

ФІЛОГЕНЕТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ КУЛЬТИВОВАНИХ В УКРАЇНІ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ *CUCUMIS* L.

А.І. ОПАЛКО, А.Д. ЧЕРНЕНКО, О.А. ОПАЛКО,
кандидати сільськогосподарських наук

У рамках ретроспективного дискурсу узагальнено інформацію щодо філогенетичної реконструкції роду *Cucumis* L. Наведено дані про хромосомні числа і географічне походження культивованих в Україні представників роду *Cucumis* та їхніх найближчих родичів з родини *Cucurbitaceae* Juss. Обговорено дискусійні питання системи роду *Cucumis* з класичних і молекулярно-генетичних позицій.

Цінність представників роду *Cucumis* L. для вітчизняного овочівництва та певні проблеми щодо їхньої класифікації, насамперед дині й огірка, спонукали до активного пошуку способів удосконалення системи роду і встановлення філогенетичних зв'язків між культивованими і дикорослими видами.

Рід *Cucumis* належить до родини *Cucurbitaceae* Juss. У 18 сторіччі Карлом Ліннеєм було описано п'ять видів *Cucurbita* [26] та сім видів *Cucumis* [27]. Через сторіччя кількість описаних видів *Cucumis* зросла ненабагато — Карл Ноден нарахував їх лише 13 [29], а на початку нинішнього сторіччя Джін-Фенг Чен зі співавторами повідомив про 34 види цього роду [19]. Нині в родині *Cucurbitaceae* об'єднано приблизно 120 родів і 820 видів [40], що поширені в тропічних і субтропічних районах земної кулі [1–3, 8, 11, 32–34]. Тобто, в середньому на один рід припадає близько семи видів, однак насправді окремі роди *Cucurbitaceae* не однакові ні за кількістю видів, ані за господарчим значенням. Дві гілки роду *Cucumis*, огірок — *C. sativus* L. ($2n=14$) та диня — *C. melo* L. ($2n=24$) набули в культурі переважного розвитку [5, 11, 12] і не потребують докладного обговорення своєї господарчої цінності.

Крім роду *Cucumis* промислове значення мають представники ще двох родів *Cucurbitaceae*: *Citrullus* Forsk., до якого належить *C. lanatus* (Thunb.) Mats. et Nakai ($2n=22$) — кавун та *Cucurbita* L., рід, що об'єднує кілька культивованих в Україні видів — гарбуз великоплідний — *C. maxima* Duch. ($2n=40$), гарбуз мускатний — *C. moschata* Duch. ($2n=40$), а також гарбуз звичайний, або твердокорий — *C. pepo* L. ($2n=40$) з різновидами: звичайний — var. *citrulina* Filov, кабачок — var. *giraumontia* Filov, патисон — var. *patisson* Filov та крукнек — var. *crucnec* Filov. [8, 13]. Усі вони досить відомі і споживаються у різноманітних стравах української кухні і кухні народів світу.

У південних і південно-західних регіонах України можна натрапити ще на двох представників *Cucurbitaceae* — люфу (два види) і лагенарію, які у вітчизняному промисловому овочівництві не використовуються [8]. У соматичних клітинах обох видів люфи — єгипетська (*Luffa aegyptiaca* P. Mill., яка відома ще й під синонімічною назвою *L. cylindrica* (L.) M. Roem.), і *L. acutangula* (L.) Roxb. — нараховується однакове число хромосом ($2n=26$). З їхніх плодів виготовляють мочалки. Молоді плоди люфи їстівні. Їх традиційно споживають у Китаї, Індонезії, Філіппінах; своїх цінителів люфа має у Закавказзі, а японські кулінари занесли люфу до списку 15 продуктів довгожителів. Зі стиглих плодів лагенарії, яка представлена в Україні лише одним видом *Lagenaria siceraria* (Mol.) Standl. ($2n=22$) роблять пляшки та інший посуд. Відомі їстівні форми

лагенарії, молоді плоди яких використовують як кабачки чи гарбузи [8, 40]. *Lagenaria* очевидно походить з Африки [16], адже саме в Африці та на Мадагаскарі спостерігають найбільше її різноманіття.

Нині на овочевий ринок України стали завозити з Центральної Америки й Ізраїлю плоди ще одного представника роду *Cucumis*, ківано — *C. metuliferus* E. Mey. ex Naud. Вони нагадують невеликі помаранчеві дині завдовжки 10–15 см з «шипамми», що надають їм схожості з середньовічною зброєю (рис. 1). М'якоть ківано зелена й містить багато білих насінин завдовжки 5–10 мм. На нестиглих плодах біля шипів добре видно крапчастий біло-зелений рисунок [28]. Зелена м'якоть з насінням має досить своєрідний огірково-гарбузово-банановий смак. Окремі городники-аматори успішно вирощують ківано в Україні, використовують у салатах, консервують. Сік ківано гомеопати рекомендують при серцевих болях як природний аналог «Корвалолу».

