UA0300400 (35,2), а також *T. monocossum* UA0300222 (32,4).

Таким чином, за обома показниками ( $K_1$  і  $K_2$ ) посухостійкими є *T. monocossum* UA0300113, і UA0300282; не посухостійкими — *T. boeoticum* UA0300336; UA0300400; *T. urartu* UA0300307; *T. sinskajae* UA0300224, а також амфідиплоїд двох останніх видів *Triticum* × *sinskourarticum* UA0500026 (21,9, 27,5). Не спостерігається закономірного зв'язку  $K_1$  і  $K_2$  з видовою приналежністю та географічним походженням зразка. Водночас, очевидним є успадкування коефіцієнтів вологовіддачі обох листків і колоса *Triticum* × *sinskourarticum* від обох батьківських форм — *T. sinskajae* і *T. urartu*.

Має місце позитивна висока кореляція між  $K_1$  прапорцевого і другого листків ( $r = 0,682$ ). Тісно корелюють довжини прапорцевого і другого листків ( $r = 0,698$ ), показники ширини прапорцевого і підпрапорцевого листків ( $r = 0,769$ ), їхні площі ( $r = 0,773$ ;  $p < 0,05$ ).

Водночас, спостерігається зворотний зв'язок вологовіддачі з площею прапорцевого листка ( $r = -0,490$ ) та його довжиною ( $r = -0,657$ ;  $p < 0,05$ ), слабка тенденція до зворотного зв'язку вологовіддачі з площею другого листка ( $r = -0,127$ ) та його довжиною ( $r = -0,160$ ;  $p > 0,05$ ). Отже, зі збільшенням розмірів листка спостерігається тенденція до зменшення вологовіддачі на одиницю площі листка.

За коефіцієнтами вологовіддачі першого та другого листків у перерахунку на одиницю площі, а також вологовіддачі колоса на одиницю його довжини відносно посухостійкими є зразки культурної однозернянки *T. monocossum* UA0300113 та UA0300282. Інші вивчені зразки не є посухостійкими. Зі збільшенням розмірів прапорцевого листка в однозернянок спостерігається тенденція до зменшення вологовіддачі на одиницю площі листка, тобто до збільшення водоутримувальної здатності. Водночас у межах виду, навпаки,

збільшення площі прапорцевого листка має позитивний зв'язок із вологовіддачею.

Таблиця 3.2.1.

Розміри та коефіцієнти вологовіддачі листів і колоса пшениць однозернянок.

Середнє за 2019 та 2020 рр.

Вид, КЗ, КП	ПФЛ	ППЛ	ДК	$K_1$ -ФЛ	$K_1$ -ПЛ	$K_2$ -ДК
<i>T. mon.</i> UA0300113, Сирія	13,4	13,6	5,4	7,0	10,9	29,6
<i>T. mon.</i> UA0300282, Угорщина	13,6	19,0	7,4	10,7	11,4	28,2
<i>T. mon.</i> UA0300222, Грузія	15,4	22,1	8,3	12,4	15,7	32,4
<i>T. sin.</i> UA0300224, Росія	10,5	24,0	5,9	16,3	15,0	36,8
<i>T. boe.</i> UA0300336, Ливан	5,8	11,5	11,0	24,5	19,7	37,0
<i>T. boe.</i> UA0300401, Україна	4,0	13,1	12,1	21,5	11,9	25,4
<i>T. boe.</i> UA0300400, Вірменія	6,0	10,1	13,0	21,7	23,4	35,2
<i>T. ura.</i> UA0300307, Вірменія	9,2	18,2	12,8	18,2	18,1	38,0
<i>T. ura.</i> UA0300253, Вірменія	8,9	18,4	12,7	14,8	15,7	50,6
<i>T. × sinura.</i> UA0500026, Вірменія	22,0	26,5	10,4	19,0	19,0	57,3
НІР <sub>05</sub>	4,4	4,1	1,0	4,1	4,4	10,0

Примітка. КО — Номер у Національному каталозі зразків генбанку рослин України, КП — країна походження, ПФЛ — площа прапорцевого листка (см<sup>2</sup>), ППЛ — площа підпрапорцевого листка (см<sup>2</sup>), ДК — довжина колоса (см),  $K_1$ -ФЛ — вологовіддача на одиницю площі прапорцевого листка (мг/см<sup>2</sup>),  $K_1$ -ПЛ — вологовіддача на одиницю площі підпрапорцевого листка (мг/см<sup>2</sup>),  $K_2$ -ДК — вологовіддача колосу на одиницю його довжини (мг/см), *T. mon.* — *T.monococcum* L., *T.sin.* — *T.sinskajae* A. Filat. et Kurk., *T.boe.* — *T.boeoticum* Boiss., *T.ura.* — *T.urartu* Thum. ex Gandil., *T. × sinura.* — *Triticum × sinskourarticum*.

### 3.2.2. Аналіз головних компонентів і кореляційно-регресійний аналіз за комплексом вивчених ознак

З метою диференціації зразків однозернянок за комплексом вивчених ознак проведено аналіз за методом головних компонент в інтерпретації Korosov [180]. До аналізу було включено 19 ознак (табл. 3.2.2). Метод головних компонент дозволив замінити 19 ознак двома лінійними індексами (головними компонентами), що пояснюють 86,8 % мінливості.

Таблиця 3.2.2.

Факторні навантаження 19 ознак однозернянок. Середнє за 2019 та 2020 рр.

№	Ознака	ФНО	
		1	2
1	Прапорцевий лист, сира маса	<b>0,908</b>	0,411
2	Прапорцевий лист, маса після зав'ядання	<b>0,986</b>	0,158
3	Прапорцевий лист, маса після висушування	<b>1,000</b>	0,094
4	Прапорцевий лист, ширина	<b>0,993</b>	0,062
5	Прапорцевий лист, довжина	<b>0,865</b>	-0,242
6	Прапорцевий лист, площа	<b>0,953</b>	-0,040
7	2-й лист, сира маса	<b>0,876</b>	0,505
8	2-й лист, маса після зав'ядання	<b>0,934</b>	0,407
9	2-й лист, маса після висушування	<b>0,926</b>	0,367
10	2-й лист, ширина	<b>0,857</b>	0,093
11	2-й лист, довжина	<b>0,924</b>	-0,128
12	2-й лист, площа	<b>0,968</b>	0,025
13	Колос, сира маса	-0,335	<b>1,000</b>
14	Колос, маса після зав'ядання	-0,491	<b>0,902</b>
15	Колос, маса після висушування	-0,492	<b>0,922</b>
16	Колос, довжина	-0,439	<b>0,874</b>
17	Прапорцевий лист, $K_I$	-0,420	<b>0,789</b>
18	2-й лист, $K_I$	-0,116	<b>0,879</b>

продовження таблиці 3.2.2.

19	Колос, $K_2$	0,555	<b>0,826</b>
	Власне значення	11,224	5,259
	Дисперсія, %	59,08	27,68
	Кумулята, %	59,08	86,76

Примітка. ФНО — факторне навантаження ознаки,  $K_1$  — вологовіддача листка на одиницю його площі,  $K_2$  — вологовіддача колоса на одиницю його довжини.

Ознаки з факторними навантаженнями, більшими за 0,700, об'єднуються в одну плеяду. Центром кожної плеяди є ознака з факторним навантаженням, що дорівнює 1,000. За величиною факторних навантажень 19 ознак об'єдналися у дві плеяди.

Першу плеяду утворили 12 розмірно-вагових ознак двох листків (№№ 1–12) із центром плеяди — маса після висушування прапорцевого листка (ознака № 3). До другої плеяди увійшли чотири розмірно-вагові ознаки колоса і три ознаки, що характеризують вологовіддачу обох листків і колоса (№№ 13–19) із центром плеяди — сира маса колоса (№ 13). Десять досліджуваних зразків однозернянок утворили чотири кластери, представлені на рис. 3.2.1.

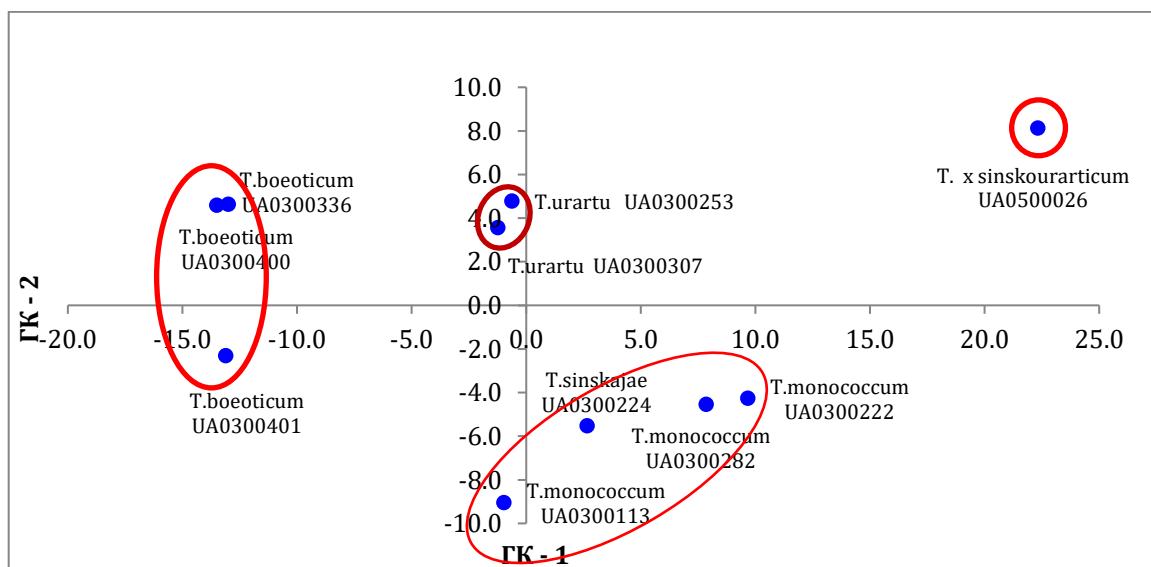


Рис. 3.2.1. Розподіл зразків однозернянок в осях головних компонент за 19 ознаками двох прапорцевих листків і колоса. Середнє за 2019 та 2020 рр.

До першого кластера увійшли зразки культурних видів *T. monosocum* і *T. sinskajae*. Другий кластер утворено зразками дикого виду *T. boeoticum*, третій кластер — зразками також дикого *T. urartu*. Четвертий монокластер утворений амфідиплоїдом *Triticum* × *sinskourarticum*. Таким чином, застосований метод дозволив диференціювати вивчені зразки однозернянок за видами.

При розгляді прапорцевого листка сім ознак об'єдналися у дві плеяди. Першу плеяду утворили шість розмірно-вагових ознак листка з факторними навантаженнями, представленими в табл. 3.2.3.

Таблиця 3.2.3.

Факторні навантаження семи ознак прапорцевого листка однозернянок.

Середнє за 2019 та 2020 рр.

№	Ознака	ФНО	
		1	2
1	Сира маса	<b>0,909</b>	0,482
2	Маса після зав'ядання	<b>0,989</b>	0,175
3	Маса після висушування	<b>0,997</b>	0,125
4	Ширина	<b>0,972</b>	0,068
5	Довжина	<b>0,948</b>	-0,303
6	Площа	<b>1,000</b>	-0,048
7	$K_1$	-0,467	<b>1,000</b>
	Власне значення	5,786	1,070
	Дисперсія, %	82,66	15,28
	Кумулята, %	82,66	97,94

Примітка. ФНО — факторне навантаження ознаки.  $K_1$  — вологовіддача листка на одиницю його площі.

Перша головна компонента, обчислена на підставі цих факторних навантажень, пояснює 82,7 % загальної мінливості та розподіляє десять досліджуваних генотипів за їхніми абсолютними значеннями розмірно-вагових ознак. Найбільшими лінійними розмірами володіє амфідиплоїд *Triticum* × *sinskourarticum* (із середньою площею листка 21,96 см<sup>2</sup> і середньою масою листка після зрізання 0,63 г). За ним слідують зразки *T. monosocum* UA0300222

(15,43 см<sup>2</sup> і 0,30 г, відповідно), UA0300282 (13,57 см<sup>2</sup> і 0,24 г), UA0300113 (13,36 см<sup>2</sup> і 0,16 г), *T. sinskajae* (10,51 см<sup>2</sup> і 0,25 г). Ще меншими розмірами характеризуються дикі види *T. urartu* UA0300307 (9,16 см<sup>2</sup> і 0,23 г) і UA0300253 (8,89 см<sup>2</sup> і 0,20 г), *T. boeoticum* UA0300400 (6,02 см<sup>2</sup> і 0,15 г), UA0300336 (5,84 см<sup>2</sup> і 0,16 г) і UA0300332 (3,97 см<sup>2</sup> і 0,10 г). Таким чином, перша головна компонента розділила досліджувані генотипи за видами і зразками.

Друга головна компонента — це коефіцієнт вологовіддачі листка. Вона пояснює ще 15,3 % загальної мінливості. У сумі обидві головні компоненти пояснюють 97,9 % загальної мінливості. Враховуючи, що, окрім цієї ознаки, до другого індексу входять і інші ознаки, але з невеликими факторними навантаженнями, ранжування за абсолютним значенням цієї ознаки дещо відрізняється від ранжування за значеннями другої головної компоненти. Так, наприклад, максимальне значення другої головної компоненти в амфідиплоїді *Triticum × sinskourarticum* (ГК-2) становить 1,91, хоча за абсолютним значенням цього показника цей генотип посідає лише четверте місце. Наочне уявлення про особливості прояву вологовіддачі прапорцевого листка в досліджуваних генотипів пшениць-однозернянок дає графік розміщення генотипів у осях двох головних компонент (рис. 3.2.2.).

Коефіцієнт кореляції між головними компонентами всіх десяти генотипів дорівнює нулю. Коефіцієнт кореляції між головними компонентами дев'яти генотипів (без *Triticum × sinskourarticum*) дорівнює  $-0,72$  ( $p < 0,05$ ). Це ілюструє загальне рівняння регресії:

$$y = -0,1854x - 0,4635; \quad R^2 = 0,5213; \quad r = -0,722$$

Таким чином, що більша площа прапорцевого листка, то менша втрата вологи в перерахунку на одиницю його площі.

Водночас у межах кожного кластера знак коефіцієнта кореляції змінюється на протилежний, що видно з рівнянь регресії.



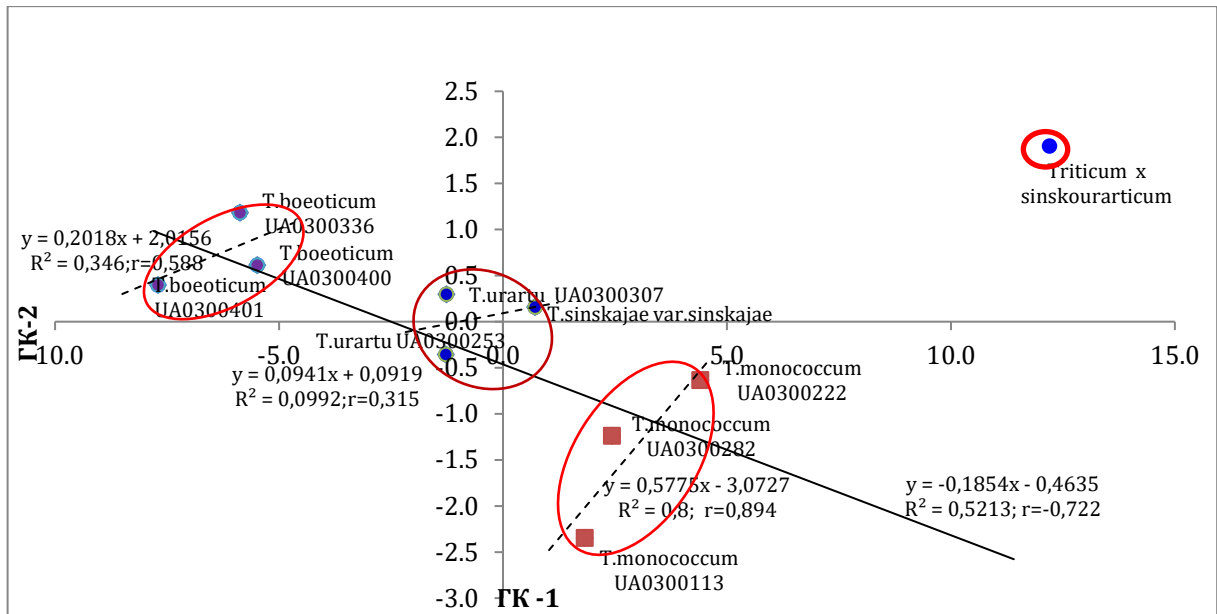


Рис. 3.2.2. Розподіл зразків однозернянок в осях головних компонент за сімома ознаками прапорцевого листка. Середнє за 2019 та 2020 рр.

Для *T. boeoticum*:

$$y = 0,20x + 2,02; \quad R^2 = 0,35; \quad r = 0,59;$$

Для кластера, що включає *T. urartu* та *T. sinskajae*:

$$y = 0,09x + 0,09; \quad R^2 = 0,10; \quad r = 0,32;$$

Для *T. monococcum*:

$$y = 0,58x - 3,07; \quad R^2 = 0,8; \quad r = 0,89.$$

Отже, у межах кластера зі збільшенням площі прапорцевого листка питома вологовіддача збільшується

За коефіцієнтами вологовіддачі першого та другого листків у перерахунку на одиницю площі, а також вологовіддачі колоса на одиницю його довжини відносно посухостійкими є зразки культурної однозернянки *T. monococcum* UA0300113 та UA0300282. Інші вивчені зразки є менш посухостійкими. Зі збільшенням розмірів прапорцевого листка в однозернянок спостерігається тенденція до зменшення вологовіддачі на одиницю площі листка, тобто до збільшення водоутримувальної здатності. Водночас у межах виду, навпаки,

збільшення площі прапорцевого листка має позитивний зв'язок із вологовіддачею.

### **3.3. Успадкування типу розвитку (озимість/ярість) у пшениць однозернянок**

Тип розвитку (озимість / ярість) є однією з найважливіших характеристик, що визначають комплекс біологічних і господарських ознак рослин однозернянки. Знання характеру успадкування цієї ознаки є основою для створення сортів однозернянки із заданими властивостями. У зв'язку з цим мета даного дослідження — встановити характер успадкування ознаки «озимість / ярість» у представників видів пшениць однозернянок.

У досліді використано 10 гібридних комбінацій (табл. 3.3.1.). Комбінації 4 і 6 є реципрокними.

#### **3.3.1. Тип розвитку рослин батьківських форм і першого гібридного покоління**

У табл. 3.3.2 показано, що рослини зразків UA0300401 (*T. boeoticum*) та UA0300336 (*T. boeoticum*) і UA0300253 (*T. urartu*) під час весняної сівби розпускали розетку листків і не переходили до колосіння. У зразка UA0300400 (*T. boeoticum*) наприкінці вегетації, із запізненням, виколошувалися 1 % рослин, у яких утворювалися стерильні пиляки і не зав'язувалися зернівки. Обидва зразки *T. monococcum* і зразок *T. sinskajae*, включені до схрещування, під час весняного посіву виколошувалися, нормально розвивалися і давали повноцінне насіння. Таким чином, батьківські форми гібридів здебільшого характеризувалися альтернативним проявом типу розвитку. Винятком була комбінація 7, у якій обидві батьківські форми належать до *T. boeoticum* і є озимими.

У переважній більшості випадків у гібридів між дикими однозернянками *T. boeoticum* і *T. urartu*, що мають озимий тип розвитку, і культурними однозернянками *T. monococcum* і *T. sinskajae*, що виколошуються під час ярого посіву, з іншого боку, рослини  $F_1$  не переходять до генеративного розвитку.

Кількість рослин, що виколосилися, не перевищувала 14 % (табл. 3.3.2.). Причому, вони виколошувалися наприкінці вегетації, мали стерильні пиляки і не зав'язували зернівок. Таким чином, у F<sub>1</sub> домінував озимий тип розвитку.

Таблиця 3.3.1.

Гібридні комбінації, одержані у досліді. 2019 та 2020 рр.