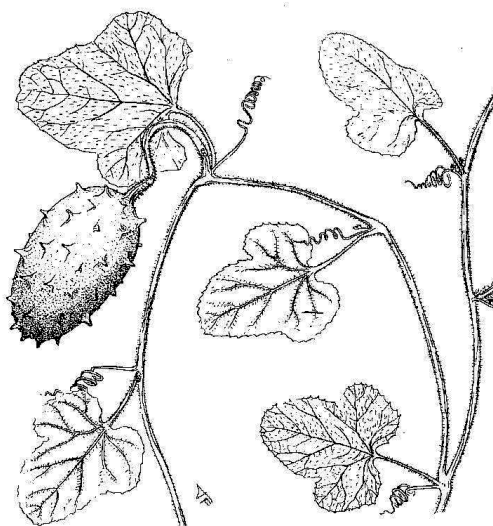


Рис. 1. Ківано – *Cucumis metuliferus* E. Mey. ex Naud.

Вітчизняні гурмани залюбки ласують плодами фіцефалії, яку ще називають гарбуз фіголистий — *Cucurbita ficifolia* Vouche або *C. melanosperma* Al. Braun ($2n=40$). М'якоть плодів фіцефалії дуже соковита й придатна для приготування чудових салатів, які можуть прикрасити будь-який святковий стіл. З неї варять супи, тушкують, смажать ніжні й смачні оладки. Ця стародавня мезофітна багаторічна рослина родини гарбузових у нас вирощується як однорічник, походить з Південної та Центральної Америки, насамперед, гірських районів Мексики, Чилі й Аргентини [16], хоча Карл Ноден був схильний вважати *C. ficifolia* виходцем з південної Азії зважаючи на побутову назву (Сіамський гарбуз) цієї завезеної в Європу у 18 сторіччі рослини [29].

Пошук джерел і, особливо, донорів дефіцитних ознак антропоадаптивного комплексу [7] слід назвати однією з головних проблем, які доводиться розв'язувати при застосуванні селекційно-генетичних методів удосконалення рослин, в тім числі культивованих представників *Cucumis*. Як слушно вказував М.І. Вавилов [2, 3], такий пошук найбільш ефективний за умови достатньої поінформованості селекціонера щодо походження поліпшованої рослини і її зв'язків з дикорослими родичами.

Методика досліджень. Зважаючи на важливість проблеми вихідного матеріалу для селекції та беручи до уваги дані, отримані внаслідок аналізу результатів експериментальних і теоретичних досліджень, виконаних у різних країнах світу впродовж тривалого історичного періоду науковцями різних наукових шкіл [2, 10, 12, 15–20, 31–26, 39, 40], зроблено спробу узагальнення доступної інформації. При цьому було застосовано метод групової вибірки, що дало змогу відвіяти сумнівні публікації, застосувавши критерії цитування у фахових рецензованих виданнях та надаючи перевагу дослідженням, що виконуються за міжнародними програмами.

Результати досліджень. У селекції культивованих рослин масового споживання, гетерозисні гібриди яких в останні десятиріччя все активніше витісняють не лише сорти-популяції перехреснозапилюваних, а й лінійні сорти самозапилюваних культур, прогресує тенденція збіднення вихідного матеріалу, що намітилась ще у середині минулого сторіччя [6, 7, 9]. Річ у тім, що серед біологічних явищ, використання яких у селекції сільськогосподарських культур дає змогу за найкоротші строки значною мірою підвищувати їхню продуктивність, гетерозис нині вийшов на перше місце.

Користуючись класичними методами селекції новий сорт можна отримати за 10–15 років, тоді як гетерозисний гібрид, за сприятливих обставин, можна створити значно швидше. Більше того, насіння гетерозисних гібридів виробник рослинницької продукції змушений купувати щорічно, що робить роботу селекціонера, який виводить гетерозисні гібриди і виробляє їхнє насіння, більш прибутковою, порівняно з селекціонером, що працює класичними методами пошуку і створення вихідного матеріалу, індукування мінливості, добору в отриманих популяціях тощо. Тому в селекційних установах гетерозисної селекції все частіше використовують відомий багаторазово перевірений матеріал, в тім числі кращі прості міжлінійні гібриди, для схрещування його у нових комбінаціях і швидкого продукування на насінневий ринок нових гетерозисних гібридів. Наразі такий підхід ще приносить успіх, однак невдовзі всі можливі комбінації, що забезпечують гетерозисний ефект, будуть використані і для подальшого збільшення врожайності і якості врожаю доведеться шукати нові компоненти гетерозисних гібридів, насамперед джерела й донори ознак антропоадаптивності. Це вже актуально для кукурудзи, історія гетерозисної селекції котрої перетнула сторічну межу і в генотипах гетерозисних гібридів якої перетасовуються відомі генні комплекси, а донедавна багате південно- й центральноамериканське внутрішньовидове різноманіття здається втрачене безповоротно.

Отже, існуюче природне різноманіття, що невпинно скорочується, вичерпне, як і вичерпні рекомбінантні можливості існуючих сортів і ліній створених людиною в процесі одомашнення і працею тисяч селекціонерів історичного періоду. Тому вченим-біологам — і ботанікам, і генетикам, і молекулярним біологам — слід готувати теоретичну базу для забезпечення селекційного процесу принципово новим вихідним матеріалом, використовуючи не лише внутрішньовидове різноманіття, а й залучаючи гени більш-менш віддалених дикорослих родичів. Це мають бути підтримані на державному рівні фундаментальні дослідження розраховані на перспективу, а не на миттєвий ефект, якого очікують інвестори від прикладних досліджень.

З-поміж вирішальних передумов успішного ведення селекції будь-якої рослини, в тім числі представників роду *Cucumis*, слід назвати встановлення географічного походження і особливостей філогенетичних зв'язків на міжвидовому і міжродовому рівнях. Аналіз географічного походження окремих представників *Cucurbitaceae* і їхнього числа хромосом (табл. 1) свідчить про складну історію виникнення предкових форм цієї родини і не менш складну історію їхнього розселення.

Рід *Cucumis* L. досить поліморфний і нині налічує близько 50 одно- й багаторічних видів, які різняться між собою за типами статевої диференціації, проявом статі та кількістю хромосом (табл. 2). Дискусії щодо географічного походження огірка і дині були пов'язані з територією південно-східної Азії та Африки. Більшість дослідників, посилаючись на велику кількість дикорослих африканських видів, донедавна вважали, що диня виникла в Африці, тоді як батьківщиною огірків є Непал та північні райони Індії, оскільки дикорослі огірки й нині ростуть в Індії, а багато споріднених видів роду *Cucumis* поширені в Східних Гімалаях [2–4, 11–13].

1. Хромосомні числа і географічне походження гарбузових

Латинська назва	Господарча назва	Число хромосом (2n)	Походження
<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Mat. et Nak.	кавун	22	Африка, Індія
<i>Cucurbita ficifolia</i> Bouché.	фіцефалія (гарбуз фіголистий)	40	Мексика, Центральна й Південна Америка
<i>Cucumis melo</i> L.	диня	24	Індія
<i>Cucumis metuliferus</i> E. Mey. ex Naud.	ківано	24	Африка
<i>Cucumis sativus</i> L.	огірок	14	Індія
<i>Cucurbita maxima</i> Duch.	гарбуз великоплідний	40	Південна Африка
<i>Cucurbita moschata</i> (Duch. ex. Lam.) Duch. ex Poir.	гарбуз мускатний	40	Мексика, Південна Америка
<i>Cucurbita pepo</i> L.	гарбуз звичайний	40	Північна й Центральна Америка
<i>Lagenaria siceraria</i> (Mol.) Standl.	лагенарія	22	Африка
<i>Luffa acutangula</i> (L.) Roxb.	люфа гостроребриста	26	Індія
<i>Luffa aegyptiaca</i> P. Mill.	люфа єгипетська	26	Індія

2. Найбільш поширені види роду *Cucumis* L. і їх коротка характеристика

Вид	Життєвий цикл	Переважний тип прояву статі	Число хромосом (2n)
<i>Cucumis anguria</i> L.	однорічний	однодомність	24
<i>Cucumis dipsaceus</i> C.G. Ehrenb. ex Spach	однорічний	однодомність	24
<i>Cucumis ficifolius</i> A. Rich.	багаторічний	однодомність	24, 48
<i>Cucumis heptadactylus</i> Naud.	однорічний	дводомність	48
<i>Cucumis melo</i> L.	однорічний	андромоноєція	24
<i>Cucumis metuliferus</i> E. Mey. ex Naud.	однорічний	однодомність	24
<i>Cucumis myriocarpus</i> E. Mey. ex Naud.	однорічний	однодомність	24
<i>Cucumis prophetarum</i> L.	багаторічний	однодомність	24, 48
<i>Cucumis sativus</i> L.	однорічний	однодомність	14

Суттєві відмінності щодо прояву морфологічних і господарчо-цінних ознак у представників *Cucurbitaceae*, насамперед культивованих, були підставою для дискусій щодо не лише видової, а й родової приналежності окремих із них. Так відомий дослідник родини *Cucurbitaceae* К.І. Пангало [10] намагався відновити доліннеївський вид *Melo* Adans. При цьому він запропонував 15 видів роду *Melo* згрупувати у чотири секції:

1. Sect. Archimelon — стародавні дині Індії;
2. Sect. Bubalion — дикорослі бур'яноподібні дині;

3. Sect. *Melonoides* — східноазійські дині з Китаю;

4. Sect. *Eumelon* — справжні, культивовані дині Середньої і Малої Азії та Європи.

Система К.І. Пангало широко обговорювалась у другій половині минулого сторіччя, однак була спростована досить аргументованими запереченнями О.І. Філова [13], котрий дотримувався близьких до сучасних поглядів на систематику й походження дині. Зважаючи на те, що у 1990-х роках відновились спроби виправдати поділ роду *Cucumis* на два роди *Cucumis* L. і *Melo* Mill., посиляючись на дані ембріології й біології квітки, а також те, що культивовані й напівкультурні представники віртуального роду *Melo* філогенетично більш «просунуті» порівняно з таксонами *Cucumis* [15], дослідження, із застосуванням сучасних ДНК-технологій заслуговують на окремий аналіз.