№ з.п.	Гібридні комбінації	Скорочені назви
1	UA0300113×UA0300253	<i>T. mon.v.mac</i> × <i>T. ura.v.spon</i>
2	UA0300113 × UA0300336	<i>T. mon.v.mac</i> × <i>T. boe.v.bic</i>
3	UA0300224 × UA0300253	<i>T. sin.v.sin</i> × <i>T. ura.v.spon</i>
4	UA0300224 × UA0300645	<i>T. sin.v.sin</i> × <i>T. boe.v.tha</i>
5	UA0300645 × UA0300282	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. mon.v.mon</i>
6	UA0300645 × UA0300224	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. sin.v.sin</i>
7	UA0300645 × UA0300401	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. boe.v.kur</i>
8	UA0300645 × UA0300113	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. mon.v.mac</i>
9	UA0300401 × UA0300224	<i>T. boe.v.kur</i> × <i>T. sin.v.sin</i>
10	UA0300401 × UA0300282	<i>T. boe.v.kur</i> × <i>T. mon.v.mon</i>

Примітка: UA0300113 — *T. monococcum* var. *macedonicum*, UA0300253 — *T. urartu* var. *spontaneorubrum*, UA0300336 — *T. boeoticum* var. *bicolor*, UA0300224 — *T. sinskajae* var. *sinskajae*, UA0300645 — *T. boeoticum* var. *thaoudar*, UA0300282 — *T. monococcum* var. *monococcum*, UA0300401 — *T. boeoticum* var. *kurbagalensense*.

Таблиця 3.3.2.

Тип розвитку рослин F<sub>1</sub>. Середнє за 2019 та 2020 рр.

№	Комбінація схрещування	Кількість рослин		% <i>a</i>	Тип розвитку
		<i>N</i>	<i>A</i>		
1	<i>T. mon.v.mac</i> × <i>T. ura.v.spon</i>	42	4	9,5	оз.
2	<i>T. mon.v.mac</i> × <i>T. boe.v.bic</i>	39	3	7,7	оз.
3	<i>T. sin.v.sin</i> × <i>T. ura.v.spon</i>	21	1	4,8	оз.
4	<i>T. sin.v.sin</i> × <i>T. boe.v.tha</i>	29	4	13,8	п/оз.+ оз.
5	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. mon.v.mon</i>	28	0	0,0	—
6	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. sin.v.sin</i>	33	1	3,0	п/оз.
7	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. boe.v.kur</i>	20	2	10,0	оз.
8	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. mon.v.mac</i>	29	0	0,0	оз.
9	<i>T. boe.v.kur</i> × <i>T. sin.v.sin</i>	22	0	0,0	—
10	<i>T. boe.v.kur</i> × <i>T. mon.v.mon</i>	20	2	10,0	н/оз.

Примітка: *n* — усього рослин, *a* — кількість рослин, що виколосилися, оз. — озимий, яр. — ярий, н/оз. — напівозимий.

### 3.3.2. Тип розвитку рослин F<sub>2</sub>

Результати гібридологічного аналізу рослин F<sub>2</sub> за типом розвитку наведено в табл. 3.3.3.3. У F<sub>2</sub> гібридів між дикими та культурними формами розщеплення «озимі : ярі» відповідає 3:1, тобто ознака «озимість» успадковується за домінантним типом, і різниця між батьківськими формами зумовлена моногенно.

У сьомій комбінації *T. boe.v.tha* × *T. boe.v.kur* співвідношення за ознакою «озимість / ярість» не відрізнялося статистично значуще від співвідношення 15:1. Можна припустити, що відмінності за типом розвитку в цій комбінації контролюються двома парами генів за типом полімерії, при цьому озимість успадковується як домінантна ознака.

У п'ятій (*T. boe.v.tha* × *T. mon.v.mon*), шостій (*T. boe.v.tha* × *T. sin.v.sin*), восьмій (*T. boe.v.tha* × *T. mon.v.mac*) і дев'ятій (*T. boe.v.kur* × *T. sin.v.sin*) комбінаціях розщеплення відповідає 13:3. Це означає, що тип розвитку в цих гібридів контролюється двома парами генів за типом домінантного епістазу, в цьому випадку озимість також є домінантною ознакою.

**Таблиця 3.3.3.**

Класи розщеплення за типом розвитку у F<sub>2</sub> та їхня відповідність теоретичним співвідношенням. Середнє за 2021 та 2022 рр.

№	Комбінація схрещування	Одержано в F <sub>2</sub> гібридів		$\chi^2$ ( $\chi^2_{\text{крит.}}=3,84$ )			
		Озимі	Ярі	3:1	15:1	9:7	13:3
1	<i>T. mon.v.mac</i> × <i>T. ura.v.spon</i>	134	55	1,69	168	16	13,29
2	<i>T. mon.v.mac</i> × <i>T. boe.v.bic</i>	137	58	2,34	183	15	15
3	<i>T. sin.v.sin</i> × <i>T. ura.v.spon</i>	160	55	0,04	137	29	6,6
4	<i>T. sin.v.sin</i> × <i>T. boe.v.tha</i>	145	60	1,99	185	17	15
5	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. mon.v.mon</i>	140	44	0,12	98	29	3,2
6	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. sin.v.sin</i>	157	43	1,31	79	40	1,0
7	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. boe.v.kur</i>	193	6	51,30	3,6	134	32
8	<i>T. boe.v.tha</i> × <i>T. mon.v.mac</i>	161	48	0,46	100	37	2,4
9	<i>T. boe.v.kur</i> × <i>T. sin.v.sin</i>	151	45	0,44	93	34	2,3
10	<i>T. boe.v.kur</i> × <i>T. mon.v.mon</i>	156	55	0,13	141	27	7,4

Результати нашого дослідження свідчать, що у гібридів між дикими та культурними зразками пшениць однозернянок домінує озимість, притаманна диким формам, а здатність до колосіння під час весняного посіву, характерна для культурних зразків, має рецесивний характер. Це дає підставу переглянути шляхи формування типу розвитку рослин під час одомашнення одного з перших окультурених злаків — пшениці однозернянки.

У F<sub>2</sub> гібрида *T. boe.v.tha* × *T. boe.v.kur* розщеплення відповідало моделі не моногенного контролю, а скоріше дигенного, де один із генів кожної пари представлений домінантним алелем, який зумовлює озимість.

### **3.4. Успадкування висоти рослин у гібридів пшениці однозернянки**

Висота рослин є найважливішою ознакою, що визначає інтегральний фенотип і потенційні властивості пшеничної рослини. При цьому інформація про успадкування висоти рослин у пшениці однозернянки практично відсутня. Тому метою дослідження було встановити характер успадкування цієї ознаки у виду *T. monococtum* L. за умов озимої та ярої культури з використанням сегрегаційного аналізу.

#### **3.4.1. Висота рослин у гібридів пшениці однозернянки**

Середня висота рослин батьківських форм від осінньої сівби становила 124 і 138 см. Ці ж форми, отримані від весняного посіву, були на 20 % нижчими (103 і 112 см, табл. 3.4.1, рис.3.4.1). В обох випадках відмінності між батьківськими формами були суттєвими.

Висота рослин гібридів першого покоління залежала від напрямку схрещування. Про це свідчить материнський ефект — більша фенотипова схожість гібрида з материнською формою, що виявляється в реципрокних схрещуваннях, зокрема, відмінності між показниками *H<sub>p</sub>*. У рослин осіннього та весняного посіву від схрещування низькорослої *T. monococtum* var. *nigricultum*

UA0300311 та високорослої *T. monosocum* var. *monosocum* UA0300282 форм отримано такий результат.

За осіннього посіву у комбінації схрещування *T. monosocum* var. *nigricultum* × *T. monosocum* var. *monosocum* (♀ низька × ♂ висока) показник гібридів становить  $H_p = -0,33$ , що формально відповідає слабкому домінуванню низькорослого батька, яким є материнська форма *T. monosocum* var. *nigricultum*. У зворотній комбінації — *T. monosocum* var. *monosocum* × *T. monosocum* var. *nigricultum* (♀ висока × ♂ низька) показник домінування набув значення  $H_p = 0,63$ , що вказувало на середній ступінь домінування високорослої форми, яка в даному схрещуванні була материнською.

Отриманий результат вказує на те, що у формуванні висоти рослини беруть участь гени цитоплазматичних структур — мітохондрій і пластид. Більш виражена схожість потомства з материнською формою може бути зумовлена дією генів, локалізованих у цитоплазматичних органелах — мітохондріях і пластидах, а також фізіологічним впливом материнського організму на насінину, що формується.

У гібридів весняного посіву материнський ефект не спостерігався: в обох комбінаціях «домінувала» ознака низькорослості. У гібридів від схрещування *T. monosocum* var. *nigricultum* × *T. monosocum* var. *monosocum* (♀ низька × ♂ висока) становила  $H_p = -0,62$ , а в гібридів від реципрокного схрещування (♀ висока × ♂ низька)  $H_p = -0,80$ . Гібрид все-таки мав більшу подібність до материнської форми, проте домінування більш короткої форми є ілюзорним. Мабуть, через укорочений вегетаційний період було недостатньо часу для формування довгого стебла.

Середня висота гібридних рослин, отриманих із насіння від реципрокних схрещувань, висіяних навесні, практично не різниться і становить 104 і 105 см.

У схрещування *T. monosocum* var. *nigricultum* × *T. monosocum* var. *monosocum* (♀ низька × ♂ висока) ступінь домінування становить  $H_p = -0,62$ , тобто гібрид нижчий за батьківські форми. У зворотній комбінації

*T. monococcum* var. *monococcum* × *T. monococcum* var. *nigricultum* (♀ висока × ♂ низька) значення показника *H<sub>p</sub>* дорівнювало −0,80, тобто, зниження висоти стебла в гібрида порівняно з батьківськими формами є більш вираженим, ніж у реципрокному схрещуванні.

Однак відмінності від батьківських форм виражені по-різному. Більшою мірою «не добирає» висоти гібрид, де материнська форма мала більш високе стебло. Формальний підхід приводить до висновку про домінування ознаки «низьке стебло» над «високим». Якщо розглянути це явище з фізіологічної точки зору, що будь-яка ознака живого організму є результатом взаємодії генотипу та середовища, то ситуація виявиться не такою простою, як за формального підходу.

Обговорюючи це питання, важливо порівняти аналогічні результати, отримані на таких самих рослинах від осіннього посіву. За осіннього посіву в реципрокних схрещуваннях ми спостерігаємо материнський ефект — висота гібридів в обох схрещуваннях наближається до материнської форми, а за весняного посіву цей ефект не спостерігається.

Пояснення може бути таким: генетичний потенціал, отриманий гібридом від високорослої материнської форми, фенотипово не реалізувався через стислість вегетаційного періоду, зумовлену весняним посівом.

Для формування довгого стебла потрібно більше метаболічних та енергетичних ресурсів, ніж для формування короткого стебла. Цей генетичний потенціал передається гібриду від материнського організму, про що свідчить материнський ефект, виявлений на рослинах від осіннього посіву. Природним чином це пов'язується саме з цитоплазматичною спадковістю, представленою генами енергетичного обміну мітохондрій і метаболічного обміну, який пов'язаний із пластидами.

Таблиця 3.4.1.

Статистична оцінка висоти рослин у різних популяціях пшениці однозернянки.  
Середнє за 2021 та 2022 рр.

Строк посіву	Покоління	<i>n</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	$\bar{x}$	<i>H<sub>p</sub></i>	<i>s</i>	<i>As</i>	<i>Ex</i>
E <sub>1</sub>	P <sub>1</sub> (UA0300311)	20	122,8	125,3	124,1	—	0,75	-0,06	-0,53
	P <sub>2</sub> (UA0300282)	20	135,5	141,5	137,9	—	2,05	0,46	-0,85
	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	20	126,5	131,7	128,7	-0,33	1,67	0,43	-0,62
	F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	182	67,0	149,0	128,2	—	12,94	-2,68	9,34
	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	20	130,5	140,5	135,3	0,63	3,29	0,10	-0,02
	F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	188	66,0	149,0	130,1	—	14,19	-2,71	8,14
E <sub>2</sub>	P <sub>1</sub> (UA0300311)	20	98,0	110,0	103,3	—	3,68	0,41	-0,27
	P <sub>2</sub> (UA0300282)	20	110,0	115,5	112,4	—	1,59	0,32	0,48
	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	20	102,0	108,0	105,0	-0,62	2,09	-0,10	-1,48
	F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	180	40,0	127,0	88,9	—	20,97	-0,73	-0,39
	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	20	102,0	106,5	104,2	-0,80	1,47	0,19	-0,91
	F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	186	38,0	119,0	90,6	—	,69	-1,00	0,35

Примітка. UA0300311 — *T. monococcum* var. *nigricultum*, UA0300282 — *T. monococcum* var. *monococcum*, E<sub>1</sub> — осінній посів, E<sub>2</sub> — весняний посів, P<sub>1</sub> і P<sub>2</sub> — батьківські форми, F<sub>1</sub> та F<sub>2</sub> — гібриди першого та другого покоління, *n* — кількість зразків, *min* — мінімальне значення, *max* — максимальне значення,  $\bar{x}$  — середнє арифметичне значення, *H<sub>p</sub>* — ступінь домінування, *s* — стандартне відхилення, *As* — показник асиметрії, *Ex* — показник ексцеса, “—” — значення відсутнє.



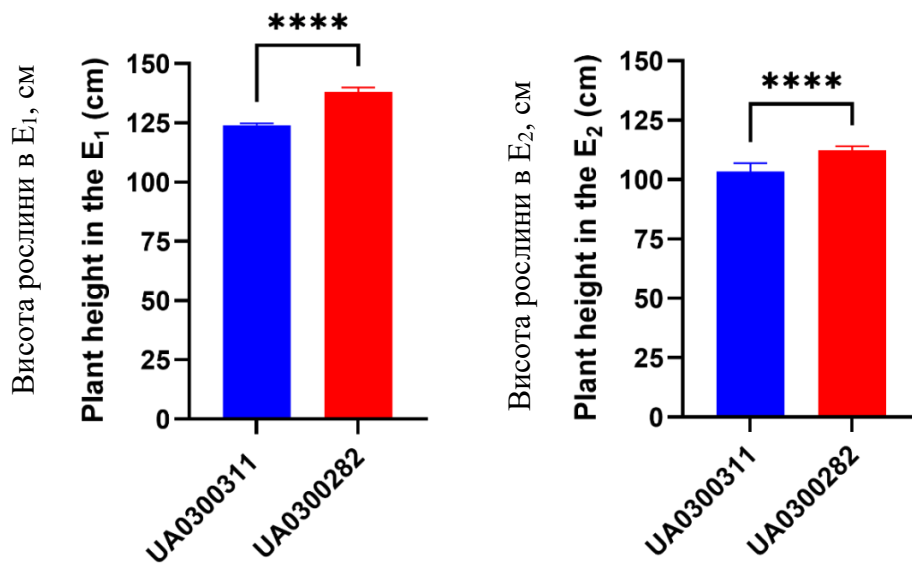


Рис.3.4.1. Висота рослин при різних строках посіву.

Середнє за 2021 та 2022 рр.

(UA0300311 — *T. monocossum* var. *nigricultum*, UA0300282 — *T. monocossum* var. *monocossum*, \*\*\*\* —  $p < 0.0001$ )

### 3.4.2. Моделі успадкування висоти рослин

Стандартне відхилення висоти рослин у другому гібридному поколінні перевищує ці значення батьківських форм і гібридів першого покоління в 3-10 разів, що вказує на істотне підвищення генетичної різноманітності внаслідок схрещування. Значення показників асиметрії та ексцесу свідчать, що розподіл висоти рослин близький до нормального, що дало підставу використовувати для аналізу параметричну статистику.

Розмах мінливості висоти рослин у трьох поколіннях — батьківському, першому та другому гібридному — стали матеріалом для сегрегаційного аналізу. Вибір оптимальної генетичної моделі був заснований на значеннях *AIC*, отриманих із даних про висоту рослин у поколіннях P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>. За оптимальну приймається генетична модель із найменшим значенням *AIC* і мінімальною кількістю статистично значущих показників [184]. Цій умові відповідали три моделі, які було обрано для тестування. У комбінації *T. monocossum* var. *nigricultum* × *T. monocossum* var. *monocossum* за осіннього посіву кандидатами

стали моделі: 1MG-AD, 1MG-NCD, 2MG-EA. Для рослин, отриманих при весняному посіві, це моделі 1MG-AD, 1MG-A і 2MG-EAD (табл. 3.4.2). У реципрокній комбінації *T. monocossum* var. *monocossum* × *T. monocossum* var. *nigricultum* для рослин від осіннього посіву цій умові задовольняють моделі 1MG-AD, 1MG-EAD і 2MG-EAD, за весняного посіву — моделі 1MG-AD, 1MG-NCD і 2MG-EAD. Значення функції максимальної правдоподібності (*MLV*) також представлено в табл. 3.4.2.

Моделі-кандидати було перевірено на відповідність і, згідно з показниками  $U_1^2$ ,  $U_2^2$ ,  $U_3^2$ ,  $nW^2$ ,  $Dn$ , як оптимальну обрано ту, значення *AIC* якої є найменшим, а також найменше число рівнів статистичної значущості (табл. 3.4.3). Зроблено висновок, що для рослин, отриманих від осіннього посіву в комбінації *T. monocossum* var. *nigricultum* × *T. monocossum* var. *monocossum*, найвідповіднішою моделлю успадкування є 1MG-NCD, що припускає наявність одного головного гена з від'ємним повним домінантним ефектом. У рослин від весняного посіву розподіл висоти описується моделлю 1MG-AD, яка передбачає наявність одного головного гена з адитивно-домінантним ефектом.

У реципрокній комбінації (*T. monocossum* var. *monocossum* × *T. monocossum* var. *nigricultum*) оптимальна модель, що найкраще описує дисперсію висоти у рослин від осінньої сівби, — це 1MG-EAD, що передбачає наявність одного головного гена з рівним адитивно-домінантним ефектом. Розподіл висоти у рослин від весняного посіву добре описує модель 1MG-NCD — з одним головним геном, що має негативний повний домінантний ефект.

Таблиця 3.4.2.

Функції максимальної правдоподібності та критерій Акаїке.

Середнє за 2021 та 2022 рр.

Строк посіву	Комбінація схрещування	Модель	<i>MLV</i>	<i>AIC</i>
E <sub>1</sub>	UA0300311 × UA0300282	1MG-AD	-590	1193
		1MG-NCD	-590	1191
		2MG-EA	-592	1192
	UA0300282 × UA0300311	1MG-AD	-611	1235
		1MG-EAD	-612	1234
		2MG-EAD	-617	1242
E <sub>2</sub>	UA0300311 × UA0300282	1MG-AD	-345	703
		1MG-A	-348	706
		2MG-EAD	-346	705
	UA0300282 × UA0300311	1MG-AD	-471	955
		1MG-NCD	-472	955
		2MG-EAD	-473	955

Примітка. E<sub>1</sub> — осінній посів, E<sub>2</sub> — весняний посів, UA0300311 — *T. monocossum* var. *nigricultum*, UA0300282 — *T. monocossum* var. *monocossum*, *MLV* — функція максимальної правдоподібності, *AIC* — критерій Акаїке, 1MG — один головний ген, 2MG — два головні гени, A — адитивний ефект, AD — адитивно-домінантний ефект, EA — рівний адитивний ефект, EAD — рівний адитивно-домінантний ефект, NCD — негативний повний доміантний ефект.

Таблиця 3.4.3.

Тест на придатність генетичних моделей успадкування висоти рослини. Середнє за 2021 та 2022 рр.