Вивчення ДНК-послідовностей пластид і ядерних маркерів знайдених в Азії, Африці та Австралії представників роду *Cucumis* довело азіяське походження дині й огірка [35, 39]. При цьому встановлено, що диня й огірок мають багато раніше недооцінених на рівні видів родичів в Австралії і в усьому Індійському океані [35]. Найближчим родичем сучасного огірка виявився поширений в Південно-Східній Азії вид *C. hystrix* Chakr. ($2n=24$). Цей дикорослий вид, хоча й відокремився від огірка близько 4,6 млн. років тому і відрізняється за числом хромосом, виявився спроможним схрещуватись з *C. sativus* ($2n=14$). Саме наявність дикорослого 24-хромосомного азіяського огірка *C. hystrix* у зв'язку з його морфологічними та біохімічними характеристиками, аналогічними *C. sativus* та хромосомне число ($2n=24$), рівне дині, дають підстави вважати *C. hystrix* містком між культивованими динею й огірком [35].

У соматичних клітинах гібридних рослин отриманих від схрещування дикорослого огірка з культивованими містилось по 19 хромосом, 12 з яких від *C. hystrix* і 7 від *C. sativus*, тобто гаплоїдне число схрещених видів. Гібриди F_1 , як і всі інші справжні міжтаксонні гібриди, отримані від схрещування неспоріднених генотипів, були стерильні, однак виконане на ембріональному рівні подвоєння числа хромосом забезпечило відновлення плідності потомства (від часткової до майже повної) [18, 20]. Штучний добір в отриманій поліплоїдній популяції дав змогу виділити амфідиплоїдні рослини ($2n=38$), що регулярно формували фертильні квітки і плоди з життєздатним насінням. Амфідиплоїд був класифікований як штучно створений гібридний вид *C. hytivus* Chen et Kirkbr. [17]. Хоча в мейозі амфідиплоїда спостерігається підвищена частота хромосомних аномалій, таких як кон'югація тривалентами, відстаючі хромосоми, неправильна орієнтація веретена поділу тощо, однак наявність хіазм між гомеологічними хромосомами схрещених видів дає підстави сподіватись на можливість інтрогресії генів *C. hystrix* у геном *C. sativus* [18, 19].

Показово, що дикорослий *C. hystrix* схожий за морфологічними ознаками і біохімічним складом на культивований огірок *C. sativus* водночас має число хромосом ($2n=24$) — як диня *C. melo*. Тому створення нового синтетичного виду *C. hytivus* виявилось корисним не тільки як посередник для перенесення бажаних ознак від *C. hystrix* в огірок (насамперед стійкості проти пероноспорозу й фузаріозу), а також для поглибленого вивчення генетичного споріднення між динею й огірком [18, 35].

У серії бекросів синтезованого виду *C. hytivus* з кращими сортами огірка Джін-Фенг Чен зі співавторами отримав господарчо-цінні алотриплоїди. У зв'язку з тим, що амфідиплоїд було використано як материнський родитель, а різні сорти огірка за батьківські, алотриплоїдні рослини отримали по два огіркових гаплоїдні набори і одному гаплоїдному набору хромосом від *C. hystrix*. Алотриплоїди характеризувались

рядом господарчо-цінних ознак, таких як гетерозис з плодоношення, толерантність щодо дефіциту освітлення та зниження температури повітря і ґрунту, а також мали вищу поживну цінність плодів [18]. Наразі новий алотриплоїдний гібрид не може бути впроваджений в овочеve виробництво лише через відсутність рентабельної технології насінництва.

Донедавна співіснували дві гіпотези, що пояснювали відмінність хромосомних наборів таких генетично близьких видів як огірок і диня. Принципова різниця між ними полягає у первинності походження хромосом цих видів. Гаплоїдне число $n=7$ огірка могло збільшитись в процесі еволюції (чи підсвідомої селекції) до $n=12$ дині внаслідок фрагментації окремих огіркових хромосом. Однак більш ймовірний протилежний перебіг подій, за яким гаплоїдне число огірка сформувалось внаслідок злиття окремих хромосом дині та/або втрати котроїсь із них. На користь гіпотези злиття свідчать особливості видоутворення й одомашнення представників роду *Cucumis*. Як з'ясувалося в ході роботи над міжнародним проектом ICuGI (International cucurbit genomics initiative), за яким було проаналізовано рослинний матеріал зібраний в ареалах роду *Cucumis* (рис. 2), огірковий геном нараховує 350 мільйонів пар основ ДНК, а п'ять із семи хромосом огірка виникли з десяти хромосом спільних предків огірка з динею [35]. Йдеться про 1, 2, 3, 5, і 6 хромосоми огірка, які виявились колінеарними хромосомам дині — 2 і 12, 3 і 5, 4 і 6, 9 і 10 та 8 і 11 відповідно. Так, у 1-й хромосомі огірка багато аналогів генів з 2-ої і 12-ої хромосом дині, у 2-й хромосомі огірка — з 3-ої і 5-ої, відповідно у 3-й — з 4-ої і 6-ої, у 5-й — з 9-ої і 10-ої, а у 6-й — з 8-ої й 11-ої. Гени 4-ої хромосоми огірка мають багато аналогів у 7-й хромосомі дині, а гени 7-ої хромосоми огірка — у 1-й хромосомі дині. Щоправда 3-я хромосома дині декілька генів передала не лише 2-й, а й 6-й хромосомі огірка, однак це не вносить суттєвих змін до загальної картини спорідненості хромосом цих двох видів. Таким чином, генетична схожість геномів огірка й дині виявилася 95-відсотковою. Питання несхрещуваності дині з огірком мабуть можна пояснювати саме тим, що гомологічні ділянки в хромосомах огірка та дині майже відсутні, адже лінійний порядок аналогічних генів в обох видах зовсім різний.

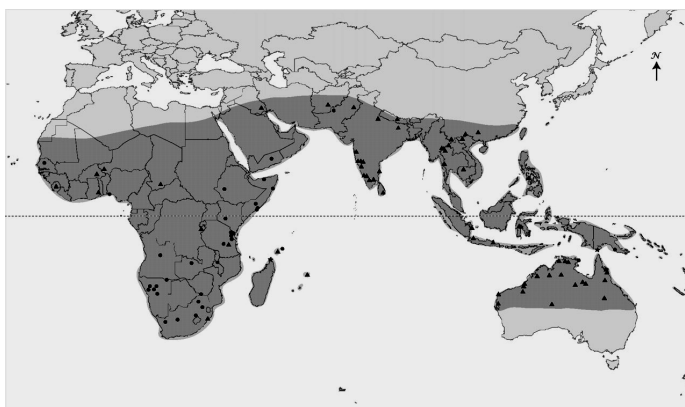


Рис. 2. Природно-географічний ареал роду *Cucumis* (темний фон) та географічного походження рослинного матеріалу (за P. Sebastian et al., 2010)*

* трикутничками позначено азійсько-австралійські монофілетичні види огірка та дині;
— кружечками — африканські сорти; — зірочками — зразки зовнішньої групи.

Найближчим родичем дині виявився австралійський вид *C. picrocarpus* F. Muell., близькість з яким спонукала деяких дослідників об'єднати цей вид з *C. melo*, а його латинську назву занести до списку синонімів, однак зазначені види морфологічно й генетично різняться, що дає підстави вважати їх окремими видами, хоча й монофілетичними (що походять від спільного предка). Нині вважають, що сучасна диня відокремилась від свого австралійського родича близько 3 млн. років тому, а обидва розійшлися від інших азійських і австралійських видів близько 10 млн. років тому. Приблизно 12 млн. років тому африкано-аравійська платформа приєдналась до азійської плити, утворився перешийок, яким багато видів, у тому числі й хребетні тварини, помандрували з Євразії до Африки і навпаки. Тоді ж відбулося переселення багатьох африканських і азійсько-австралійських рослин з наступними зрозумілими відмінностями в еволюції і специфікою одомашнення [21, 22].

Огірок окультурено в Індії приблизно 3–4 тисячі років тому. Поступово він поширився в Південно-Східних Гімалаях утворивши азійську групу роду *Cucumis* [11, 24]. Його плоди споживали стародавні єгиптяни, греки й римляни [29, 30]. В Європу огірок потрапив через Грецію й Італію, дещо пізніше в Китай. Писемні свідчення підтверджують вирощування огірка у Франції в 9-му, а в Англії — у 14-му сторіччі. У Північну Америку окультурений огірок поширився з Півдня вже до середини 16-го сторіччя внаслідок розмноження насіння завезеного ще Х. Колумбом. На думку В.А. Кравченка зі співавторами [5] на терени сучасної України огірок потрапив через Візантію. Однак археологи знайшли насіння дині, а можливо огірка (за викопними рештками його важко розрізнити), при розкопках Херсонесу Таврійського у культурному шарі IV–II ст. до н.е.

Диня, як і решта 24-хромосомних видів роду *Cucumis*, переважно поширена в більшій частині Африки, а також від Близького Сходу до Пакистану та Південної Аравії. Археологічні дані засвідчують, що диня культивувалась на території сучасного Ірану ще 5000 років тому. Крім того Індія, Іран, Афганістан і Китай залишаються дотепер як райони найбільшого генетичного різноманіття дині. М.І. Вавилов [2] ще на початку минулого сторіччя пов'язував походження дині з регіонами Передньої Азії (внутрішня Мала Азія, Закавказзя, Іран і гірський Туркменістан), де зосереджено все світове різноманіття дині. Південно-Західну Індію, Афганістан, Таджикистан і Західний Тянь-Шань М.І. Вавилов вважав осередком вторинного її генетичного різноманіття.

Тож, зважаючи на розбіжності у часі окультурення огірка й дині, дотичні осередки їхнього генетичного різноманіття та беручи до уваги сучасні дані аналізу ДНК-последовностей пластид і ядерних маркерів, хромосомний набір огірка мабуть утворився внаслідок редукції хромосомного набору спільного з динею предка.