E	Комбінація схрещування	Модель	Покоління	$U_1^2(p)$	$U_2^2(p)$	$U_3^2(p)$	${}_nW^2(p)$	$D_n(p)$
E <sub>1</sub>	UA0300311 × UA0300282	1MG-AD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,00(0,98)	0,01(0,91)	0,13(0,72)	0,04(0,95)	0,14(0,96)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,02(0,88)	0,00(0,99)	0,24(0,62)	0,04(0,93)	0,19(0,79)
			F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,02(0,90)	0,00(0,98)	0,16(0,69)	0,02(0,98)	0,15(0,94)
			F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,03(0,85)	0,00(0,95)	0,22(0,64)	0,05(0,85)	0,06(0,66)
		1MG-NCD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,00(0,98)	0,01(0,91)	0,13(0,72)	0,03(0,95)	0,14(0,97)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,02(0,88)	0,00(0,98)	0,24(0,62)	0,04(0,93)	0,19(0,79)
	UA0300282 × UA0300311	2MG-EA	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,02(0,90)	0,00(0,98)	0,16(0,69)	0,03(0,98)	0,15(0,94)
			F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,03(0,86)	0,00(0,95)	0,20(0,66)	0,05(0,86)	0,06(0,66)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,00(0,98)	0,01(0,91)	0,12(0,72)	0,04(0,95)	0,14(0,97)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,02(0,88)	0,00(0,98)	0,24(0,62)	0,04(0,93)	0,19(0,79)
		1MG-AD	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,02(0,90)	0,00(0,98)	0,16(0,69)	0,03(0,98)	0,15(0,94)
			F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	4,22(0,04*)	2,67(0,11)	2,17(0,14)	0,60(0,02*)	0,13(0,02*)
E <sub>1</sub>	UA0300282 × UA0300311	1MG-EAD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,02(0,88)	0,00(0,98)	0,24(0,62)	0,04(0,93)	0,19(0,79)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,00(0,98)	0,01(0,91)	0,13(0,72)	0,04(0,95)	0,14(0,97)
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,97)	0,00(0,95)	0,02(0,89)	0,11(0,56)	0,24(0,55)
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,02(0,88)	0,01(0,93)	0,05(0,82)	0,07(0,73)	0,06(0,55)
		2MG-EAD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,02(0,88)	0,00(0,98)	0,24(0,62)	0,04(0,92)	0,19(0,79)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,00(0,98)	0,01(0,91)	0,13(0,72)	0,04(0,95)	0,14(0,97)
	UA0300311 × UA0300282	1MG-EAD	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,97)	0,00(0,95)	0,02(0,89)	0,10(0,56)	0,24(0,55)
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,01(0,91)	0,00(0,96)	0,06(0,81)	0,07(0,77)	0,06(0,65)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,02(0,88)	0,00(0,98)	0,24(0,62)	0,04(0,93)	0,19(0,79)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,00(0,98)	0,01(0,91)	0,13(0,72)	0,04(0,95)	0,14(0,97)
		2MG-EAD	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,97)	0,00(0,95)	0,02(0,89)	0,11(0,56)	0,24(0,55)
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,16(0,69)	0,01(0,94)	3,54(0,06)	0,22(0,24)	0,10(0,08)

## Продовження таблиці 3.4.3

E <sub>2</sub>	UA0300311 × UA0300282	1MG-AD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,01(0,90)	0,00(0,95)	0,05(0,83)	0,03(0,99)	0,13(0,99)	
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,00(0,95)	0,01(0,94)	0,01(0,94)	0,02(0,99)	0,14(0,98)	
			F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,00(0,96)	0,05(0,82)	0,55(0,46)	0,05(0,85)	0,19(0,79)	
			F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,01(0,93)	0,02(0,88)	0,08(0,78)	0,03(0,96)	0,07(0,90)	
		1MG-A	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,01(0,90)	0,00(0,95)	0,05(0,83)	0,03(0,99)	0,13(0,99)	
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,00(0,95)	0,01(0,94)	0,01(0,94)	0,02(0,99)	0,14(0,98)	
	E <sub>2</sub>	UA0300282 × UA0300311	2MG-EAD	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,00(0,96)	0,05(0,82)	0,55(0,46)	0,05(0,85)	0,19(0,79)
				F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,02(0,90)	0,03(0,87)	0,02(0,90)	0,06(0,83)	0,07(0,90)
				P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,01(0,90)	0,00(0,95)	0,05(0,83)	0,03(0,99)	0,13(0,99)
				P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,00(0,95)	0,01(0,94)	0,01(0,94)	0,02(0,99)	0,14(0,98)
			1MG-AD	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,96)	0,00(0,96)	0,19(0,66)	0,03(0,97)	0,14(0,97)
				F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,10)	0,00(0,10)	0,00(0,98)	0,01(1,00)	0,03(1,00)
E <sub>2</sub>	UA0300282 × UA0300311	1MG-NCD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,01(0,90)	0,00(0,95)	0,05(0,83)	0,03(0,99)	0,13(0,99)	
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,00(0,95)	0,01(0,94)	0,01(0,94)	0,02(0,99)	0,14(0,98)	
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,95)	0,00(0,96)	0,19(0,66)	0,03(0,97)	0,14(0,97)	
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,01(0,92)	0,02(0,88)	0,03(0,85)	0,02(0,10)	0,04(0,99)	
		2MG-EAD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,01(0,90)	0,00(0,95)	0,05(0,83)	0,03(0,99)	0,13(0,99)	
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,00(0,95)	0,01(0,94)	0,01(0,94)	0,02(0,99)	0,14(0,98)	
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,95)	0,00(0,96)	0,19(0,66)	0,03(0,97)	0,14(0,97)	
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,03(0,87)	0,02(0,89)	0,01(0,94)	0,04(0,93)	0,06(0,82)	

Примітка. E — варіант дослідів за сезоном, E<sub>1</sub> — осінній посів, E<sub>2</sub> — весняний посів, UA0300311 — *T. monosocum* var. *nigricultum*, UA0300282 — *T. monosocum* var. *monosocum*,  $U_1^2$ ,  $U_2^2$ ,  $U_3^2$  — критерії однорідності,  $nW^2$  — критерій Смирнова, D<sub>n</sub> — критерій Колмогорова, p — рівень значущості. \* — p < 0.05, 1MG — один головний ген, 2MG — два головні гени, A — адитивний ефект, AD — адитивно-домінантний ефект, EA — рівний адитивний ефект, EAD — рівний адитивно-домінантний ефект, NCD — негативний повний доміантний ефект.

### 3.4.3. Успадковуваність висоти рослини

Гени по-різному проявляють себе в ознаці залежно від напрямку схрещування і навколишнього середовища, створюваного строками посіву. У зв'язку з цим важливе значення в селекційній роботі має успадковуваність. Це показник, який вказує на частку фенотипової різноманітності в групі, що зумовлена відмінностями в генотипах її представників. Результативність добору на посилення або послаблення кількісної ознаки безпосередньо залежить від величини її успадкованості.

У схрещуванні *T. monosocum* var. × *nigricultum* × *T. monosocum* var. *monosocum*, у рослин осіннього посіву адитивний ефект головного гена є негативним і дорівнює  $-8,0$ . У рослин від весняного посіву, адитивний ефект головного гена також негативний і виражений сильніше, становлячи  $-24,5$ . Домінантний ефект головного гена представлений числом  $11,6$ . Значення  $|h/d| < 1$  означає, що в генетичному ефекті головного гена переважає адитивна компонента. У реципронній комбінації *T. monosocum* var. *nigricultum* × *T. monosocum* var. *monosocum* за осіннього посіву адитивний ефект головного гена позитивний, становлячи  $10,9$ . За весняного посіву адитивний ефект головного гена негативний і виражений числом  $-18,4$ .

Успадковуваність висоти рослин у моделі головного гена практично не залежить від сезону посіву. У групі рослин від осіннього посіву успадковуваність у прямій комбінації становить  $99,7\%$ , за весняно дорівнює  $97,2\%$ . У групі рослин зворотної комбінації, отриманих від осіннього посіву, успадковуваність становить  $98,1\%$ , у рослин від весняної сівби вона становить  $96,5\%$  (табл. 3.4.4). Це означає, що умови зростання не впливають на успадкування висоти рослин, і ця ознака контролюється одним геном із сильним ефектом.

Таким чином, показано, що успадковуваність висоти рослин сильною мірою зумовлена відмінностями в генотипах, тому ефективність добору за цією ознакою прогнозується як висока.

Таблиця 3.4.4.

Параметри 1-го и 2-го порядків висоти рослин в оптимальних генетичних моделях. Середнє за 2021 та 2022 рр.

Строк посіву	Комбінація схрещування	Модель	Параметри 1-го Порядку			Параметри 2-го порядку	
			$m$	$d$	$H$	$\sigma^2_{mg}$	$h^2_{mg}$
E <sub>1</sub>	I	1MG-NCD	123,3	-8,0	—	167,1	99,7
E <sub>2</sub>		1MG-AD	85,0	-24,5	11,6	427,6	97,2
E <sub>1</sub>	II	1MG-EAD	123,3	10,9	—	197,5	98,1
E <sub>2</sub>		1MG-NCD	81,4	-18,4	—	337,2	96,5

Примітка. I — UA0300311 × UA0300282, II — UA0300282 × UA0300311, UA0300311 — *T. monosocum* var. *nigricultum*, UA0300282 — *T. monosocum* var. *monosocum*,  $m$  — загальна середня чисельність популяції,  $d$  — адитивний ефект головного гена,  $h$  — домінантний ефект головного гена,  $\sigma^2_{mg}$  — генетична дисперсія для головного гена,  $h^2_{mg}$  — головного гена, «—» — значення відсутнє.

Одна з найважливіших агрономічних ознак пшениці – висота рослин залежить як від генетичних, так і від середовищних чинників, при цьому генетичний чинник є визначальним. Успадковуваність висоти рослин сильною мірою зумовлена генотиповими відмінностями, тому ефективність добору за цією ознакою прогнозується як висока.

У потомстві від реципрокних схрещувань (пряме UA0300311 × UA0300282, обернене UA0300282 × UA0300311) за різних умов вирощування (озима та яра культура) встановлено, що висота рослин пшениці однозернянки зумовлена одним головним геном із різним ступенем домінування, а також адитивним ефектом.

За осіннього посіву в реципрокних схрещуваннях має місце материнський ефект: висота гібридів в обох схрещуваннях наближається до материнської форми, а за весняного посіву цей ефект не спостерігається.

### 3.5. Успадкування продуктивної кущистості у гібридів пшениці однозернянки

Не порушена сучасною селекцією однозернянка низьковрожайна. Одна з важливих ознак, що визначають урожайність — продуктивна кущистість. Для успішної селекції необхідна інформація про генетичний контроль цієї ознаки. Інформація про успадкування кущистості в однозернянки відсутня. Метою даного дослідження було за допомогою сегрегаційного аналізу з'ясувати тип успадкування кущистості у пшениці однозернянки та успадковуваність цієї ознаки в реципрокних схрещуваннях за різних умов вегетації.

У нашому дослідженні для гібридизації були використані висококущистий зразок *T. monosocum* var. *nigricultum* UA0300311 і низькокущистий зразок *T. monosocum* var. *monosocum* UA0300282 (рис. 3.5.1.).



Рис. 3.5.1. *a* — UA0300311, *b* — UA0300282 при озимому посіві;  
*c* — UA0300311, *d* — UA0300282 при весняному посіві.  
 2021 та 2022 рр.



### 3.5.1. Продуктивна кущистість у різних форм однозернянки

Середня кущистість рослин залежала від умов вегетації: за осіннього посіву в зразка UA0300311 налічувалося в середньому 9,6 пагонів, у зразка UA0300282 — 6,3 пагонів. Вирощування за ярого посіву збільшило середнє число пагонів: відповідно 14,1 і 7,2 (табл. 3.5.1). Зразок UA0300311 позначений як висококущистий, UA0300282 — низькокущистий. Фенотипи гібридів першого покоління в реципрокних схрещуваннях (табл. 3.5.1) свідчать про залежність кущистості від напрямку схрещування, що вказує на роль цитоплазматичної спадковості у формуванні цієї ознаки. Стандартне відхилення висоти рослин у другому гібридному поколінні перевищує ці значення у батьківських форм і гібридів першого покоління, що дає матеріал для добору на рівень кущистості.

Таблиця 3.5.1.

Статистична оцінка продуктивної кущистості рослин  
у поколіннях гібридів пшениці однозернянки. Середнє за 2021 та 2022 рр.

Е	Покоління	<i>n</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	$\bar{x}$	<i>s</i>	<i>As</i>	<i>Ex</i>
Е <sub>1</sub>	P <sub>1</sub> (UA0300311)	20	6,00	14,00	9,60	2,46	0,63	-0,16
	P <sub>2</sub> (UA0300282)	20	3,00	11,00	6,30	2,36	0,63	0,31
	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	20	3,00	12,00	6,50	2,76	0,97	0,44
	F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	176	2,00	30,00	7,74	4,14	1,85	1,29
	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	20	3,00	15,00	7,50	3,84	0,85	0,03
	F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	155	2,00	40,00	9,74	5,64	2,42	0,20
Е <sub>2</sub>	P <sub>1</sub> (UA0300311)	20	10,00	18,00	14,10	2,47	0,02	-0,59
	P <sub>2</sub> (UA0300282)	20	5,00	11,00	7,20	1,99	0,72	-0,39
	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	20	7,00	16,00	10,80	2,74	0,63	0,00
	F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	150	1,00	31,00	15,96	6,76	0,05	-0,35
	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	20	8,00	16,00	10,50	2,80	0,95	0,02
	F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	166	4,00	33,00	15,07	6,52	0,77	0,36

Примітка: Е — варіант дослідження за сезоном; Е<sub>1</sub> — осінній посів; Е<sub>2</sub> — весняний посів; P<sub>1</sub> і P<sub>2</sub> — батьківські форми; F<sub>1</sub> і F<sub>2</sub> — гібриди першого і другого покоління, відповідно; *n* — кількість проаналізованих рослин зразків; *min* — мінімальне значення; *max* — максимальне значення;  $\bar{x}$  — середнє арифметичне значення; *s* — стандартне відхилення; *As* — показник асиметрії; *Ex* — показник ексцесу.

### 3.5.2. Моделі успадкування продуктивної кущистості

Розщеплення за ознакою кущистості в другому гібридному поколінні залежало від напрямку схрещування та умов вегетації. Для опису результатів кожного генетичного експерименту запропоновано по 24 моделі успадкування. Щоб відібрати найбільш придатні, у кожному з чотирьох генетичних експериментів вибрали для тестування по три моделі-кандидати. Критерієм відбору були найменші три величини *AIC* (табл. 3.5.2).

**Таблиця 3.5.2.**

Функції максимальної правдоподібності та критерій Акаїке.

Середнє за 2021 та 2022 рр.

Е	Комбінація Схрещування	Модель	<i>MLV</i>	<i>AIC</i>
E <sub>1</sub>	UA0300311 × UA0300282	2MG-EAD	-529,81	1067,62
		MX1-AD-ADI	-529,96	1069,92
		MX2-ADI-ADI	-539,65	1070,31
	UA0300282 × UA0300311	1MG-AD	-483,38	978,75
		2MG-EAD	-483,05	974,09
		MX2-ADI-AD	-482,49	972,97
E <sub>2</sub>	UA0300311 × UA0300282	1MG-A	-228,71	467,43
		2MG-EAD	-228,60	465,20
		MX2-EA-AD	-232,01	455,63
	UA0300282 × UA0300311	1MG-EAD	-330,90	671,81
		2MG-A	-331,06	672,11
		2MG-EA	-328,51	665,02

Примітка: Е — варіант досліду за сезоном; E<sub>1</sub> — осінній посів; E<sub>2</sub> — весняний посів; *MLV* — функція максимальної правдоподібності; *AIC* — критерій Акаїке; MG — модель головного гена; MX — змішана модель головного гена і системи полігенів; А — адитивний ефект; AD — адитивно-домінантний ефект; ADI — адитивно-домінантно-епістатичний ефект; EA — рівний адитивний ефект; EAD — рівний адитивно-домінантний ефект; MX2-ADI-AD означає змішану модель двох головних генів з адитивно-домінантно-епістатичним ефектом плюс система полігенів з адитивно-домінантним ефектом.

За осіннього посіву в комбінації UA0300311×UA0300282 результат схрещування можна пояснити такими моделями. Одна з них 2MG-EAD передбачає наявність двох головних генів із рівним адитивно-домінантним ефектом. Інша модель MX1-AD-ADI передбачає наявність одного головного гена

з адитивно-домінантним ефектом і серії полігенів. Третя модель MX2-ADI-ADI охоплює два головні гени і серію полігенів.

Для рослин, отриманих за весняного посіву, це модель 1MG-A (наявність одного головного гена з адитивним ефектом), модель 2MG-EAD (наявність двох головних генів із рівним адитивно-домінантним ефектом) та модель MX2-EA-AD (наявність двох головних генів із рівним адитивним ефектом і серією полігенів).

У зворотній комбінації (UA0300282×UA0300311) результати, отримані на рослинах від осіннього посіву, пояснює модель 1MG-AD, яка передбачає наявність одного головного гена з адитивно-домінантним ефектом. Такий результат пояснює також модель 2MG-EAD, згідно з якою діють два головні гени з рівним адитивно-домінантним ефектом, а також модель MX2-ADI-AD з двома головними генами з адитивно-домінантно-епістатичним ефектом і серією полігенів.

За весняного посіву результати схрещування пояснюють моделі 1MG-EAD (наявність одного головного гена з рівним адитивно-домінантним ефектом), 2MG-A (наявність двох головних генів з адитивним ефектом) і 2MG-EA (наявність двох головних генів з рівним адитивним ефектом).

### 3.5.3. Тестування генетичних моделей

Проведено тестування на придатність обраних моделей-кандидатів за критеріями однорідності ( $U_1^2$ ,  $U_2^2$ ,  $U_3^2$ ), Смирнова ( ${}_nW^2$ ) і Колмогорова ( $D_n$ ), результати яких наведені в табл. 3.5.3. За оптимальну приймають генетичну модель із найменшим значенням АІС та мінімальною кількістю статистично значущих показників [184]. Результати наведено в табл. 3.5.3 Зроблено висновок, що для рослин, отриманих від осіннього посіву, в комбінації UA0300311×UA0300282 найвідповіднішою моделлю, що описує характер успадкування кущистості, є 2MG-EAD, яка передбачає наявність двох головних генів із рівним адитивно-домінантним ефектом.

У рослин від весняного посіву розподіл кущистості описується моделлю MX2-EA-AD, що припускає наявність також двох головних генів з рівним адитивним ефектом, але при цьому припускається наявність полігенів з адитивно-домінантним ефектом. У зворотній комбінації (UA0300282×UA0300311) оптимальна модель, яка найкраще описує дисперсію кущистості за осіннього посіву, — це MX2-ADI-AD, яка припускає наявність двох головних генів із адитивно-домінантно-епістатичним ефектом, а також полігенів з адитивно-домінантним ефектом.

Розподіл кущистості за весняного посіву добре описує модель 2MG-EA з двома головними генами з рівним адитивним ефектом.

Таблиця 3.5.3.

Тест на придатність генетичних моделей успадкування кущистості рослини. Середнє за 2021 та 2022 рр.