Серед питань, що стосуються аналізу генетичної спорідненості чи відмінності будь-яких видів рослинного чи тваринного світу, важливе значення має морфологія хромосом, як центромерний морфотип, так і наявність сателітів. У більшості випадків хромосома складається з двох хроматид, які розміщені одна поряд з другою і з'єднані первинною перетяжкою, що здебільшого ділить хромосому на два плеча [1]. На первинній перетяжці розташована центромера, з обох сторін якої містяться кінетохори, що сприяють розходженню хроматид і перетворенню їх на сестринські хромосоми під час анафази мітозу та/або другого поділу мейозу, а також розходженню гомологічних хромосом, з яких формуються біваленти під час першого поділу мейозу. На деяких хромосомах є вторинні перетяжки, місце розташування яких неоднакове у хромосомах

різних видів, однак їхня відносна стабільність може використовуватись як видова ознака. Вторинна перетяжка з'єднує хромосому зі супутником або сателітом [1]. Морфологічний тип хромосоми класифікують за місцем розташування центромери. Спочатку виділяли шість центромерних морфотипів. До першого типу (*M*) відносили рівноплечі хромосоми з кінетохором розташованим посередині хромосоми, тоді як до другого (*T*) — одноплечі хромосоми з кінетохором на кінці. Відповідно тип *m* називали медіальним, *sm* — субмедіальним, *st* — субтермінальним, а *t* — термінальним [25]. Однак така детальна класифікація виявилась недосить зручною. Різні рівні спіралізації хромосом утруднювали диференціювання хромосом між типами *M* та *m*, а також *T* та *t*. Згадані труднощі спонукали до вдосконалення класифікації, яка після декількох модифікацій набула сучасного змісту [23, 37, 38]. Нині виділяють тільки чотири центромерні морфотипи: *M* — метацентрична хромосома, співвідношення довжини довшого плеча хромосоми до коротшого становить 1,00–1,49; *SM* — субметацентрична зі співвідношенням 1,50–2,99; *A* — акроцентрична зі співвідношенням понад 3,00 і *T* — телоцентрична одноплеча хромосома.

Цитологічні дослідження виконані у метафазі першого поділу мейозу дині показали, що всі її хромосоми двоплечі з невеликою різницею у розмірах плечей (табл. 3). Тобто центромера розташована приблизно посередині хромосоми. До метацентричних хромосом, у котрих різниця між довжиною плечей не перевищує 49%, належать 1, 6 і 8–12 хромосоми, решта — субметацентричні.

3. Морфологія метафазних хромосом дині — *C. melo* ($2n=24$)

Номер хромосоми	Довжина хромосоми (μm)	Співвідношення довжин плечей хромосоми (довше/коротше)	Морфологічний тип хромосоми
1	0,91+0,64=1,55	1,42	метацентрична
2	0,84+0,47=1,31	1,79	субметацентрична
3	0,78+0,49=1,27	1,59	субметацентрична
4	0,75+0,48=1,23	1,56	субметацентрична
5	0,73+0,47=1,20	1,55	субметацентрична
6	0,69+0,47=1,16	1,47	метацентрична
7	0,71+0,45=1,16	1,58	субметацентрична
8	0,66+0,45=1,11	1,47	метацентрична
9	0,55+0,51=1,02	1,08	метацентрична
10	0,49+0,49=0,98	1,00	метацентрична
11	0,51+0,47=0,98	1,09	метацентрична
12	0,49+0,42=0,91	1,17	метацентрична

Мікрофотографія метафазного ядра в мітозі [14] показує, що хромосоми дині досить схожі за розмірами між собою (рис. 3).

Рис. 3. Набір соматичних хромосом *C. melo* (за А. Afify, 1944)



Вимірювання хромосом огірка у стадії пахітени першого поділу мейозу засвідчило, що всі вони двоплечі і характеризуються невеликою різницею у розмірах плечей. До субметацентричних належать друга і сьома хромосоми, решта – до метацентричних (табл. 4).

4. Морфологія пахітених хромосом огірка — *C. sativus* (2n= 14)

Номер хромосоми	Довжина хромосоми (µm)	Співвідношення довжини плечей хромосоми (довше/коротше)	Морфологічний тип хромосоми
1	59,00+48,31=107,31	1,22	метацентрична
2	70,90+31,97=102,87	2,22	субметацентрична
3	68,66+60,42=129,08	1,14	метацентрична
4	59,76+42,30=102,06	1,41	метацентрична
5	55,50+39,47=94,97	1,41	метацентрична
6	62,53+47,46=109,99	1,32	метацентрична
7	49,68+23,49=73,17	2,11	субметацентрична

Як і у дині, мікрофотографія метафазного ядра в мітозі огірка показує [14], що його хромосоми мало різняться між собою за розмірами й морфологією (рис. 4).

Рис. 4. Набір соматичних хромосом *C. sativus* (за А. Afify, 1944)



Слід застерегти від спрощеного сприймання емпіричних результатів вимірювання хромосом. Усі матеріали, що стосуються довжин окремих хромосом, а також співвідношення довжин їхніх плечей (меншою мірою), досить умовні і можуть характеризувати лише відносні відмінності у розмірах окремих хромосом, на кшталт висновку, що третя хромосома огірка довша, ніж сьома. Щодо абсолютних величин, то вони можуть бути різними залежно від рівня спіралізації, фази клітинного поділу, генотипу, віку клітини (насамперед кількості попередніх мітозів) і багатьох інших чинників. Наближеним до істини критерієм може бути кількість нуклеотидів, однак і вона залежить від кількості попередніх мітозів, зменшуючись після кожного, та багатьох інших чинників, більшість з яких мало залежить від експериментатора.

Висновок. Результати виконаних вченими різних країн філогенетичних і молекулярно-генетичних досліджень дали змогу уточнити географічне походження культивованих в Україні представників роду *Cucumis*, а також їхніх родичів з родини *Cucurbitaceae*. Більшість хромосом огірка виявились колінеарними хромосомам дині, що підтверджує філогенетичну близькість *C. sativus* і *C. melo* та приналежність їх до одного роду *Cucumis*. До відомих ареалів роду *Cucumis* додався азійсько-австралійський осередок з донедавна недооціненими на рівні видів родичами в Австралії і в усьому Індійському океані. Залучення *C. hytivus* у гібридизацію з *C. sativus* дало змогу синтезувати амфідиплоїдний вид *C. hytivus*, результати схрещування з яким дають підстави очікувати збагачення вихідного матеріалу для селекції в роді *Cucumis*.

Список використаних джерел

1. Атабекова А.И. Цитология растений / А.И. Атабекова, Е.И. Устинова. – М.: Колос, 1967. – 232 с.
2. Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции. (Учение об исходном материале в селекции) / Н.И. Вавилов // Теоретические основы селекции растений [Под ред. Н. И. Вавилова]. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. – Т. 1: Общая селекция растений. — С. 17–74.
3. Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений / Н.И. Вавилов // Труды по приклад. ботанике, генетике и селекции. – 1926. – Т. 16. – № 2. – С. 14–103.
4. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи: Систематика, география, цитогенетика, экология, происхождение, использование / П.М. Жуковский. – Л.: Колос, 1964. – 792 с.
5. Кравченко В.А. Огірок: селекція, насінництво, технології / В.А. Кравченко, О.В. Приліпка, Н.І. Янчук. — К.: ЕКМО, 2008. — 176 с.
6. Опалко А.І. Проблема збереження рослинних генетичних ресурсів / А.І. Опалко, О.А. Опалко // Зб. наук. праць Мліївського ІС ім. Л.П. Симиренка та УСГА. – Мліїв; Умань, 2000. – С. 10–13.
7. Опалко А.И. Проблема повышения антропоадаптивного потенциала культурных растений / А.И. Опалко, О.А. Опалко // Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем: Мат. VIII Международ. науч. экологической конф. (Белгород, 27–29 сентября 2004 г.). – Белгород: Изд-во БелГУ, 2004. – С. 152–153.
8. Опалко А.И. Филогенетические связи культивируемых представителей рода *Cucumis* L. / А.И. Опалко // Матер. XIII международ. научной конференции "Биологическое разнообразие Кавказа" (27–29 октября 2011 г., Грозный). – Грозный: Изд-во ЧГУ, 2011. – С. 235–342.
9. Опалко О.А., Опалко А.І. Проблеми охорони генетичного різноманіття рослинних ресурсів / О.А. Опалко, А.И. Опалко // Матер. Всеукр. наук. конф. „Екологічна наука і освіта в педагогічних вузах України”. – К.: Наук. світ, 2000. – С. 155–157.
10. Пангало К.И. Дыни как самостоятельный род *Melo* Adans. / К.И. Пангало // Ботанический журнал СССР. – 1950. –Т. 35, №6. – С. 571–580.
11. Пыженков В.И. Генетика огурца // Генетика культурных растений: Зернобобовые, овощные, бахчевые [Под ред. Т.С. Фадеевой и В.И. Буренина]. – Л.: Агропромиздат, 1990. – С. 240–265.
12. Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры (На заре земледелия) [Под ред. Д.Д. Брежнева]. –Л.: Колос, 1969. – 480 с.
13. Филов А.И. К вопросу о систематике дыни / А.И. Филов // Вестник с.-х. науки. – 1960. – № 1. – С. 126–132.
14. Afify A. Cytological studies in the Cucurbitaceae and their evolutionary significance / A. Afify // Journal of Genetics. – 1944. – Vol. 46. – P. 116–124.
15. Ashurmatov O.A. On morphology and taxonomy of the genera *Cucumis* L. and *Melo* Mill. / O. A. Ashurmatov // Feddes Repertorium – Journal of botanical taxonomy and geobotany. – 1995. – Vol. 106, № 3–4. – P. 155–159.
16. Bisognin D.A. Origin and evolution of cultivated cucurbits / Dilson Antônio Bisognin // *Ciência Rural*, Santa Maria. – 2002. – Vol. 32, №5. – P. 715–723.
17. Chen J.F. A new synthetic species of *Cucumis* (Cucurbitaceae) from interspecific hybridization and chromosome doubling / Jin-Feng Chen, Joseph H. Kirkbride // *Brittonia*. – Vol. 52. – №4. – P. 315–319.
18. Chen J.F. Cucumber breeding and genomics: Potential from research with *Cucumis hystrix* L. / Jin-Feng Chen, Long-Zheng Chen, Yong Zhuang, You-Gen Chen and Xiao-Hui Zhou // *1 Cucurbitaceae 2008: Proceedings of the IX-th EUCARPIA meeting on genetics and breeding of Cucurbitaceae* (Avignon, France, May 21–24-th, 2008) [Edited M Pitrat]. – Avignon: INRA. – 2008. – P. 95–100.
19. Chen J.F. Reciprocal differences of morphological and DNA characters in interspecific hybridization in *Cucumis* / Jin-Feng Chen, Fei Yun Zhuang, Xian An Liu, Chun Tao Qian // *Canadian journal of botany*. – 2004. – Vol. 82. – № 1. – P. 16–21.
20. Chen J.F. Successful interspecific hybridization between *Cucumis sativus* L. and *C. hystrix* Chakr. / Jin-Feng Chen, Jack E. Staub, Yosuke Tashiro, Shiro Isshiki, Sadami Miyazaki // *Euphytica*. — 1997. — Vol. 96, №3. — P. 413–419.
21. Fuller D.Q. Agricultural origins and frontiers in South Asia: A working synthesis / Dorian Q. Fuller // *Journal of world prehistory*. — 2006 — Vol. 20, № 1. — P. 1–86.