Е	Комбінація схрещування	Модель	Покоління	$U_1^2(p)$	$U_2^2(p)$	$U_3^2(p)$	${}_nW^2(p)$	$D_n(p)$	
E <sub>1</sub>	UA0300311 × UA0300282	2MG-EAD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,05(0,81)	0,04(0,85)	0,02(0,89)	0,07(0,77)	0,20(0,74)	
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,03(0,03*)	0,02(0,90)	0,02(0,89)	0,06(0,84)	0,22(0,65)	
			F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,10(0,75)	0,09(0,12)	0,00(0,99)	0,09(0,65)	0,28(0,36)	
			F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,01(0,90)	0,03(0,87)	0,03(0,33)	0,18(0,30)	0,08(0,19)	
		MX1-AD- ADI	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,05(0,02*)	0,04(0,85)	0,02(0,89)	0,07(0,77)	0,20(0,74)	
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,03(0,87)	0,03(0,87)	0,00(0,97)	0,05(0,02*)	0,21(0,69)	
	E <sub>1</sub>	UA0300282 × UA0300311	MX2-ADI- ADI	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,16(0,69)	0,07(0,79)	0,20(0,65)	0,10(0,60)	0,29(0,33)
				F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,17(0,68)	0,25(0,62)	0,18(0,67)	0,20(0,28)	0,09(0,09)
				P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,05(0,83)	0,04(0,83)	0,00(0,98)	0,07(0,78)	0,20(0,76)
				P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,34(0,23)	0,88(0,59)	0,85(0,02*)	0,05(0,86)	0,21(0,72)
			1MG-AD	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,14(0,70)	0,08(0,04*)	0,11(0,74)	0,10(0,61)	0,28(0,34)
				F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,71(0,09)	0,76(0,54)	0,83(0,25)	0,19(0,11)	0,11(0,03*)
E <sub>1</sub>	UA0300282 × UA0300311	2MG-EAD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,93(0,04*)	0,82(0,04)	0,85(0,02)	0,89(0,07)	0,20(0,74)	
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,03(0,87)	0,02(0,90)	0,02(0,89)	0,06(0,84)	0,22(0,65)	
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,07(0,79)	0,05(0,03*)	0,04(0,84)	0,05(0,85)	0,16(0,93)	
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,90)	0,01(0,91)	0,13(0,02*)	0,12(0,49)	0,08(0,03*)	
		MX2-ADI- AD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,05(0,82)	0,04(0,85)	0,02(0,89)	0,07(0,77)	0,20(0,74)	
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,03(0,87)	0,02(0,90)	0,02(0,90)	0,06(0,84)	0,22(0,65)	
	E <sub>1</sub>	UA0300282 × UA0300311	2MG-EAD	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,65(0,07)	0,79(0,04*)	0,83(0,03*)	0,84(0,02*)	0,85(0,16)
				F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,95)	0,01(0,93)	0,01(0,91)	0,13(0,48)	0,07(0,03*)
				P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,30(0,58)	0,00(0,98)	4,91(0,13)	0,15(0,37)	0,25(0,51)
				P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,03(0,87)	0,03(0,89)	0,01(0,94)	0,06(0,84)	0,22(0,66)
			MX2-ADI- AD	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,06(0,81)	0,03(0,86)	0,06(0,81)	0,07(0,76)	0,20(0,02*)

			Продовження таблиці 3.5.3					
E <sub>2</sub>	UA0300311 × UA0300282	1MG-A	F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,73(0,04*)	0,85(0,07)	0,79(0,12)	0,73(0,14)	0,14(0,42)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,00(0,98)	0,00(0,95)	0,10(0,75)	0,02(0,99)	0,12(1,00)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,05(0,82)	0,01(0,91)	0,17(0,68)	0,07(0,74)	0,24(0,55)
		2MG-EAD	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,04(0,84)	0,03(0,87)	0,02(0,89)	0,05(0,86)	0,22(0,64)
			F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,01(0,94)	0,01(0,94)	0,00(0,97)	0,03(0,96)	0,09(0,77)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,00(0,98)	0,00(0,94)	0,10(0,71)	0,02(0,99)	0,12(0,98)
	P <sub>2</sub> (UA0300282)		0,02(0,88)	0,07(0,79)	0,22(0,64)	0,06(0,80)	0,20(0,75)	
	F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )		0,06(0,80)	0,01(0,94)	0,41(0,52)	0,06(0,79)	0,24(0,56)	
	F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )		0,00(0,94)	0,00(1,00)	0,06(0,81)	0,05(0,86)	0,11(0,58)	
	MX2-EA- AD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,40(0,52)	0,28(0,59)	0,11(0,74)	0,06(0,80)	0,20(0,76)	
		P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,67(0,41)	0,78(0,38)	0,13(0,72)	0,13(0,46)	0,26(0,44)	
		F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	1,89(0,17)	1,09(0,30)	1,33(0,25)	0,26(0,18)	0,37(0,10)	
F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )		0,72(0,40)	0,45(0,50)	0,36(0,55)	0,12(0,52)	0,12(0,43)		
P <sub>1</sub> (UA0300311)		0,00(0,98)	0,00(0,05*)	0,10(0,75)	0,02(0,99)	0,12(1,00)		
P <sub>2</sub> (UA0300282)		0,05(0,82)	0,01(0,91)	0,17(0,68)	0,07(0,04*)	0,24(0,55)		
E <sub>2</sub>	UA0300282 × UA0300311	1MG-EAD	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,09(0,76)	0,06(0,81)	0,05(0,82)	0,09(0,66)	0,23(0,61)
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,99)	0,00(0,98)	0,00(0,98)	0,05(0,86)	0,06(0,87)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,00(0,97)	0,08(0,78)	1,56(0,21)	0,05(0,86)	0,17(0,90)
		2MG-A	P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,05(0,82)	0,01(0,01*)	0,17(0,68)	0,07(0,04*)	0,24(0,55)
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,28(0,60)	0,01(0,94)	3,07(0,08)	0,15(0,39)	0,31(0,25)
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,01(0,94)	0,00(0,99)	0,04(0,83)	0,04(0,90)	0,08(0,62)
	2MG-EA	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,00(0,98)	0,00(0,95)	0,10(0,75)	0,02(0,99)	0,12(1,00)	
		P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,05(0,82)	0,01(0,01*)	0,17(0,68)	0,07(0,74)	0,24(0,55)	
		F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,09(0,76)	0,06(0,81)	0,05(0,82)	0,09(0,66)	0,23(0,61)	
		F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00(0,95)	0,01(0,93)	0,01(0,91)	0,04(0,92)	0,07(0,78)	

Примітка: E — сезонний варіант дослідів; E1 — осінній посів; E2 — весняний посів; U<sub>1</sub><sup>2</sup>, U<sub>2</sub><sup>2</sup>, U<sub>3</sub><sup>2</sup> — критерії однорідності;  ${}_nW^2$  — критерій Смирнова; D<sub>n</sub> — критерій Колмогорова; p — рівень значущості; \* — p < 0,05.

### 3.5.4. Параметри оптимальної генетичної моделі продуктивної кущистості

У табл. 3.5.4 подано параметри першого і другого порядку оптимальної генетичної моделі ознаки кущистості. Гени по-різному проявляються фенотипово залежно від строків посіву та напрямку схрещування.

У схрещуванні UA0300311×UA0300282 у рослин за озимого посіву адитивний ефект першої пари головних генів є позитивним і дорівнює 0,83. У рослин від весняного посіву, адитивний ефект першої пари головних генів також є позитивним і виражений сильніше, становлячи 7,21. Адитивний ефект полігенів становить -10,97, а доміантний ефект полігенів представлений числом 0,64.

У зворотній комбінації (UA0300282×UA0300311) за озимого посіву адитивний ефект першої пари головних генів більший, ніж у другої пари, за абсолютним значенням, відповідно -16,06 і -13,62, доміантний ефект першої пари головних генів значно менший, ніж другої пари, відповідно 0,56 і 5,01. Адитивний ефект полігенів представлений сильніше, ніж доміантний, відповідно 28,03 і 0,74. За весняного посіву адитивний ефект головного гена негативний і виражений числом -2,00. У групі рослин від осіннього посіву успадковуваність головного гена в комбінації UA0300311×UA0300282 становить 68 %, за весняного посіву ця успадковуваність становить 71 %, на полігенну систему припадає 16 %. У групі рослин зворотної комбінації UA0300282×UA0300311, отриманих від осіннього посіву, успадковуваність, що визначається головним геном, становить 84 %, у рослин від весняного посіву успадковуваність головного гена дорівнює 92 % (табл. 3.5.4.).



Таблиця 3.5.4.

Параметри 1-го і 2-го порядків кущистості рослини в оптимальних генетичних моделях.  
Середнє за 2021 та 2022 рр.

E	КС	Модель	Параметри 1-го порядку					Параметри 2-го порядку				
			<i>Da</i>	<i>Db</i>	<i>Ha</i>	<i>Hb</i>	[ <i>d</i> ]	[ <i>h</i> ]	$\sigma^2_{mg}$	$h^2_{mg}(\%)$	$\sigma^2_{pg}$	$h^2_{pg}(\%)$
E <sub>1</sub>	I	2MG-EAD	0,83	—	—	—	—	—	11,70	68,27	—	—
E <sub>2</sub>		MX2-EA-AD	7,21	—	—	—	—	0,64	32,60	71,27	7,3	16,0
E <sub>1</sub>	II	MX2-ADI-AD	—	—	0,5	5,0	28,03	0,74	26,66	83,78	0,00	0,00
E <sub>2</sub>		2MG-EA	16,06	13,62	6	1	—	—	38,95	91,63	—	—

Примітка: E — сезонний варіант дослідження; E<sub>1</sub> — осінній посів; E<sub>2</sub> — весняний посів; КС — комбінація схрещування; I — UA0300311 × UA0300282; II — UA0300282 × UA0300311; *Da* — адитивний ефект першої пари головних генів; *Db* — адитивний ефект другої пари головних генів; [*d*] — адитивний ефект полігена; [*h*] — доміантний ефект полігена; *h* — доміантний ефект головного гена; *Ha* — доміантний ефект першої пари головних генів; *Hb* — доміантний ефект другої пари головних генів;  $\sigma^2_{mg}$  — генетична дисперсія для головного гена;  $h^2_{mg}$  — успадковуваність ознаки головного гена;  $\sigma^2_{pg}$  — генетична дисперсія для полігена;  $h^2_{pg}$  — успадковуваність, що визначається полігеном; "—" — значення відсутнє.

У даному дослідженні виявлено, що ознака продуктивної кущистості у пшениці однозернянки проявляє реципрокний ефект. При цьому продуктивна кущистість перебуває під контролем невеликої кількості, найбільш імовірно двох, головних генів із системою полігенів, що підвищують фенотипову різноманітність.

### **3.6. Успадкування забарвлення колоса у гібридів пшениці однозернянки**

Всебічне пізнання комплексу ознак пшеничної рослини та їх успадкування сприяє цілеспрямованому поліпшенню пшениці для культивування. Колір колоса пшениці, який визначається в основному кольором колоскових лусок, має адаптивне значення [75]. Ця ознака широко використовується в таксономії та для паспортизації сортів і форм пшениці, а також є зручною моделлю для генетичних і молекулярно-генетичних досліджень [76]. Використовуючи колір колоса, розраховують кількість колосків на питому площу для прогнозу врожайності [77], а також оцінюють ураженість посівів фузаріозом [78].

Забарвлення колоса певною мірою впливає на адаптацію рослин пшениці до умов середовища, а також слугує важливою морфологічною ознакою для ідентифікації ботанічної форми та сорту. У однозернянки успадкування цієї ознаки вивчено недостатньо для того, щоб використовувати в селекційній роботі.

Величезна різноманітність пігментів рослин, безсумнівно, передбачає складний і множинний генетичний контроль забарвлення органів рослин. Зокрема встановлено, що структурні гени біосинтезу флавоноїдних пігментів у колоскових лусочках Rg-A1 беруть участь в активації транскрипції генів біосинтезу флобафенів, які відносяться до цієї групи, та/або 3- дезоксіантоціанідинів [76]. Накопичені до теперішнього моменту знання дають змогу вважати, що гени, які визначають різноманітність форм пшениці за забарвленням, є регуляторними і кодують *Mub*- або *Muc*- подібні активатори транскрипції структурних генів біосинтезу різних класів флавоноїдних пігментів [76]. Видається важливим з'ясувати, якою мірою проявляється залежність успадкування кольору зерна від умов вирощування.

Мета даного дослідження полягала у визначенні характеру успадкування кольору колоса за допомогою сегрегаційного аналізу. Схрещували зразки пшениці однозернянки з альтернативним проявом цієї ознаки Форма *T. monosocum* var. *nigricultum* UA0300311 мала чорний колос, форма *T. monosocum* var. *monosocum* UA0300282 — білий колос (рис. 3.6.1). Досліди проводилися в умовах озимої та ярої культури.



Рис. 3.6.1. Зразки *T. monosocum* var. *nigricultum* UA0300311 (праворуч) і *T. monosocum* var. *monosocum* UA0300282 (ліворуч). 2022 р., озимий посів.

У нашому дослідженні забарвлення колоса було представлено як кількісну ознаку, виражену в балах відповідно до інтенсивності. Для визначення характеру успадкування ознак у гібридів однозернянки використано метод сегрегаційного аналізу [156], за допомогою якого визначено кількість головних генів і полігенів, які контролюють забарвлення колоса. Колір колоса оцінювали після дозрівання рослин  $F_2$  за дев'ятибальною шкалою: чорний (9), темно-сірий (8), сірий (7), червоний (6), сірий на червоному тлі (5), світло-сірий (4), рожевий на червоному тлі (3), рожевий (2), білий (1).

### 3.6.1. Вибір моделі-кандидата

Вибір оптимальної генетичної моделі ґрунтувався на значеннях *AIC*, отриманих із даних про колір колоса в генераціях P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub> і F<sub>2</sub>. На роль кандидатів обрано моделі з найменшими величинами *AIC*. У табл. 3.6.1 показано, що в комбінації *T. monococcum* var. *nigricultum* × *T. monococcum* var. *monococcum* (♀ чорний × ♂ білий) моделі MX2-A-AD, 2MG-A і MX2-EA-AD серед 24 обчислених моделей мають відносно найнижчі величини *AIC* від осінньої сівби та становлять відповідно 379, 383, 378. Від весняного посіву для тестування обрано три моделі (MX2-EA-AD, MX1-AD-AD та MX2-CD-AD), у яких величини *AIC* відповідно становлять 362, 392 та 346. У реципрокній комбінації *T. monococcum* var. *monococcum* UA0300282 × *T. monococcum* var. *nigricultum* UA0300311 (♀ білий × ♂ чорний) для рослин від осіннього посіву цій умові задовольняють моделі MX2-ADI-AD, MX2-CD-AD і 2MG-EAD, величини *AIC* представлені відповідно 487, 492, і 500; у разі весняного посіву – моделі MX1-A-AD, MX1-NCD-AD і MX2-ADI-ADI з відповідними *AIC* величинами: 522, 489 і 482. Значення функції максимальної правдоподібності (*MLV*) також представлено в табл. 3.6.1.

Таблиця 3.6.1.

Функції максимальної правдоподібності та критерій Акаїке.

Середнє за 2021 та 2022 рр.

Е	Комбінація схрещування	Модель	<i>MLV</i>	<i>AIC</i>
Е <sub>1</sub>	UA0300311 × UA0300282	MX2-A-AD	-186,38	378,76
		2MG-A	-910,50	383,12
	UA0300282 × UA0300311	MX2-EA-AD	-187,09	378,18
		MX2-ADI-AD	-234,68	487,37
		MX2-CD-AD	-377,78	491,56
Е <sub>2</sub>	UA0300311 × UA0300282	2MG-EAD	-200,92	499,84
		MX2-EA-AD	262,89	361,77
	UA0300282 × UA0300311	MX1-AD-AD	288,79	391,51
		MX2-CD-AD	-377,78	345,58
		MX1-A-AD	-234,77	521,55
	MX1-NCD-AD	238,50	489,02	
	MX2-ADI-ADI	-278,75	481,50	

Примітка: UA0300311 — *T. monococcum* var. *nigricultum*, UA0300282 — *T. monococcum* var. *monococcum*, Е — сезонний варіант досліду, Е<sub>1</sub> — осінній посів, Е<sub>2</sub> — весняний посів, *MLV* — функція максимальної правдоподібності, *AIC* — критерій Акаїке, 2MG — два головні гени, MX — змішана модель головного гена і системи полігенів, А — адитивний ефект, AD — адитивно-домінантний ефект, ADI — адитивно-домінантно-епістатичний ефект, EA — рівний адитивний ефект, CD — повний доміантний ефект. Наприклад: MX2-A-AD означає змішану модель двох головних генів з адитивним ефектом плюс система полігенів з адитивно-домінантним ефектом

### 3.6.2. Тест на придатність генетичних моделей успадкування кольору колоса

Проведено тестування на придатність обраних моделей-кандидатів за критеріями однорідності ( $U_1^2$ ,  $U_2^2$ ,  $U_3^2$ ), Смирнова ( ${}_nW^2$ ) і Колмогорова ( $Dn$ ), результати яких подано в табл. 3.6.2. За оптимальну приймають генетичну модель із найменшим значенням  $AIC$  та мінімальною кількістю статистично значущих показників [184].

Зроблено висновок, що для комбінації *T. monosocum* var. *nigricultum* × *T. monosocum* var. *monosocum* (♀ чорний × ♂ білий) за осіннього посіву найоптимальнішою моделлю успадкування є MX2-EA-AD, яка передбачає наявність двох головних генів з рівним адитивним ефектом плюс системи полігенів з адитивно-домінантним ефектом. У рослин від весняного посіву колір колоса описується моделлю MX2-CD-AD, яка передбачає наявність двох головних генів з повним домінантним ефектом плюс полігенів з адитивно-домінантним ефектом.

У реципрокній комбінації *T. monosocum* var. *monosocum* × *T. monosocum* var. *nigricultum* (♀ білий × ♂ чорний) оптимальна модель, що найкраще описує дисперсію кольору колосу в рослин від осіннього висівання, — це MX2-ADI-AD, що припускає наявність двох головних генів з адитивно-домінантно-епістатичним ефектом плюс полігенів з адитивно-домінантним ефектом. Розподіл кольору колоса у рослин від весняного посіву добре описує модель MX2-ADI-ADI — з двома головними генами з адитивно-домінантно-епістатичним ефектом плюс системою полігенів з адитивно-домінантно-епістатичним ефектом.

Таблиця 3.6.2.

Тест на придатність генетичних моделей успадкування вираженості кольору колоса.

Середнє за 2021 та 2022 рр.

Е	Комбінація схрещування	Модель	Покоління	$U_1^2(p)$	$U_2^2(p)$	$U_3^2(p)$	${}_nW^2(p)$	$D_n(p)$
E <sub>1</sub>	UA0300311 × UA0300282	MX2-A-AD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,06 (0,81)	0,00 (0,97)	0,63 (0,43)	0,11 (0,53)	0,27 (0,41)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,09 (0,76)	0,19 (0,67)	0,32 (0,57)	0,14 (0,41)	0,30 (0,26)
			F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,13 (0,71)	0,02 (0,88)	0,67 (0,41)	0,12 (0,50)	0,28 (0,37)
			F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,17 (0,68)	0,00 (0,95)	1,90 (0,17)	2,23(0,00*)	0,27 (0,00*)
		2MG-A	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,01 (0,91)	0,00 (0,95)	0,51 (0,48)	0,11 (0,56)	0,25 (0,46)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,02 (0,88)	0,09 (0,76)	0,39 (0,53)	0,14 (0,44)	0,29 (0,32)
			F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,31 (0,68)	0,10 (0,90)	0,64 (0,65)	0,73 (0,67)	0,36 (0,35)
			F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	29,53 (0,00*)	85,39 (0,00*)	25,32 (0,00*)	8,34(0,01*)	0,51 (0,00*)
		MX2-EA-AD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,03 (0,85)	0,10 (0,75)	0,34 (0,85)	0,14 (0,43)	0,29 (0,31)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,02 (0,89)	0,00 (0,96)	0,61 (0,43)	0,11 (0,54)	0,26 (0,44)
			F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,02 (0,77)	0,00 (0,58)	0,42 (0,16)	0,10 (0,79)	0,66 (0,69)
			F <sub>2</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	0,00 (0,99)	0,05 (0,82)	0,69 (0,41)	1,21(0,00*)	0,19 (0,00*)
MX2-ADI-AD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,16 (0,69)	0,28 (0,60)	0,31 (0,58)	0,15 (0,38)	0,32 (0,22)		
	P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,11 (0,74)	0,02 (0,90)	0,63 (0,43)	0,12 (0,51)	0,27 (0,38)		
	F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,30 (0,59)	0,10 (0,75)	0,71 (0,40)	0,13 (0,45)	0,29 (0,32)		
	F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,14 (0,71)	0,02 (0,90)	0,92 (0,33)	1,20(0,00*)	0,19 (0,00*)		
E <sub>1</sub>	UA0300282 × UA0300311	MX2-CD-AD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,03 (0,86)	0,10 (0,75)	0,34 (0,56)	0,14 (0,43)	0,29 (0,31)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,02 (0,89)	0,00 (0,95)	0,61 (0,43)	0,11 (0,54)	0,25 (0,44)
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,03 (0,87)	0,00 (0,97)	0,62 (0,43)	0,11 (0,54)	0,26 (0,44)
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	4,60 (0,03)	0,03 (5,99)	0,01 (2,19)	3,03(0,00*)	0,26 (0,00*)
		2MG-EAD	P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,03 (0,87)	0,08 (0,77)	0,26 (0,61)	0,14 (0,44)	0,28 (0,34)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,01 (0,90)	0,01 (0,56)	0,35 (0,39)	0,01 (0,47)	0,26 (0,06)
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,01 (0,90)	0,00 (0,95)	0,51 (0,48)	0,11 (0,56)	0,25 (0,46)

Продовження таблиці 3.6.2.

E <sub>2</sub>	UA0300311 × UA0300282	MX2-EA-AD	F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,12 (0,73)	1,14 (0,29)	8,59 (0,00*)	1,55(0,00*)	0,22 (0,00*)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,03 (0,85)	0,12 (0,96)	0,24 (0,62)	0,04 (0,92)	0,18 (0,69)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,00 (0,98)	0,01 (0,25)	0,17 (0,16)	0,03 (0,18)	0,17 (0,57)
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,01 (0,92)	0,00 (0,99)	0,01 (0,00*)	0,12 (0,55)	0,27 (0,52)
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,02 (0,81)	0,03 (0,18)	0,04 (0,01*)	0,07 (0,72)	0,36 (0,54)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,01 (0,90)	0,07 (0,79)	0,35 (0,55)	0,14 (0,44)	0,28 (0,34)
	UA0300282 × UA0300311	MX1-AD-AD	P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,01 (0,93)	0,01 (0,92)	0,34 (0,34)	0,25 (0,34)	0,25 (0,46)
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,00 (0,95)	0,02 (0,89)	0,59 (0,44)	0,11 (0,25)	0,25 (0,48)
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,38 (0,54)	3,87 (0,05)	0,07 (0,76)	1,40(0,00*)	0,24 (0,00*)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,03 (0,85)	0,10 (0,75)	0,34 (0,56)	0,14 (0,43)	0,29 (0,31)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,02 (0,89)	0,00 (0,95)	0,61 (0,43)	0,11 (0,54)	0,56 (0,44)
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,03 (0,87)	0,00 (0,97)	0,62 (0,44)	0,11 (0,34)	0,27 (0,44)
E <sub>2</sub>	UA0300282 × UA0300311	MX2-CD-AD	F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	4,61 (0,03)	5,99 (0,45)	2,19 (0,14)	3,03(0,00*)	0,26 (0,00*)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,02 (0,88)	0,08 (0,77)	0,35 (0,56)	0,14 (0,44)	0,28 (0,33)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,02 (0,76)	0,00 (0,84)	0,59 (0,57)	0,05 (0,47)	0,17 (0,75)
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,01 (0,92)	0,01 (0,93)	0,60 (0,44)	0,01 (0,55)	0,26 (0,46)
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,01 (0,79)	0,27 (0,68)	0,26 (0,47)	0,06 (0,35)	0,17 (0,78)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,03 (0,87)	0,09 (0,76)	0,34 (0,56)	0,14 (0,44)	0,29 (0,32)
	UA0300311 × UA0300282	MX1-NCD- AD	P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,01 (0,70)	0,01 (0,86)	0,56 (0,78)	0,11 (0,46)	0,45 (0,08)
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,02 (0,89)	0,00 (0,95)	0,61 (0,43)	0,11 (0,55)	0,26 (0,45)
			F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,13 (0,79)	0,07 (0,67)	0,56 (0,07)	0,07 (0,35)	0,19 (0,23)
			P <sub>1</sub> (UA0300311)	0,03 (0,87)	0,09 (0,76)	0,34 (0,56)	0,14 (0,44)	0,29 (0,32)
			P <sub>2</sub> (UA0300282)	0,02 (0,89)	0,07 (0,86)	0,91 (0,53)	0,69 (0,65)	0,16 (0,36)
			F <sub>1</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,01 (0,90)	0,01 (0,94)	0,61 (0,44)	0,11 (0,54)	0,26 (0,45)
UA0300311 × UA0300282	MX2-ADI- ADI	F <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × P <sub>1</sub> )	0,89 (0,78)	0,08 (0,68)	0,25 (0,67)	0,96 (0,04)	0,17 (0,53)	

Примітка: UA0300311 — *T. monosocum* var. *nigricultum*, UA0300282 — *T. monosocum* var. *monosocum*, E — сезонний варіант дослідів, E<sub>1</sub> — осінній посів, E<sub>2</sub> — весняний посів, U<sub>1</sub><sup>2</sup>, U<sub>2</sub><sup>2</sup>, U<sub>3</sub><sup>2</sup> — критерії однорідності,  ${}_nW^2$  — критерій Смирнова, D<sub>n</sub> — критерій Колмогорова, p — рівень значущости, \* — p < 0,05.



### 3.6.3. Параметри оптимальної генетичної моделі кольору колоса

У табл. 3.6.3 подано параметри першого і другого порядків оптимальної генетичної моделі за вираженістю кольору колоса. Гени по-різному проявляють себе в ознаці залежно від погодних умов, зумовлених строками сівби. У схрещуванні *T. monosocum* var. *nigricultum* × *T. monosocum* var. *monosocum* (♀ чорний × ♂ білий) у рослин від озимого посіву адитивний ефект першої пари головних генів є додатним і дорівнює 1,96. Адитивний ефект полігена ( $[d]$ ) є від'ємним і представлений числом  $-1,41$ , домінантний ефект полігена ( $[h]$ ) становить 2,52; у рослин від весняного посіву адитивний ефект першої та другої пар головних генів є від'ємним і виражений слабше й на однаковому рівні, становлячи  $-0,08$ . Адитивний ефект полігенів становить  $-2,35$ , а домінантний ефект полігенів представлений числом 2,69. У реципрокній комбінації *T. monosocum* var. *monosocum* × *T. monosocum* var. *nigricultum* (♀ білий × ♂ чорний) адитивний ефект першої пари значно більший, ніж другої пари головних генів, за абсолютним значенням, відповідно  $-2,98$  і  $-0,01$  за озимого посіву,  $-3,25$  і  $-0,25$  за весняного посіву. Домінантний ефект першої пари головних генів також набагато більший ніж другої пари, відповідно 1,86 і 0,04 за озимого посіву, 1,75 і 0,25 за весняного посіву.

У групі рослин комбінації *T. monosocum* var. *nigricultum* × *T. monosocum* var. *monosocum* (♀ чорний × ♂ білий) від осіннього посіву успадковуваність, яка визначається головним геном, становить 97 %; успадковуваність, яку визначають полігени, оцінюють числом 2,7 %; за весняного посіву ці значення дорівнюють 67 % і 32 % відповідно. У зворотній комбінації *T. monosocum* var. *monosocum* × *T. monosocum* var. *nigricultum* (♀ білий × ♂ чорний) за осіннього посіву успадковуваність становить 99 %, на полігенну систему припадає 1 %; у рослин від весняного посіву відповідно 72 % і 28 %. Це означає, що умови вирощування і навколишнє середовище сильно впливають на забарвлення колоса, що узгоджується з даними інших дослідників [187], зокрема пов'язане з інтенсивністю освітлення [188].

Проведений аналіз свідчить, що забарвлення колоса пшениці однозернянки перебуває під складним генетичним контролем, у якому не задіяні мітохондріальні гени.

Забарвлення колосу доцільно розглядати як кількісну ознаку, яка залежить від умов вирощування, обумовлених строками сівби. У гібридів чорноколосої та білоколосої форм домінує чорне забарвлення, причому бітьківські форми розрізняються двома головними генами з адитивно-домінантно-епістатичним ефектом і знаходяться під впливом полігенів також з цими трьома типами ефектів. При цьому не проявляється ефект цитоплазми.

Таблиця 3.6.3.

Параметри 1-го і 2-го порядків кольору колоса в оптимальних генетичних моделях.

Середнє за 2021 та 2022 рр.

E	КС	Модель	Параметри 1-го порядку						Параметри 2-го порядку			
			$Da$	$Db$	$ha$	$Hb$	$[d]$	$[h]$	$\sigma^2_{mg}$	$h^2_{mg}$ (%)	$\sigma^2_{pg}$	$h^2_{pg}$ (%)
E <sub>1</sub>	I	MX2-EA-AD	1,96	—	—	—	-1,41	2,52	5,47	97,12	0,09	2,67
E <sub>2</sub>		MX2-CD-AD	-0,08	-0,08	—	—	-2,35	2,69	3,59	67,42	1,73	32,38
E <sub>1</sub>	II	MX2-ADI-AD	-2,98	-0,01	1,86	0,04	0,47	0,52	5,26	98,61	0,06	1,19
E <sub>2</sub>		MX2-ADI-ADI	-3,25	-0,25	1,75	0,25	—	—	5,93	72,06	2,29	27,81

Примітка: UA0300311 — *T. monococcum* var. *nigricultum*, UA0300282 — *T. monococcum* var. *monococcum*, E — сезонний варіант дослідів, E<sub>1</sub> — осінній посів, E<sub>2</sub> — весняний посів, КС — комбінація схрещування, I — UA0300311 × UA0300282, II — UA0300282 × UA0300311,  $Da$  — адитивний ефект першої пари головних генів,  $Db$  — адитивний ефект другої пари головних генів,  $[d]$  — адитивний ефект полігена,  $[h]$  — домінантний ефект полігена,  $h$  — домінантний ефект головного гена,  $ha$  — домінантний ефект першої пари головних генів,  $hb$  — домінантний ефект другої пари головних генів,  $\sigma^2_{mg}$  — генетична дисперсія для головного гена,  $h^2_{mg}$  — успадковуваність ознаки головного гена,  $\sigma^2_{pg}$  — генетична дисперсія для полігена,  $h^2_{pg}$  — успадковуваність ознаки полігена, "—" — значення відсутнє.

Пшениця однозернянка — одна з перших одомашнених зернових культур. Зараз вона не є поширеною в сільському господарстві, але на неї стали звертати увагу вчені та споживачі. Це обумовлено харчовою цінністю однозернянки. Крім того, вона стійка до біотичних та абіотичних чинників середовища і не потребує хімічного захисту. Перелічені якості однозернянки свідчать про її екологічну та економічну цінність і доцільність відродження в промисловому рослинництві.

Проте однозернянка – слабо окультурена рослина, і це заважає її широкому впровадженню в сільському господарстві. Вона низьковрожайна, її зерно важке для вимолоту. Ламкість колоса призводить до втрат врожаю, а схильність до вилягання утруднює механізоване збирання рослин.

Між тим, серед генетичного різноманіття однозернянок існують форми з поліпшеними господарськими характеристиками, що дає підставу для генетичного покращання цієї пшениці шляхом селекції. Саме це й було покладено за мету даного дослідження. Необхідно було вивчити фенотипове різноманіття зразків однозернянки, з'ясувати закономірності успадкування і рівня успадкованості господарсько значущих ознак, тобто отримати генетичні характеристики культури.

Для дослідження використані зразки пшениць однозернянок із Національного генбанку рослин України. Виділені у результаті дослідження зразки розглядаються як вихідний матеріал для генетичного поліпшення цієї рослини.

Результати порівняння диких і культурних форм висвітлюють напрямок еволюційних змін рослини при введенні її в культуру на початку землеробства. Встановлено, що в процесі доместикації у однозернянки зменшилися висота стебла та довжина верхнього міжвузля, збільшилися показники маси зерна з колоса, крупність зернівки, подовжився вегетаційний період. Не змінилися показники потенційної продуктивності «маса колоса» та «кількість колосків у колосі», проте показник реалізації цього потенціалу – кількість насіння у колосі – зменшився.

Встановлено, що у культурної однозернянки ознаки сильніше скорельовані, ніж у дикої. Це свідчить про меншу фізіологічну гомеостатичність культурної форми порівняно з дикою предковою.

Важливо було з'ясувати вплив навколишнього середовища на прояв фенотипу. Таку модель було створено різними строками висівання. Роль цитоплазматичної спадковості з'ясовували по результатах реципрокних схрещувань.

Для потреб спрямованої селекції важливо оцінити посухостійкість рослин. Показником посухостійкості в даному дослідженні була водоутримувальна здатність. Багатовимірний статистичний аналіз дозволив диференціювати зразки однозернянок за цією ознакою. Як наслідок, були визначені найбільш засухоустійкі форми і рекомендовані для цілеспрямованої гібридизації та селекції.

Важливою для пшениць ознакою є тип розвитку — озимість або ярість. Гібридологічним аналізом з'ясовано характер успадкування озимості та ярості. Було показано, що диким формам однозернянки притаманний озимий тип розвитку, а культурним ярий. Встановлено, що при гібридизації дикої однозернянки з культурною домінантною ознакою є озимий тип розвитку, на противагу тому, що у інших видів пшениці домінує ярий тип розвитку. Різниця за типом розвитку обумовлена одним-двома генами з сильним ефектом.

Прояв важливих господарсько значущих показників, таких як висота рослини, продуктивна кущистість, забарвлення колоса залежить від умов озимої та ярої культури. Було доведено, що господарсько значущі ознаки демонструють високу успадковуваність. Це означає можливість ефективної спрямованої селекції на посилення або послаблення цих ознак.

Відмінності між формами однозернянки контролюються одним-двома генами із сильним ефектом, і це збігається з високим рівнем успадковуваності. Перелічені генетичні характеристики господарсько значущих ознак (висока успадковуваність, наявність генів з сильним ефектом) свідчать про обнадійливі умови для ефективної селекції.

Встановлено, що в системі генетичного контролю вивчених ознак присутня система полігенів, що взагалі притаманне кількісним ознакам. Важливо відмітити, що реципрокний ефект успадкування притаманній кількісним ознакам, які відображені в показниках маси, і від яких залежить врожайність. Для ознак, що напряду не впливають на врожайність (забарвлення колоса) реципрокний ефект відсутній.

Успадковуваність усіх вивчених кількісних ознак залежить від умов вирощування: за осінньої сівби вона вище, ніж за весняної. Можна припустити, що при скороченій вегетації не встигає реалізуватися весь спадковий потенціал.

При кластерному аналізі зразки розподілилися на три кластери. Цей розподіл має враховуватися при відборі зразків для гібридизації та спрямованої селекції.

Нажаль, обставини, викликані війною, не дозволили виконати усі намічені плани, тому на даному етапі можна свідчити, що проведене дослідження намітило орієнтири для генетичного поліпшення цієї цінної сільськогосподарської культури, але роботи в цьому напрямку мають продовжуватися, що дійсно так і відбувається.

### Рекомендації для практики

1. Для підвищення продуктивності сортів доцільно використовувати 15 зразків диких однозернянок, що належать до *T.boeoticum* и *T.urartu*: UA0300290, UA0300307, UA0300251, UA0300336, UA0300253, UA0300535, UA0300536, UA0300400, UA0300441, UA0300645, UA0300333, UA0300332, UA0300402, UA0300401, UA0300445).

2. Для створення сортів зі зниженою висотою стебла, збільшеним зерном і полегшеним вимолотом перспективно використовувати зразок пшениці Синської (*T.sinskajae var sinskajae*, UA0300224) і комерційний сорт MV Alkor (*T. monosocum*), поряд із чотирма зразками з Сирії: UA0300115, UA0300116, UA0300112, UA0300113 та одним з Угорщини — UA0300634.

3. Для створення сортів із великим і продуктивним колосом слід використовувати зразки культурної однозернянки *T. monosocum* UA0300313, UA0300223, UA0300439, UA0300623, UA0300440, UA0300221, UA0300222 (додаток Б), UA0300254, UA0300282, UA0300537, UA0300117, UA0300311;

4. Для збільшення маси зерна з колоса та її складових елементів - кількості колосків у колосі, кількості зерен у колосі за легкої вимолочуваності доцільно використовувати гібридні комбінації за участі *T. sinskajae* (UA0300224, додаток Б): UA0300224 × UA0300400, UA0300400 × UA0300224, UA0300224 × UA0300253, UA0300222 × UA0300224.

5. Для виведення посухостійких сортів слід використовувати зразки культурної однозернянки *T.monosocum* UA0300113, Сирія, і UA0300282, Угорщина.

6. У навчальному процесі під час вивчення генетики використовувати як модельний об'єкт реципрокні схрещування однозернянок білоколосої ярої *T. monosocum var. monosocum* UA0300282 та чорноколосої озимої *T. monosocum var. nigricultum* UA030031

## ВИСНОВКИ

У цьому дослідженні оцінено фенотипові характеристики колекційних зразків пшениць однозернянок із Національного генбанку рослин України, виявлено їхні зміни у зв'язку з окультуренням, з'ясовано характер успадкування та рівень успадкованості в залежності від умов вегетації при реципрокних схрещуваннях, що заклало підґрунтя для генетичного поліпшення цієї цінної сільськогосподарської культури.

1. За доместикації однозернянки зменшилися висота стебла та довжина верхнього міжвузля, збільшилися показники «маса зерна з колоса», «маса 1000 зерен», та «кількість днів до колосіння»; не змінилися показники потенційної врожайності «маса колоса» та «кількість колосків у колосі», проте показник реалізації цього потенціалу (кількість зерен у колосі) зменшився. Ознаки сильніше скорельовані в культурній однозернянці, ніж у дикої, що свідчить про більшу фізіологічну гомеостатичність дикої форми порівняно з культурною.

2. Відмінності за типом розвитку (озимість/ярість) перебувають під контролем одного-двох генів із сильним ефектом за домінування озимості. Диким формам властивий озимий тип розвитку, культурним — ярий.

3. Відмінності між зразками однозернянки у висоті рослини зумовлені одним головним геном з різним ступенем домінування, а також адитивним ефектом. Успадковуваність висоти рослин у моделі головного гена становить 97–100 %, не виявляє реципрокного ефекту і практично не залежить від сезону посіву.

4. Рівень прояву продуктивної кущистості залежить від умов вегетації та демонструє реципрокний ефект. Відмінності між зразками контролюються двома головними генами із серією полігенів. Успадковуваність кущистості в реципрокних комбінаціях становить 68–71 і 84–92 % відповідно.

5. Відмінності за забарвленням колоса контролюються двома генами з сильним ефектом і системою полігенів. Успадковуваність забарвлення колоса



В моделі головного гена залежить від сезону посіву: за осіннього посіву становить 97–99 %, за весняного 67–72 % за відсутності реципрокного ефекту.

**СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ**

1. Goncharov, N. P. (2012). *Comparative Genetics of Wheats and their Related Species*. Academic Publishing House "Geo".
2. Dorofeev, V. F., Filatenko, A. A., Migushova, E. F., Udachin, R. A., & Yakubziner, M. M. (1979). *Flora of Cultivated Plants*. Kolos.
3. Johnson, B. L. (1975). Identification of the apparent B-genome donor of wheat. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 17(1), 21-39. <https://doi.org/10.1139/g75-004>
4. Korzhenevsky, V. V., Nikiforov, A. R. (2015). *Triticum boeoticum* (Poaceae) as a botanical and historical phenomenon of the Crimean flora. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo Botanicheskogo Sada*, 115, 13-16.
5. Kimber, G., & Feldman, M. (1987). *Wild wheat, an introduction*. College of Agriculture, University of Missouri.
6. Filatenko A.A. Kurkiev U.K. (1975). Sinskaya Wheat (A New Species-*Triticum sinskajae* A. Filat et Kurk). *Tr. Prikl. Bot Genet. Selektiv.*, 54(1), 239-241. (In Russian)
7. Zohary, D., & Hopf, M. (2000). *Domestication of plants in the Old World: The origin and spread of cultivated plants in West Asia, Europe and the Nile Valley*. Oxford University Press.
8. Nesbitt, M. (2002). When and where did domesticated cereals first occur in southwest Asia? In R. T. J. Cappers & S. Bottema (Eds.), *The dawn of farming in the near east. Studies in the early near eastern production, subsistence, and environment 6. ex oriente* (pp 113-122). Berlin.
9. Haldorsen, S., Akan, H., Çelik, B., & Heun, M. (2011). The climate of the Younger Dryas as a boundary for Einkorn domestication. *Vegetation History and Archaeobotany*, 20, 305-318. <https://doi.org/10.1007/s00334-011-0291-5>
10. McCarriston, J., & Hole, F. (1991). The ecology of seasonal stress and the origins of agriculture in the Near East. *American Anthropologist*, 93(1), 46-69. <https://doi.org/10.1525/aa.1991.93.1.02a00030>

11. Heun, M., Schafer-Pregl, R., Klawan, D., Castagna, R., Accerbi, M., Borghi, B., & Salamini, F. (1997). Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science*, 278(5341), 1312-1314. <https://doi.org/10.1126/science.278.5341.1312>
12. Pourkheirandish, M., Dai, F., Sakuma, S., Kanamori, H., Distelfeld, A., Willcox, G., Kawahara, T., Matsumoto, T., Kilian, B., & Komatsuda, T. (2018). On the origin of the non-brittle rachis trait of domesticated einkorn wheat. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2031. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02031>
13. De Moulins, D. (2000). Abu Hureyra 2: plant remains from the Neolithic. In A. M. T. Moore, G. C. Hillman & A. J. Legge (Eds.), *Village on the Euphrates: from foraging to farming at Abu Hureyra*. Oxford University Press. P. 399–422.
14. Pasternak, R. (1998). Investigations of botanical remains from Nevali Çori PPNB, Turkey. In A. Damania, J. Valkoun, G. Willcox & C. Qualset (Eds.) *The Origins of Agriculture and Crop Domestication* (pp. 170-177). ICARDA.
15. Kilian, B., Ozkan, H., Walther, A., Kohl, J., Dagan, T., Salamini, F., & Martin, W. (2007). Molecular diversity at 18 loci in 321 wild and 92 domesticate lines reveal no reduction of nucleotide diversity during *Triticum monococcum* (einkorn) domestication: implications for the origin of agriculture. *Molecular Biology and Evolution*, 24(12), 2657-2668. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm192>
16. Brandolini, A., Volante, A. & Heun, M. (2016). Geographic differentiation of domesticated einkorn wheat and possible Neolithic migration routes. *Heredity*, 117(3), 135-141. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.32>
17. Salamini, F., Özkan, H., Brandolini, A., Schäfer-Pregl, R., & Martin, W. (2002). Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east. *Nature Reviews Genetics*, 3(6), 429-441. <https://doi.org/10.1038/nrg817>
18. Harlan, J. R., De Wet, J. M., & Price, E. G. (1973). Comparative evolution of cereals. *Evolution*, 27(2), 311-325. <https://doi.org/10.2307/2406971>

19. Preece, C., Clamp, N. F., Warham, G., Charles, M., Rees, M., Jones, G., & Osborne, C. P. (2018). Cereal progenitors differ in stand harvest characteristics from related wild grasses. *Journal of Ecology*, *106*(3), 1286-1297. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12905>
20. Preece, C., Jones, G., Rees, M., & Osborne, C. P. (2021). Fertile Crescent crop progenitors gained a competitive advantage from large seedlings. *Ecology and Evolution*, *11*(7), 3300-3312. <https://doi.org/10.1002/ece3.7282>
21. Heiser, C. B. (1988). Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica*, *37*, 77-81. <https://doi.org/10.1007/BF00037227>
22. Michael, B. K., Amber, R. N., Justin, E. A., Benjamin, K. B., & Loren, H. R. (2017). The genetics and genomics of plant domestication. *Bioscience*, *67*(11), 971-982. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix114>
23. Fuller, D. Q. (2007). Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World. *Annals of Botany*, *100*(5), 903-924. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm048>
24. Lenser, T., & Theißen, G. (2013). Molecular mechanisms involved in convergent crop domestication. *Trends in Plant Science*, *18*(12), 704-714. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.08.007>
25. Bohuslavskyi, R. L. (2008). About the biological mechanisms of wheat domestication. *Vestnik VOGIS*, *12*, 680-685.
26. Volante, A., Yilmaz, V. A., Hidalgo, A., & Brandolini, A. (2020). Morphophysiological and qualitative variation of domesticated einkorn (*Triticum monococcum* L. ssp. *monococcum*). *Genetic Resources and Crop Evolution*, *67*, 1493-1502. <https://doi.org/10.1007/s10722-020-00923-6>
27. Van Slageren, M. W. (1994). *Wild wheats: a monograph of Aegilops L. and Amblyopyrum (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae)*. Wageningen Agricultural University.
28. Zaharieva, M., & Monneveux, P. (2014). Cultivated einkorn wheat (*Triticum monococcum* L. subsp. *monococcum*): the long life of a founder crop of

- agriculture. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 61(3), 677-706.  
<https://doi.org/10.1007/s10722-014-0084-7>
29. Seifolahpour, B., Bahraminejad, S., & Cheghamirza, K. (2017). Genetic diversity of einkorn wheat (*Triticum boeoticum* Boiss.) accessions from the central Zagros Mountains. *Žemdirbystė (Agriculture)*, 104(1), 23-30.  
<https://doi.org/10.13080/z-a.2017.104.004>
30. Volante, A., Barabaschi, D., Marino, R., & Brandolini, A. (2021). Genome-wide association study for morphological, phenological, quality, and yield traits in einkorn (*Triticum monococcum* L. subsp. *monococcum*. G3, 11(11), jkab281.  
<https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab281>
31. Servet, K., Orhan, K., Engin, B., Ayten, S., Mehmet, E. Al., Asuman, K.E., & Aliye, P. (2021). Morpho-agronomical and nutritional evaluation of cultivated einkorn wheat (*Triticum monococcum* L. ssp. *monococcum*) lines sown in autumn and spring seasons. *Asian Journal of Agriculture and Food Sciences*, 9(1), 1-11. <https://doi.org/10.24203/ajafs.v9i1.6491>
32. Farouji, A. E., Khodayari, H., Saeidi, H., & Rahiminejad, M. R. (2015). Genetic diversity of diploid *Triticum* species in Iran assessed using inter-retroelement amplified polymorphisms (IRAP) markers. *Biologia*, 70(1), 52-60.  
<https://doi.org/10.1515/biolog-2015-0002>
33. Abbasov, M. (2018). Study of the genetic polymorphism of diploid wheat *Triticum boeoticum* Boiss. using SSR markers. *Vavilovskij Žurnal Genetiki I Selekcii*, 22(5), 515-523. <https://doi.org/10.18699/VJ18.389>
34. Ayse, Y., Mortaza, H., Kursad, O., Muhammad, A. N., & Danny, H. (2021). Molecular characterisation of the oldest domesticated Turkish einkorn wheat landraces with simple sequence repeat (SSR) markers. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 35(1), 1291-1300.  
<https://doi.org/10.1080/13102818.2021.1970023>
35. Özbek, Ö., & Zencirci, N. (2021). Characterization of genetic diversity in cultivated einkorn wheat (*Triticum monococcum* L. ssp. *monococcum*) landrace

- populations from Turkey as revealed by ISSR. *Russian Journal of Genetics*, 57(6), 681-689. <https://doi.org/10.1134/S1022795421060089>
36. Empilli, S., Castagna, R. & Brandolini, A. (2000). Morpho-agronomic variability of the diploid wheat *Triticum monococcum* L. *Plant Genetic Resources Newsletter*, (124), 36-40.
37. Watanabe, N. (2017). Breeding opportunities for early, free-threshing and semi-dwarf *Triticum monococcum* L. *Euphytica*, 213(8), 201. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1987-0>
38. Desheva, G., & Kyosev, B. (2016). Evaluation of genetic diversity of einkorn genotypes maintained in the national collection of Bulgaria by multivariate analysis. *Scirea, Journal of Agriculture*, 1(1), 1-15.
39. Kefi, S., Kavuncu, O., Bıyıklı, E., Salantur, A., Alyamaç, M. E., Evlice, A. K., & Pehlivan, A. (2021). Morpho-agronomical and nutritional evaluation of cultivated einkorn wheat (*Triticum monococcum* L. ssp. *monococcum*) lines sown in autumn and spring seasons. *Asian Journal of Agriculture and Food Sciences*, 9(1), 1-11. <https://doi.org/10.24203/ajafs.v9i1.6491>
40. Frégeau-Reid, J., Abdel-Aal, E. S. M. (2005). Einkorn: A potential functional wheat and genetic resource. In E. S. M. Abdel-Aal & P. Wood (Eds.), *Speciality Grains for Food and Feed*. American Association of Cereal Chemists Inc. P. 37-62.
41. Gadzhieva, S. I., & Abusheva, H. S. (2017). Estimation of drought-resistance in diploid wheat species. *Razvitie nauchnogo naslediya N.I. Vavilova po geneticheskim resursam ego posledovatelnyami. Materialyi Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnyim uchastiem (26-29 iyunya 2017 goda)* (pp. 332-335). ALEF.
42. Ibrahimova, Z. S. (2017). Evaluation of resistance to stress factors of wheat samples of different ploidy. In *Razvitie nauchnogo naslediya N.I. Vavilova po geneticheskim resursam ego posledovatelnyami. Materialyi Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnyim uchastiem (26-29 iyunya 2017 goda)* (pp. 306-309). ALEF.

43. Zencirci, N., Ulukan, H., Bülent, O., Aslan, D., Mutlu, H. T., & Öргеç, M. (2019). Salt, cold, and drought stress on einkorn and bread wheat during germination. *International Journal of Secondary Metabolite*, 6(2), 113-128. <https://doi.org/10.21448/ijsm.543097>
44. Obraztsov, A. S. (2001). Potential productivity of cultivated plants. M-vo sel. Hoz-va Ros. Federatsii. - Moscow: FGNU "Rosinformagrotekh", 2001. - 502 p. ISBN 5-7367-0303-3
45. Yang, F. P., Xia, X. C., Zhang, Y., Zhang, X. K., Liu, J., Tang, J. W., Yang, X. M., Zhang, J. R., Liu, Q., Li, S., & He, Z. H. (2012). Distribution of allelic variation for vernalization, photoperiod, and dwarfing genes and their effects on growth period and plant height among cultivars from major wheat producing countries. *Acta Agronomica Sinica*, 38(7), 1155-1166. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1006.2012.01155>
46. Gardner, F., & Barnett, R. (1990). Vernalization of wheat cultivars and a triticale. *Crop Science*, 30(1), 166-169. <https://doi.org/10.2135/cropsci1990.0011183X003000010036x>
47. Tsui, C., Hsueh, S., & Chien, Y. (1955). Studies on Vernalization of Wheat Varieties Grown in East China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 4(3), 245-254.
48. Cao, G. C., Wu, D. B., & Jiang, Z. Y. (1988). The conditions of vernalization in the fields for winter wheat of spring planting. *Journal of Beijing Agricultural College*, 1(3), 1-5. <https://doi.org/10.13473/j.cnki.issn.1002-3186.1988.01.001>
49. Miao, G. Y., Zhang, Y. T., Hou, Y. S., Yin, J., & Wang, S. Y. (1993). A study on the combined effects of temperature and light on the development of wheat cultivars I. Analysis of maximum and minimum seeding-heading stages and sensitivity to temperature and light. *Acta Agronomica Sinica*, 19(6), 489-496.
50. Yin, J. (2016). Review of thermo-photoperiod development of wheat (*Triticum aestivum* L.) I. The vernalization and photoperiod response of wheat varieties. *Journal of Triticeae Crops*, 36(6), 681-688. <https://doi.org/10.7606/j.issn.1009-1041.2016.06.01>

51. Dorofeev, V. F., Udachin, R. A., Semenova, L. V., Novikova, M. V., Gradchaninova, O. D., Shitova, I. P., Merezhko, A. F., & Filatenko, A. A. (1987). *Wheats of the world*. VO Agropromizdat.
52. Öztürk, A., Ekinci, S. A., Kodaz, S., & Aydin, M. (2021). Agronomic Performance of the alternative cereal species in the highest plain of Turkey. *Journal of Agricultural Sciences*, 27(2), 195-203. <https://doi.org/10.15832/ankutbd.630466>
53. Sun, J. W., Yang, Z. G., Meng, L. M., Zhang, K., & Ji, T. H. (2018). Study on Winterness and Springness of Late Sowing and Spring Sowing. *Hans Journal of Agricultural Sciences*, 8(12), 1379-1387. <https://doi.org/10.12677/hjas.2018.812202>
54. Meng, L., Yang, Z., Zhang, K., Sun, J., & Ji, T. (2020). Application of winterness and springness identification of wheat on regional trial. *Hubei Agricultural Sciences*, 59(15), 25-27, 65. <https://doi.org/10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2020.15.005>
55. Feng, Y., Chu, W., Sui, X. X., Huang, C. Y., Cui, D. Z., Fan, Q. Q., & Chu, X. S. (2018). Research on Identification of Winterness and Springness of Wheat Varieties through the Artificial Vernalization Method. *Shandong Agricultural Sciences*, 50(1), 9-15. <https://doi.org/10.14083/j.issn.1001-4942.2018.01.002>
56. Ji, T., Zhang, C., & Yang, Z. (2013). Study on identification of winterness and springness of wheat cultivar by comprehensive order classification method. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 41(14), 6197-6200, 6124. <https://doi.org/10.13989/j.cnki.0517-6611.2013.14.121>
57. Zhang, X. K., Xia, X. C., He, Z. H., & Zhou, Y. (2006). Distribution of Vernalization Gene Vrn-A1 in Chinese Wheat Cultivars Detected by STS Marker. *Acta Agronomica Sinica*, 32(7), 1038-1043. <https://doi.org/10.3321/j.issn:0496-3490.2006.07.014>
58. Hu Chenlin, Luo Chunmei. (1988). A botanical criterion of completed vernalization and combination effect of temperature and light in wheat. *Journal*



- of *Beijing Agriculture College*, 2(3), 1-7.  
<https://doi.org/10.13473/j.cnki.issn.1002-3186.1988.02.002>
59. Volkova, L. (2016). Productivity of spring wheat and its relation to elements of yield structure in years differ by meteorological conditions. *Agricultural Science Euro-North-East*, (6), 9-15.
60. Samofalov, A., Podgorny, S., Skripka, O., & Chernova, V. (2020). The study of the trait “plant height” in winter bread wheat in the south of the Rostov Region. *Grain Economy of Russia*, (2), 18-22. <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2020-68-2-18-22>
61. Zakharova, N., Garanin, M., & Zakharova, N. (2020). Plant height of winter soft wheat in connecton with its crop yield and lodging resistance in forest steppe of Middle Volga. *Vestnik of Ulyanovsk State Agricultural Academy*, 1, 51-59. <https://doi.org/10.18286/1816-4501-2020-1-51-59>
62. Ripberger, E., Bome, N., & Trautz, D. (2015). Variability of the height of plants of hybrid forms of spring common wheat (*Triticum aestivum* L.) under different ecological and geographical conditions. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 19(2), 185-190. <https://doi.org/10.18699/VJ15.023>
63. Wu, X., Wang, Z., Chang, X., & Jing, R. (2008). Dynamics of drought resistance based on drought stress coefficient derived from plant height in wheat development. *Acta Agronomica Sinica*, 34(11), 2010-2018. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1006.2008.02010>
64. Ye, Y., Li, M., Liu, Y., Chen, J., Yang, D., & Hu, L. (2015). QTL mapping and QTL×environmental interactions for plant height in wheat. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 30(5), 83-91. <https://doi.org/10.7668/hbnxb.2015.05.014>
65. Ren, Y. Y., Wang, S. C., Shao, M. M., Sun, L. M., Huang, L., Zhao, K., Xu, X. K., Wang, J. F., Feng, W. Y., & Wang, L. (2016). QTL mapping analysis for plant height traits in wheat under different water environments. *Shandong Agricultural Sciences*, 48(9), 10-16. <https://doi.org/10.14083/j.issn.1001-4942.2016.09.003>

66. Zhang, G. H., Yang, D. L., Li, M. F., Li, X. M., Ni, S. L., & Xing, H. (2012). Genetic analysis of QTL mapping for developmental behaviors of plant height and QTL× water regimes interactions in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agricultural Biotechnology*, 20(9), 996-1008. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1674-7968.2012.09.003>
67. Sukhikh, I., Vavilova, V., Blinov, A., & Goncharov, N. (2021). Diversity and phenotypical effect of allelic variants of Rht dwarfing genes in wheat. *Russian Journal of Genetics*, 57(2), 127-138. <https://doi.org/10.31857/S0016675821020107>
68. Karagöz, A., & Zencirci, N. (2005). Variation in wheat (*Triticum* spp.) landraces from different altitudes of three regions of Turkey. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 52, 775-785. <https://doi.org/10.1007/s10722-004-3556-3>
69. Sodkiewicz, W. (2002). Diploid wheat—*Triticum monococcum* as a source of resistance genes to preharvest sprouting of triticale. *Cereal Research Communications*, 30, 323-328. <https://doi.org/10.1007/BF03543425>
70. Yao, G., Zhang, J., Yang, L., Xu, H., Jiang, Y., Xiong, L., Zhang, C., Zhang, Z., Ma, Z., & Sorrells, M. E. (2007). Genetic mapping of two powdery mildew resistance genes in einkorn (*Triticum monococcum* L.) accessions. *Theoretical and Applied Genetics*, 114(2), 351-358. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0438-4>
71. Rouse, M., & Jin, Y. (2011). Stem rust resistance in A-genome diploid relatives of wheat. *Plant Disease*, 95(8), 941-944. <https://doi.org/10.1094/pdis-04-10-0260>
72. Riar, A., Eep K. (2021). Mechanism of leaf rust resistance in wheat wild relatives, *Triticum monococcum* L. and *T. boeoticum* L. *Plant Genetic Resources*, 19(4), 320-327. <https://doi.org/10.1017/S147926212100037X>
73. Hussien, T., Bowden, R., Gill, B., & Cox, T. (1998). Chromosomal locations in common wheat of three new leaf rust resistance genes from *Triticum monococcum*. *Euphytica*, 101, 127-131. <https://doi.org/10.1023/A:1018376315133>

74. Zhang, Q., Li, Y., Li, Y., Fahima, T., Shen, Q., & Xie, C. (2021). Introgression of the powdery mildew resistance genes Pm60 and Pm60b from *Triticum urartu* to common wheat using durum as a 'Bridge'. *Pathogens*, *11*(1), 25. <https://doi.org/10.3390/pathogens11010025>
75. Börner, A., Schäfer, M., Schmidt, A., Grau, M., & Vorwald, J. (2005). Associations between geographical origin and morphological characters in bread wheat (*Triticum aestivum* L). *Plant Genetic Resources*, *3*(3), 360-372. <https://doi.org/10.1079/PGR200589>
76. Khlestkina, E. (2013). Genes determining the coloration of different organs in wheat. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, *3*(1), 54-65. <https://doi.org/10.1134/S2079059713010085>
77. Zhao, F., Wang, K., & Yuan, Y. (2014). Study on wheat spike identification based on color features and adaboost algorithm. *Crops*, *1*, 141-144,161. <https://doi.org/10.16035/j.issn.1001-7283.2014.01.042>
78. Song, Y., Chen, Y. X., Yang, J., Liu, T., Li, D. S., & Sun, C. M. (2022). Identification wheat scab by color feature index of digital image. *Jiangsu Agricultural Sciences*, *50*(2), 186-191. <https://doi.org/10.15889/j.issn.1002-1302.2022.02.031>
79. Brandolini, A., Hidalgo, A., & Moscaritolo, S. (2008). Chemical composition and pasting properties of einkorn (*Triticum monococcum* L. subsp. *monococcum*) whole meal flour. *Journal of Cereal Science*, *47*(3), 599-609. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2007.07.005>
80. Suchowilska, E., Wiwart, M., Borejszo, Z., Packa, D., K. (2009). Discriminant analysis of selected yield components and fatty acid composition of chosen *Triticum monococcum*, *Triticum dicoccum* and *Triticum spelta* accessions. *Journal of Cereal Science*, *49*(2), 310-315. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2008.12.003>
81. Geisslitz, S., Longin, C. F. H., Scherf, K. A., & Koehler, P. (2019). Comparative study on gluten protein composition of ancient (einkorn, emmer and spelt) and

- modern wheat species (durum and common wheat). *Foods*, 8(9), 409. <https://doi.org/10.3390/foods8090409>
82. Rodriguez-Quijano, M., Vázquez, J., & Carrillo, J. (2004). Waxy proteins and amylose content in diploid Triticeae species with genomes A, S and D. *Plant Breeding*, 123(3), 294-296. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2004.00883.x>
83. Haghayegh, G., & Schoenlechner, R. (2010). Comparison of functional properties of isolated emmer and einkorn wheat starches. *Journal of Food Agriculture and Environment*, 8(3), 239-243. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2790>
84. Gabrovská, D., Fiedlerová, V., Holasová, M., Mašková, E., Smrčinov, H., Rysová, J., Winterová, R., Michalová, A., & Hutař, M. (2002). The nutritional evaluation of underutilized cereals and buckwheat. *Food and Nutrition Bulletin*, 23(3\_suppl1), 246-249. <https://doi.org/10.1177/15648265020233S148>
85. Piironen, V., Edelmann, M., Kariluoto, S., & Bedo, Z. (2008). Folate in wheat genotypes in the HEALTHGRAIN diversity screen. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(21), 9726-9731. <https://doi.org/10.1021/jf801066j>
86. Hidalgo, A., & Brandolini, A. (2014). Nutritional properties of einkorn wheat (*Triticum monococcum* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94(4), 601-612. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6382>
87. Serpen, A., GöKmen, V., Karagöz, A., & KöKsel, H. (2008). Phytochemical quantification and total antioxidant capacities of emmer (*Triticum dicoccon* Schrank) and einkorn (*Triticum monococcum* L.) wheat landraces. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(16), 7285-7292. <https://doi.org/10.1021/jf8010855>
88. Lavelli, V., Hidalgo, A., Pompei, C., & Brandolini, A. (2009). Radical scavenging activity of einkorn (*Triticum monococcum* L. subsp. *monococcum*) wholemeal flour and its relationship to soluble phenolic and lipophilic antioxidant content. *Journal of Cereal Science*, 49(2), 319-321. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2008.12.004>

89. Hidalgo, A., & Brandolini, A. (2019). Einkorn (*Triticum monococcum*) flour and bread. In V. Preedy, R. Watson & V. Patel (Eds.), *Flour and breads and their fortification in health and disease prevention* (2nd ed., pp. 99-110). Academic Press.
90. Fogarasi, A. L., Kun, S., Tankó, G., Stefanovits-Bányai, É., & Hegyesné-Vecseri, B. (2015). A comparative assessment of antioxidant properties, total phenolic content of einkorn, wheat, barley and their malts. *Food Chemistry*, *167*, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.06.084>
91. Cakmak, I., Ozkan, H., Braun, H., Welch, R., & Romheld, V. (2000). Zinc and iron concentrations in seeds of wild, primitive, and modern wheats. *Food and Nutrition Bulletin*, *21*(4), 401-403. <https://doi.org/10.1177/156482650002100411>
92. Özkan H., Brandolini A., Torun A., Altintas S., Eker S., Kilian B., Braun H.J., Salamini F., Cakmak I. (2007). Natural variation and identification of microelements content in seeds of einkorn wheat (*Triticum monococcum*) In: Buck H.T., Nisi J.E., Salomon N., editors. *Wheat Production in Stressed Environments*. Volume 12. Springer; Dordrecht, The Netherlands. P. 455–462.
93. Pehlivan K. F., Keskin, C. N., Agil, F., & Zencirci, N. (2021). Profiles of vitamin B and E in wheat grass and grain of einkorn (*Triticum monococcum* spp. *monococcum*), emmer (*Triticum dicoccum* ssp. *dicoccum* Schrank.), durum (*Triticum durum* Desf.), and bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars by LC-ESI-MS/MS analysis. *Journal of Cereal Science*, *98*, 103177. doi:10.1016/j.jcs.2021.103177
94. Di Stasio, L., Picascia, S., Auricchio, R., Vitale, S., Gazza, L., Picariello, G., Gianfrani, C., & Mamone, G. (2020). Comparative analysis of in vitro digestibility and immunogenicity of gliadin proteins from durum and einkorn wheat. *Frontiers in Nutrition*, *7*, 56. <https://doi.org/10.3389/fnut.2020.00056>
95. Picascia, S., Camarca, A., Malamisura, M., Mandile, R., Galatola, M., Cielo, D., Gazza, L., Mamone, G., Auricchio, S., Troncone, R., Greco, L., Auricchio, R., & Gianfrani, C. (2020). In celiac disease patients the in vivo challenge with the

- diploid *Triticum monococcum* elicits a reduced immune response compared to hexaploid wheat. *Molecular Nutrition & Food Research*, 64(11), 1901032. <https://doi.org/10.1002/mnfr.201901032>
96. Brandolini, A., & Heun, M. (2019). Genetics of brittleness in wild, domesticated and feral einkorn wheat (*Triticum monococcum* L.) and the place of origin of feral einkorn. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66(2), 429-439. <https://doi.org/10.1007/s10722-018-0721-7>
97. Shi, X. L., He, Y. L., & Ling, H. Q. (2019). Progress on wheat A genome illustration and its evolutionary analysis. *Yi Chuan = Hereditas*, 41(9), 836-844. <https://doi.org/10.16288/j.ycz.19-233>
98. Mándy, G. (1970). New concept of the origin of *Triticum aestivum* L. *Acta Agronomica Hungarica*, 19(3/4), 413-17.
99. Konarev, V., Gavriiliuk, I., Peneva, T., Konarev, A., Khakimova, A., & Migushova, E. (1976). The nature and origin of wheat genomes according to the data of bio-chemistry and immunochemistry of grain proteins. *Selskokhoziaistvennaya Biologiya*, 11(5), 656-665.
100. Konarev, V. G. (1983). *Plant proteins as genetic markers*. M., Kolos. 320 p.
101. Dvorak, J., Akhunov, E. D., Akhunov, A. R., Deal, K. R., & Luo, M. C. (2006). Molecular characterization of a diagnostic DNA marker for domesticated tetraploid wheat provides evidence for gene flow from wild tetraploid wheat to hexaploid wheat. *Molecular Biology and Evolution*, 23(7), 1386-1396. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl004>
102. Goncharov, N., Golovnina, K., Kilian, B., Glushkov, S., Blinov, A., & Shumny, V. (2008). Evolutionary history of wheats — the main cereal of mankind. *Biosphere Origin and Evolution*, 407-419.
103. Giorgi, B., & Bozzini, A. (1969). Karyotype Analysis in *Triticum*: IV— Analysis of (*Aegilops speltoides* × *Triticum boeoticum*) Amphiploid and a Hypothesis on the Evolution of Tetraploid Wheats. *Caryologia*, 22(3), 289-306. <https://doi.org/10.1080/00087114.1969.10796348>

104. Badaeva, E. D., & Salina, E. A. (2000). Genome structure and chromosome analysis of plants. *Vavilovskii zhurnal genetiki I selektsii*, 17(4/2), 1017-1043.
105. Louwaars, N. P. (2018). Plant breeding and diversity: A troubled relationship. *Euphytica*, 214(7), 114. <https://doi.org/10.1007/s10681-018-2192-5>
106. Desheva, G. (2014). Morphological and agronomical characterization of common wheat landraces (*Triticum aestivum* L.) from the National Wheat Collection of Bulgaria. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 26, 164-169. <https://doi.org/10.9755/ejfa.v26i2.17006>
107. Yu, K., Liu, D., Chen, Y., Wang, D., Yang, W., Yang, W., Yin, L., Zhang, C., Zhao, S., & Sun, J. (2019). Unraveling the genetic architecture of grain size in einkorn wheat through linkage and homology mapping and transcriptomic profiling. *Journal of Experimental Botany*, 70(18), 4671-4688. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz247>
108. Sharma, H. C., & Waines, J. G. (1980). Inheritance of tough rachis in crosses of *Triticum monococcum* and *T. boeoticum*. *Journal of Heredity*, 71(3), 214-216. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a109352>
109. Zhao, Y., Xie, P., Guan, P., Wang, Y., Li, Y., Yu, K., Xin, M., Hu, Z., Yao, Y., & Ni, Z. (2019). Btr1-A induces grain shattering and affects spike morphology and yield-related traits in wheat. *Plant and Cell Physiology*, 60(6), 1342-1353. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz050>
110. Vavilova, V. Y., Konopatskaia, I., Blinov, A., & Goncharov, N. (2020). Evolution of Btr1-A Gene in Diploid Wheat Species of the Genus *Triticum* L. *Russian Journal of Genetics*, 56(5), 633-637. <https://doi.org/10.1134/s1022795420050142>
111. Adhikari, L., Raupp, J., Wu, S., Wilson, D., Evers, B., Koo, D. H., Singh, N., Friebe, B., & Poland, J. (2022). Genetic characterization and curation of diploid A-genome wheat species. *Plant Physiology*, 188(4), 2101-2114. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac006>

112. Sood, S., Kuraparthi, V., Bai, G., & Gill, B. S. (2009). The major threshability genes soft glume (sog) and tenacious glume (Tg), of diploid and polyploid wheat, trace their origin to independent mutations at non-orthologous loci. *Theoretical and Applied Genetics*, *119*(2), 341-351. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1043-0>
113. Amagai, Y., Martinek, P., Watanabe, N., & Kuboyama, T. (2014). Microsatellite mapping of genes for branched spike and soft glumes in *Triticum monococcum* L. *Genetic Resources and Crop Evolution*, *61*, 465-471. <https://doi.org/10.1007/s10722-013-0050-9>
114. Kuspira, J., Maclagan, J., Kerby, K., & Bhambhani, R. (1986). Genetic and cytogenetic analyses of the A genome of *Triticum monococcum*. II. The mode of inheritance of spring versus winter growth habit. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, *28*(1), 88-95. <https://doi.org/10.1139/g86-012>
115. Kuspira, J., Maclagan, J., Bhambhani, R., Sadasivaiah, R., & Kim, N. S. (1989). Genetic and cytogenetic analyses of the A genome of *Triticum monococcum*. LV. Inheritance and linkage relationships of genes determining the expression of 12 qualitative characters. *Genome*, *32*(5), 869-881. <https://doi.org/10.1139/g89-524>
116. Golovnina, K. A., Kondratenko, E. Y., Blinov, A. G., & Goncharov, N. P. (2010). Molecular characterization of vernalization loci VRN1 in wild and cultivated wheats. *BMC Plant Biology*, *10*, 168. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-168>
117. Goncharov, N., & Chikida, N. (1995). Genetics of growth habit in *Aegilops squarrosa* L. *Russian Journal of Genetics*, *31*(3), 343-346.
118. Goncharov, N. (1999). Genetics of Growth Habit (Spring vs. Winter) in Tetraploid Wheats: Production and Analysis of Near-Isogenic Lines. *Hereditas*, *130*(2), 125-130. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1999.00125.x>
119. Davydova, N., Kazachenko, A., Malkina, T., & Sharoshkina, E. (2016). Osobennosti ispol'zovaniya ozimyh form v selekcii yarovoj myagkoj pshenicy



(The Use of Peculiarities of Winter Forms in Breeding of Soft Spring Wheat).  
*Dostizheniya Nauki I Tekhniki Apk*, 30(9), 23-25.

120. Skatova, S. E., Lachin, A. G., Kovtunenkov, V. Y., Panchenko, V. V., & Kalmysh, A. P. (2020). Characteristics of the first and second generations of winter-spring hybrids of triticale in spring sowing. 102-115. In *TRITICALE Proceedings of the meeting of the section triticale. Department of agricultural sciences. RAS online*. <https://search.rads-doi.org/project/5448> (дата звернення 18.05.2023)
121. Yan, L., Loukoianov, A., Blechl, A., Tranquilli, G., Ramakrishna, W., Sanmiguel, P., Bennetzen, J. L., Echenique, V., & Dubcovsky, J. (2004). The wheat VRN2 gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science*, 303(5664), 1640-1644. <https://doi.org/10.1126/science.1094305>
122. Loukoianov, A., Yan, L., Blechl, A., Sanchez, A., & Dubcovsky, J. (2005). Regulation of VRN-1 vernalization genes in normal and transgenic polyploid wheat. *Plant Physiology*, 138(4), 2364-2373. <https://doi.org/10.1104/pp.105.064287>
123. Shitsukawa, N., Ikari, C., Shimada, S., Kitagawa, S., Sakamoto, K., Saito, H., Ryuto, H., Fukunishi, N., Abe, T., & Takumi, S. (2007). The einkorn wheat (*Triticum monococcum*) mutant, maintained vegetative phase, is caused by a deletion in the VRN1 gene. *Genes & Genetic Systems*, 82(2), 167-170. <https://doi.org/10.1266/ggs.82.167>
124. Shcherban, A. B., Strygina, K. V., & Salina, E. A. (2015). VRN-1 gene-associated prerequisites of spring growth habit in wild tetraploid wheat *T. dicoccoides* and the diploid A genome species. *BMC Plant Biology*, 15(1), 94. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0473-x>
125. Yan, L., Loukoianov, A., Tranquilli, G., Helguera, M., Fahima, T., & Dubcovsky, J. (2003). Positional cloning of the wheat vernalization gene VRN1. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(10), 6263-6268. <https://doi.org/10.1073/pnas.0937399100>

126. Goncharov, N. P., Kondratenko, E. Y., & Vavilova, V. Y. (2018). Genetics of adaptability and architectonics of wheat. In *Mechanisms of resistance of plants and microorganisms to adverse environmental conditions: Proceedings of the Annual Meeting of the Society of Plant Physiologists of Russia, All-Russian Scientific Conference with International Participation and School of Young Scientists* P. 13-16.
127. Konopatskaia, I., Vavilova, V., Kondratenko, E. Y., Blinov, A., & Goncharov, N. P. (2016). VRN1 genes variability in tetraploid wheat species with a spring growth habit. *BMC Plant Biology*, 16(Suppl 3), 244. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0924-z>
128. Hopf, M., & Zohary, D. (2000). *Domestication of plants in the old world: the origin and spread of cultivated plants in West Asia, Europe, and the Nile Valley*. Oxford University Press.
129. Dubcovsky, J., Lijavetzky, D., Appendino, L., & Tranquilli, G. (1998). Comparative RFLP mapping of Triticum monococcum genes controlling vernalization requirement. *Theoretical and Applied Genetics*, 97(5), 968-975. <https://doi.org/10.1007/s001220050978>
130. Dubcovsky, J., Loukoianov, A., Fu, D., Valarik, M., Sanchez, A., & Yan, L. (2006). Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes VRN1 and VRN2. *Plant Molecular Biology*, 60(4), 469-480. <https://doi.org/10.1007/s11103-005-4814-2>
131. Fu, D., Szucs, P., Yan, L., Helguera, M., Skinner, J. S., Von Zitzewitz, J., Hayes, P. M., & Dubcovsky, J. (2005). Large deletions within the first intron in VRN-1 are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Molecular Genetics and Genomics: MGG*, 273(1), 54-65. <https://doi.org/10.1007/s00438-004-1095-4>
132. Distelfeld, A., Tranquilli, G., Li, C., Yan, L., & Dubcovsky, J. (2009). Genetic and molecular characterization of the VRN2 loci in tetraploid wheat. *Plant Physiology*, 149(1), 245-257. <https://doi.org/10.1104/pp.108.129353>

133. Kiss, T., Balla, K., Veisz, O., Láng, L., Bedő, Z., Griffiths, S., Isaac, P., & Karsai, I. (2014). Allele frequencies in the VRN-A1, VRN-B1 and VRN-D1 vernalization response and PPD-B1 and PPD-D1 photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L). *Molecular Breeding*, 34(2), 297-310. <https://doi.org/10.1007/s11032-014-0034-2>
134. Zhmurko, V. (2020). Interaction of VRN and PPD genes in the regulation of the development of winter wheat (*Triticum aestivum* L). *Faktori Eksperimental Noi Evolucii Organizmiv*, 27, 71-76. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v27.1305>
135. Lyu, G., Jin, X., Guo, Y., Zhao, Y., Qian, Z., Wu, K., & Li, S. (2021). Advances in molecular genetics of wheat plant height. *Journal of Plant Genetic Resources*, 22(3), 571-582. <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20200927001>
136. Halloran, G. (1974). Genetic analysis of plant height in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 45(8):368-75. doi: 10.1007/BF00277678
137. Chen, S. L. (2011). *Genetic Analysis and Mapping of the Mutant Locus of a Dwarf and Compact Spike Mutant NAUH164 from Wheat Variety Sumai 3* [Master's thesis, Nanjing Agricultural University].
138. Yao, J., Ren, L., Zhang, P., Yang, X., & Zhou, M. (2011). Genetic and correlation analysis of plant height and its components in wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 31(4), 604-610.
139. Xue, F., Li, C., Chen, Y., Yan, Y., & An, Q. (2011). Genetics analysis of several quantitative characteristics of doubled haploid population in wheat. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 20(6), 80-83. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1004-1389.2011.06.018>
140. Du, X., Yan, Y., Liu, W., Gao, A., Zhang, J., Li, X., Yang, X., Che, Y., & Guo, X. (2011). Genetic analysis of several important agronomic traits in F2 generation of Mazhamai× Quality. *Journal of Triticeae Crops*, 31(4), 624-629. <https://doi.org/10.7606/j.issn.1009-1041.2011.04.008>

141. Bi, X., Shi, X., Ma, S., Han, F., Qi, J., Li, Q., Wang, Z., Zhang, G., & Niu, N. (2013). Genetic analysis of agronomic traits related to yield based on major gene plus polygene model in wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 33(4), 630-634. <https://doi.org/10.7606/j.issn.1009-1041.2013.04.002>
142. Li, F., Chang, X., Wang, Y., Song, Q., Tian, F., Sun, D. (2013). Genetic analysis of nine important agronomic traits in wheat population of recombinant inbred lines. *Journal of Triticeae Crops*, 33(1), 23-28. <https://doi.org/10.7606/j.issn.1009-1041.2013.01.005>
143. Wen, M. X., Li, D. S., Hu, F. F., Chen, C., & Qu, Z. X. (2018). Genetic model analysis on yield-related traits in wheat F2 population of Ningmai 9 x Zhenmai 168. *Journal of Triticeae Crops*, 38(4), 386-394. <https://doi.org/10.7606/j.issn.1009-1041.2018.04.02>
144. Xie, S. F., Ji, W. Q., Zhang, Y. Y., Zhang, J. J., Hu, W. G., Li, J., & Chen, C. H. (2020). Genetic effects of important yield traits analysed by mixture model of major gene plus polygene in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 46(3), 365-384. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1006.2020.91044>
145. Zhong, M., Wei, S., Gong, Y., Zhang, J., Yang Z., & Peng, Z. (2020). Genetic analysis of plant height and internode length of durum wheat ANW16G. *Journal of China West Normal University (Natural Science)*, 41(1), 35-41,64. <https://doi.org/10.16246/j.issn.1673-5072.2020.01.006>
146. Gong, Y., Wei, S., Peng, Z., Yang, Z., Zhong, M., & Zhang, J. (2021). Genetic study on plant height and its components, partial yield traits in durum wheat 'ANW16F'. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 34(2), 229-235. <https://doi.org/10.16213/j.cnki.scjas.2021.2.001>
147. Mo, Y., Vanzetti, L. S., Hale, I., Spagnolo, E. J., Guidobaldi, F., Al-Oboudi, J., Odle, N., Pearce, S., Helguera, M., & Dubcovsky, J. (2018b). Identification and characterization of Rht25, a locus on chromosome arm 6AS affecting wheat plant height, heading time, and spike development. *Theoretical and Applied Genetics*, 131(10), 2021-2035. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3130-6>

148. Divashuk, M., Vasilyev, A., Bespalova, L., & Karlov, G. (2012). Identity of the Rht-11 and Rht-B1e reduced plant height genes. *Russian Journal of Genetics*, *48*, 761-763. <https://doi.org/10.1134/S1022795412050055>
149. Yan, J., Zhang, S. (2017). Effects of dwarfing genes on water use efficiency of bread wheat. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, *4*(2), 126-134. <https://doi.org/10.15302/J-FASE-2017134>
150. Rebetzke, G., Ellis, M., Bonnett, D., Mickelson, B., Condon, A., & Richards, R. (2012). Height reduction and agronomic performance for selected gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L). *Field Crops Research*, *126*, 87-96. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.09.022>
151. Yang, Z., Liu, C., Du, Y., Chen, L., Chen, Y., & Hu, Y. (2017). Dwarfing gene Rht18 from tetraploid wheat responds to exogenous GA 3 in hexaploid wheat. *Cereal Research Communications*, *45*(1), 23-34. <https://doi.org/10.1556/0806.44.2016.050>
152. Peng, Z., Li, X., Yang, Z., & Liao, M. (2011). A new reduced height gene found in the tetraploid semi-dwarf wheat landrace Aiganfanmai. *Genetics and Molecular Research*, *10*(4), 2349-2357. <https://doi.org/10.4238/2011.October.5.5>
153. Tian, X., Wen, W., Xie, L., Fu, L., Xu, D., Fu, C., Wang, D., Chen, X., Xia, X., & Chen, Q. (2017). Molecular mapping of reduced plant height gene Rht24 in bread wheat. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 1379. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01379>
154. Cui, C., Lu, Q., Zhao, Z., Lu, S., Duan, S., Yang, Y., Qiao, Y., Chen, L., & Hu, Y. G. (2022). The fine mapping of dwarf gene Rht5 in bread wheat and its effects on plant height and main agronomic traits. *Planta*, *255*(6), 114. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03888-1>
155. Shan, D., Zhao, Z., Qiao, Y., Cui, C., Morgunov, A., Condon, A. G., Chen, L., & Hu, Y. G. (2020). GAR dwarf gene Rht14 reduced plant height and affected agronomic traits in durum wheat (*Triticum durum*). *Field Crops Research*, *248*, 107721. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107721>

156. Gai, J. Y., Zhang, Y. M., & Wang, J. K. (2003). *Genetic System of Quantitative Traits in Plants*. Science Press. Beijing, China, 2003; pp. 1–20.
157. Guo, S. Q., Song, H., Yang, Q. H., Gao, J. F., Gao, X. L., Feng, B. L., & Yang, P. (2021). Analyzing Genetic Effects for Plant Height and Panicle Traits by Means of the Mixed Inheritance Model of Major Genes Plus Polygenes in Foxtail Millet. *Scientia Agricultura Sinica*, *54*(24), 5177–5193. <https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2021.24.002>
158. Cui, Y., Lu, J., Shi, Y., Yin, X., & Zhang, Q. (2019). Genetic analysis of plant height related traits in *Ricinus communis* L. with major gene plus polygenes mixed model. *Acta Agronomica Sinica*, *45*(7), 1111–1118. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1006.2019.84127>
159. Li, Y., Hu, D., Nie, J., Huang, K., Zhang, Y., Zhang, Y., She, H., Fang, X., Ruan, R., & Yi, Z. (2018). Genetic analysis of plant height and stem diameter in common buckwheat. *Acta Agronomica Sinica*, *44*(8), 1185–1195. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1006.2018.01185>
160. Wu, Y. Q., Tang, L., Qiu, G. L., Li, R. N., Wang, W., Zhao, L., & Zhang, Y. R. (2022). Genetic Pattern Analysis of the Height Main Gene and Multigene of A Dwarf Maize. *Journal of Sichuan Agricultural University*, *40*(3), 353–361. <https://doi.org/10.16036/j.issn.1000-2650.202105012>
161. Wang, L. M., Dang, Z., Zhao, W., Li, W. J., Xie, Y. P., Qi, Y. N., & Zhang, J. P. (2022b). Genetic analysis of plant height in flax using segregating generations and recombination inbred line populations. *Journal of Plant Genetic Resources*, *23*(5), 1446–1457. <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220305001>
162. Ding, Y. G., Zhang, X. B., Quan, M., Li, F. J., Tao, R. R., Min, Z., Li, C. Y., Zhu, X. K., Guo, W. S., & Ding, J. F. (2023). Tiller fertility is critical for improving grain yield, photosynthesis, and nitrogen efficiency in wheat. *Journal of Integrative Agriculture*, *22*(7), 2054–2066. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2022.10.005>
163. Sun, J., Bie, X. M., Chu, X. L., Wang, N., Zhang, X. S., & Gao, X. Q. (2023). Genome-edited TaTFL1-5 mutation decreases tiller and spikelet

- numbers in common wheat. *Frontiers in Plant Science*, *14*, 1142779. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1142779>
164. Li, N. N., Tian, Q. Z., Pei, Y. T., Xie, L. J., Liu, G. W., & Wang, S. L. (2007). Effects of planting pattern on formation of spike and Yield component of two types of wheat. *Journal of Triticeae Crops*, *27*(3), 508-513. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1009-1041.2007.03.031>
165. Zhang, J., Wu, J., Liu, W., Lu, X., Yang, X., Gao, A., Li, X., Lu, Y., & Li, L. (2013). Genetic mapping of a fertile tiller inhibition gene, *ftin*, in wheat. *Molecular Breeding*, *31*, 441-449. <https://doi.org/10.1007/s11032-012-9801-0>
166. Xu, L. L., Yang, X. W., Zhou, S. M., Song, M., Deng, Y. X., Yang, Y. C., Guo, F. F., Fu, J. Z., & He, D. X. (2021). Occurrence and function of nodal roots belonging to infertile tillers in winter wheat (*Triticum aestivum* L). *Chinese Journal of Ecology*, *40*(11), 3650-3659.
167. Liu, P., Gao, S., Li, H. Y., Wang, Y., Yin, B. Z., Guo, J. K., & Zhen, W. C. (2023). Effects of row space reduction and plant space expansion on tillers number in wheat and its physiological mechanism. *Journal of Agricultural Science and Technology*, *25*(4), 32-44. <https://doi.org/10.13304/j.nykjdb.2023.0235>
168. Xie, Y., Long, H., Hou, Y., & Zheng, Y. (2006). Inheritance analysis of correlative characters of a oligoculm wheat line H461. *Journal of Triticeae Crops*, *26*(6), 21-23. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1009-1041.2006.06.005>
169. Zhang, Q. H., Zhang, X. K., Liu, W. H., Li, L. H., Zhang, J. P., Wu, J., Gao, A. N., Li, X. Q., & Yang, X. M. (2008). The Inheritance for Effective Tiller Emergence in Wheat. *Journal of Triticeae Crops*, *28*(4), 573-576. <https://doi.org/10.7606/j.issn.1009-1041.2008.04.133>
170. Shang, Q., Wang, Y., Tang, H., Sui, N., Zhang, X., & Wang, F. (2021). Genetic, hormonal, and environmental control of tillering in wheat. *The Crop Journal*, *9*(5), 986-991. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.03.002>

171. Kato, K., Miura, H., & Sawada, S. (2000). Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, *101*, 1114-1121. <https://doi.org/10.1007/s001220051587>
172. Spielmeier, W., & Richards, R. (2004). Comparative mapping of wheat chromosome 1AS which contains the tiller inhibition gene (tin) with rice chromosome 5S. *Theoretical and Applied Genetics*, *109*(6), 1303-1310. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1745-2>
173. Peng, Z., Yen, C., & Yang, J. (1998). Genetic control of oligo-culms in common wheat [*Triticum aestivum*]. *Wheat Information Service (Japan)*, *86*, 19-24.
174. Kuraparthy, V., Sood, S., Dhaliwal, H., Chhuneja, P., & Gill, B. S. (2007). Identification and mapping of a tiller inhibition gene (tin3) in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, *114*(2), 285-294. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0431-y>
175. Chunhao Dong, Lichao Zhang, Qiang Zhang, Yuxin Yang, Danping Li, Zhencheng Xie, Guoqing Cui, Yaoyu Chen, Lifen Wu, Zhan Li, Guoxiang Liu, Xueying Zhang, Cuimei Liu, Jinfang Chu, Guangyao Zhao, Chuan Xia, Jizeng Jia, Jiaqiang Sun, Xiuying Kong, XuLiu. (2023). Tiller Number1 encodes an ankyrin repeat protein that controls tillering in bread wheat. *Nature Communications*. *14*,836: 1-13. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36271-z>
176. Catalogue of Gene Symbols. (2023). *Komugi– Wheat Genetic Resources Database*. <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/>
177. Козуб, Н., Созінов, І., Нінієва, А., Твердохліб, О., Блюм, Я., & Богуславський, Р. (2016). Генетичне маркування забарвлення колоскових лусок у *Triticum spelta* L. var. *caeruleum* за допомогою гліадинів. *Цитологія і генетика*, *50*(3), 24-29. <https://doi.org/10.3103/S0095452716030075>
178. Li, L., Li, X. (2006). *Standard of Description and Data in Wheat Germplasm Resources*. Agriculture Press. 86 p.
179. Kozhushko, N. N. (1988). Assessment of drought tolerance of crops. In *Diagnostics of plant resistance to stress (Methodical guide)*. VIR. P. 10-25.



180. Korosov A.V. Ecological Applications of Component Analysis: A Study Guide. Petrozavodsk: Izd-vo Petrozavodskogo gos. un-ta. 1996. 152 p.
181. Атраментова, Л. О., & Утєвська, О. М. (2007). *Статистичні методи в біології*. Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна. 288 с.
182. Griffing, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences*, 9(4), 463-493. <https://doi.org/10.1071/BI9560463>
183. Wang, J. T., Zhang, Y. W., Du, Y. W., Ren, W. L., Li, H. F., Sun, W. X., Ge, C., & Zhang, Y. M. (2022a). SEA v2.0: an R software package for mixed major genes plus polygenes inheritance analysis of quantitative traits. *Acta Agronomica Sinica*, 48(6), 1416-1424. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1006.2022.14088>
184. Akaike, H. (1977). On entropy maximization principle. In P. R. Krishnaiah (Ed.), *Application of statistics*. North-Holland, Amsterdam, the Netherlands. P. 27-41)
185. Kilian, B., Ozkan, H., Deusch, O., Effgen, S., Brandolini, A., Kohl, J., Martin, W., & Salamini, F. (2007a). Independent wheat B and G genome origins in outcrossing *Aegilops* progenitor haplotypes. *Molecular Biology and Evolution*, 24(1), 217-227. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl151>
186. Purugganan, M. D., & Fuller, D. Q. (2009). The nature of selection during plant domestication. *Nature*, 457(7231), 843-848. <https://doi.org/10.1038/nature07895>
187. Wei, Y., Hu, F., Zheng, X., Shi, S., Dong, C., Wang, Y., & Li, W. (2017). The molecular mechanism of the impacts of illumination on litchi fruit coloration and anthocyanin biosynthesis. *Acta Horticulturae Sinica*, 44(7), 1363-1370. <https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2016-0717>
188. Zeven, A. (1983). The character brown ear of bread wheat: a review. *Euphytica*, 32, 299-310. <https://doi.org/10.1007/BF00021438>

## ДОДАТКИ

### ДОДАТОК А

#### СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

##### **Публікації у наукових фахових періодичних виданнях України:**

1. *НАО Фу, Атраментова Л.О.* Inheritance of traits in F<sub>1</sub> hybrids of diploid einkorn wheat of the spring crop. The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series “Biology”, 2022, 38, с. 30–34. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2022-38-3>
2. *НАО Фу, Р. Л. Бохуславський.* Inheritance of growth habit in einkorn wheat. Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. 2022, том 20, № 1–2, с. 24–30.
3. *НАО Фу.* Inheritance of spike color in einkorn wheat (*Triticum monococcum* L.). Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2022, 39, с. 6–11. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2022-39-1>

##### **Публікації у закордонних наукових фахових виданнях, які входять до міжнародних наукометричних баз Scopus або Web of Science:**

4. *НАО Фу, Р.Л. Бохуславський, Л.О. Атраментова.* Inheritance of plant height in einkorn wheat by results of segregation analysis. Turk J Field Crops. 2022, 27(2), с. 256–264. <https://doi.org/10.17557/tjfc.1177457> (**Web of Science**)

##### **Список публікацій, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:**

1. *Фу Хао, Жмурко В.В.* Генетичні механізми стійкості пшениці однозернянки до патогенних організмів. Матеріали 5-ї Міжнародної наукової конференції «Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти», присвяченої 130-річчю кафедри фізіології та біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна, Харків (Україна), 12–13 лютого 2020 р. Харків. 2020. С. 57–59
2. *Фу Хао, Рожков Р.В.* Пшениця однозернянка як культура для здорового харчування. Матеріали Підсумкової наукової конференції професорсько-

викладацького складу та здобувачів ступенів Харківського національного аграрного університету 17–18 березня 2020 року. Харків. 2020. С. 181–183

3. *Fu Hao, Lyutenko V.S., Zhmurko V.V., Boguslavsky R.L.* Phenotyping of the Einkorn wheat gene pool accessions based on multivariate analysis. Матеріали міжнародної наукової конференції "Current problems of plant physiology and genetics", dedicated to the 75th anniversary of the Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine. P. 55–57

4. *Фу Хао.* Успадкування ламкості та забарвлення колоса у гібридів F<sub>1</sub> пшениці однозернянки. Міжнародна наукова інтернет конференція молодих вчених «Актуальні проблеми рослинництва в умовах зміни клімату», 26–27 жовтня 2022. С. 102–104

5. *Fu Hao.* Water-holding capacity of the leaves and ears of the einkorn. 15-а міжнародна конференція молодих учених з біології “Біологія — від молекули до біосфери”, організована біологічним факультетом Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна і науковим товариством Харківського університету 24–26 лютого 2021 року

6. *Фу Хао.* Диференціація однозернянок за водоутримувальною здатністю. Об’єднана XV і XVI міжнародна наукова конференція “Фактори експериментальної еволюції організмів”. 20–25 вересня 2021 р. Кам’янець-Подільський, Хмельницька обл., Україна

### **Документи, що засвідчують практичне значення матеріалів дисертації**

#### **(Додаток Б)**

1. Свідоцтво про реєстрацію зразка генофонду рослин в Україні № 2499 від 12.01.2024 р. Пшениця однозернянка, місцевий сорт Гваца Зандурі.

2. Свідоцтво про реєстрацію зразка генофонду рослин в Україні № 2500 від 12.01.2024 р. Пшениця Сінської, місцева форма UA0300224.

## ДОДАТОК Б

# СВІДОЦТВА ПРО РЕЄСТРАЦІЮ ЗРАЗКІВ ГЕНОФОНДУ ОДНОЗЕРНЯНКИ

УКРАЇНА



# С В І Д О Ц Т В О

**про реєстрацію зразка  
генофонду рослин в Україні**

№ 2499

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду

пшениці однозернянки місцевий сорт Тваца Зандурі,

zareestrovaniy pid nomerom Natsionalnogo kataloga UA0300222

Поєднання довжини колоса 7,3 см, кількості колосків у колосі 32 шт., зернин у колосі 38 шт., продуктивної куцистості 6 ст./росл. зі стійкістю до борошнистої роси 9 б., бурої іржі 9 б., септоріозу 9 б., посухостійкістю 8 б при врожайності 290 г/м<sup>2</sup>. Колос білий опушений, остюки чорні.

Колекціонери: Богуславський Р.А., Фу Хао, Швердохліб О.В.

Заявник: Інститут рослинництва імені В.Я. Юр'єва НААН,  
Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна,  
Харківський національний педагогічний університет  
імені Г.С. Сковороди

Запит № 005099 від 10.04.2023

Дата видавання свідоцтва 12.01.2024

Керівник Національного центру  
генетичних ресурсів рослин України

  
**В.К. Рябчун**







УКРАЇНА



# С В І Д О Ц Т В О

про реєстрацію зразка  
генофонду рослин в Україні

№ 2500

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду

пшениці Сінської

місцева форма,

zareestrovaniy pid nomerom Natsionalnoho kataloga UA0300224

Поєднання легкості обмолоту 7 б., маси 1000 зернин 36,9 шт. зі стійкістю до борошнистої роси 9 б., бурої іржі 9 б., септоріозу 7 б., посухостійкістю 6 б при врожайності 245 г/м<sup>2</sup>. Колос білий щільний 42 кол./10 см довжини колоса.

Колекціонери Богуславський Р.А., Фу Хао, Швердохліб О.В.

Заявник: Інститут рослинництва імені В.Я. Юр'єва НААН,

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна,

Харківський національний педагогічний університет

імені Г.С. Сковороди

Запит № 005100 від 10.04.2023

Дата видавання свідоцтва 12.01.2024

Керівник Національного центру  
генетичних ресурсів рослин України



*В.К. Рябчун*





## ДОДАТОК В

### Етапи польових досліджень



Рис 1. Посів дослідних ділянок навесні



Рис 2. Гібридизація однозернянок



Рис 3. Колосся материнської форми в індивідуальних ізоляторах

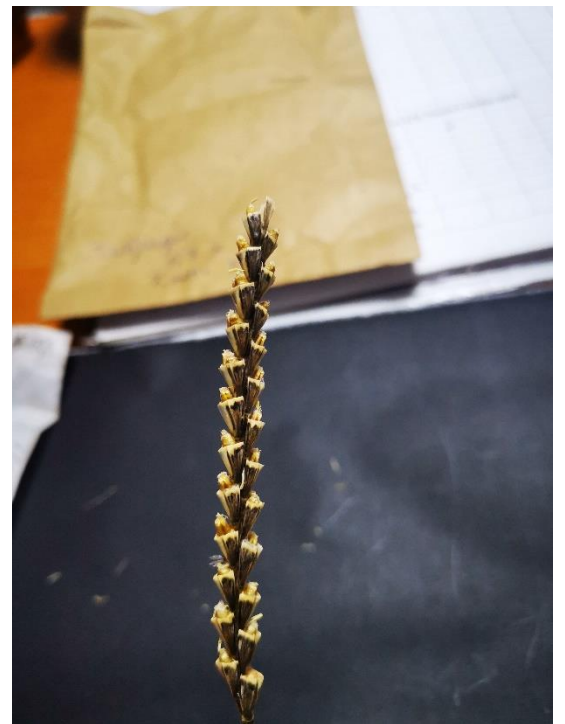


Рис 4. Гібридні зернівки, що зав'язались від схрещування між зразками однозернянки ♀UA0300311 (чорноколосий) та ♂UA0300282 (білоколосий)





Рис 5. Підготовка матеріалу для осінньої сівби



Рис 6. Осіння сівба

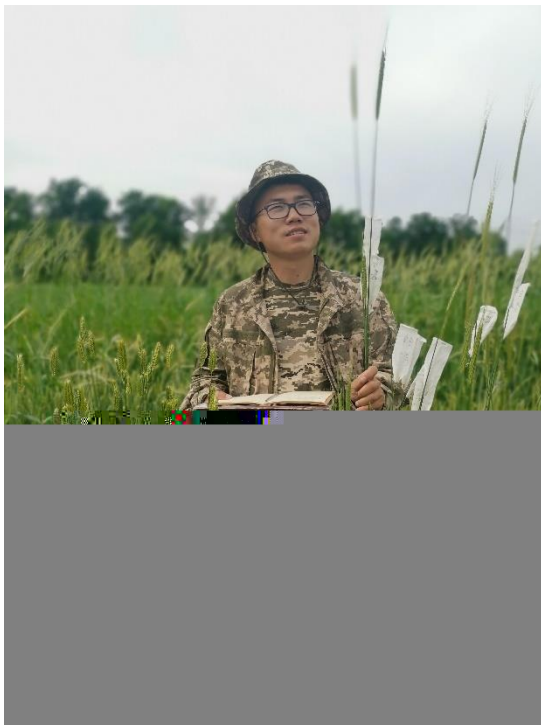


Рис 7. Гетерозис за висотою рослини в  $F_1$

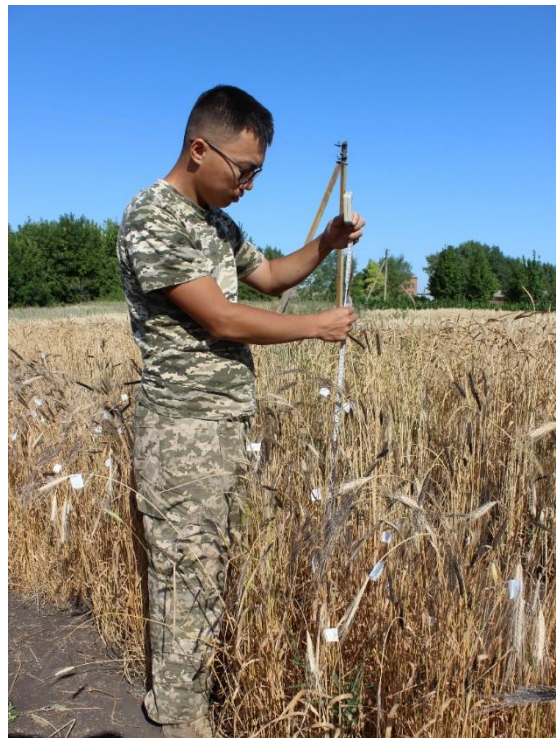


Рис 8. Вимірювання висоти рослини у гібридів  $F_2$





Рис 9. Дослідне поле



Рис 10. Розщеплення гібридів однозернянки за типом розвитку



Рис 11. Ділянки дикої однозернянки, підготовлені для запобігання осипанню колосів



Рис 12. Польові спостереження



Рис 13. Збирання достиглого колосся



Рис 14. Аналіз  $F_2$  гібридів між зразками A0300311(чорноколосий) та UA0300282 (білоколосий)



Онлайн сервіс створення та перевірки кваліфікованого та удосконаленого електронного підпису

**ПРОТОКОЛ**  
створення та перевірки кваліфікованого та удосконаленого електронного підпису

Дата та час: 15:05:09 04.04.2024

Назва файлу з підписом: Fu Nao\_diss..docx.asice  
Розмір файлу з підписом: 22.5 МБ

Перевірені файли:  
Назва файлу без підпису: Fu Nao\_diss..docx  
Розмір файлу без підпису: 22.7 МБ

Результат перевірки підпису: Підпис створено та перевірено успішно. Цілісність даних підтверджено

Підписувач: ФУ ХАО  
П.І.Б.: ФУ ХАО  
Країна: Україна  
РНОКПП: 800301950  
Організація (установа): ФІЗИЧНА ОСОБА  
Час підпису (підтверджено кваліфікованою позначкою часу для підпису від Надавача): 15:05:04 04.04.2024  
Сертифікат виданий: КНЕДП АЦСК АТ КБ "ПРИВАТБАНК"  
Серійний номер: 5E984D526F82F38F04000000E1F846018340CC04  
Алгоритм підпису: ДСТУ 4145  
Тип підпису: Удосконалений  
Тип контейнера: Підпис та дані в архіві (розширений) (ASiC-E)  
Формат підпису: З повними даними для перевірки (XAdES-B-LT)  
Сертифікат: Кваліфікований

Версія від: 2024.03.14 13:00