-
22. Fuller D.Q. Non-human genetics, agricultural origins and historical linguistics in South Asia / Dorian Q. Fuller // *The Evolution and History of Human Populations in South Asia* [Edited Michael D. Petraglia and Bridget Allchin]. — Berlin: Springer, 2007. — P. 393–443.
 23. Guetta M.D.S. Reviewing the chromosome nomenclature of Levan et al. / Marcelo Dos Santos Guetta // *Brazilian journal of genetics*. — 1986. — Vol. 9. — № 4. — P. 741–743.
 24. Kerje T. The origin of melon, *Cucumis melo*: A review of the literature / T. Kerje, M. Grum // *Acta Hort*. — 2000. — Vol. 510. — P. 34–37.
 25. Levan A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes / Albert Levan, Karl Fredga, Avery A. Sandberg // *Hereditas*. — 1964. — Vol. 52, №2. — P. 201–220.
 26. Linnaei C. *Cucumis* / Caroli Linnaei // *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. — Holmiae: Laurentii Salvii, 1753. — T. 2. — P. 1011–1012.
 27. Linnaei C. *Cucurbita* / Caroli Linnaei // *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. — Holmiae: Laurentii Salvii, 1753. — T. 2. — P. 1010–1011.
 28. Morton J.F. The horned cucumber, alias "Kiwano" (*Cucumis metuliferus*, Cucurbitaceae) / Julia F. Morton // *Economic Botany*. — 1987. — Vol. 41. — № 2. — P. 325–327.
 29. Naudin C. Essais d'une monographie des especès et des variétés du genre *Cucumis* / Charles Naudin // *Annales des sciences naturelles: Botanique*. — 1859. — Ser. 4, Vol. 11. — P. 5–87.
 30. Paris H.S. What the Roman emperor Tiberius grew in his greenhouses / Harry S. Paris, Jules Janick // *Cucurbitaceae 2008: Proceedings of the IXth EUCARPIA meeting on genetics and breeding of Cucurbitaceae*. — Avignon: INRA; 2008. — P. 33–42.
 31. Sanjur O.I. Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: Implications for crop plant evolution and areas of origin / Oris I. Sanjur, Dolores R. Piperno, Thomas C. Andres, and Linda Wessel-Beaver // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. — 2002. — Vol. 99, № 1. — P. 535–540.
 32. Schaefer H. Cucurbitaceae / Hanno Schaefer, Susanne S. Renner // *The families and genera of vascular plants. X. Flowering plants: Eudicots, Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae* [Edited Klaus Kubitzki]. — Berlin: Springer, 2011. — P. 112–174.
 33. Schaefer H. Gourds afloat: A dated phylogeny reveals an Asian origin of the gourd family (Cucurbitaceae) and numerous oversea dispersal events / Hanno Schaefer, Christoph Heibl, Susanne S. Renner // *Proceeding of the Royal society biological sciences*. — 2009. — Vol. 276 (1658). — P. 843–851.
 34. Schaefer H. Phylogenetic relationships in the order Cucurbitales and a new classification of the gourd family (Cucurbitaceae) / Hanno Schaefer, Susanne S. Renner // *Taxon*. — 2011. — Vol. 60. — № 1. — P. 122–138.
 35. Sebastian P. Cucumber (*Cucumis sativus*) and melon (*C. melo*) have numerous wild relatives in Asia and Australia, and the sister species of melon is from Australia / Patrizia Sebastian, Hanno Schaefer, Ian R.H. Telford, Susanne S. Renner // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. — 2010. — Vol. 107. — № 32. — P. 14269–14273.
 36. Shapiro B. Choosing appropriate substitution models for the phylogenetic analysis of protein-coding sequences / Beth Shapiro, Andrew Rambaut, Alexej J. Drummond // *Molecular biology and evolution*. — 2006. — Vol. 23. — № 1. — P. 7–9.
 37. Stebbins G.L. Chromosomal evolution in higher plants / George Ledyard Stebbins. — London: Edward Arnold, 1971. — 216 p.
 38. Swanson C.P. Cytogenetics: The chromosome in division inheritance and evolution / Carl P. Swanson, Timothy Merz, William J. Young. — Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 1980. — 544 p.
 39. Telford I.R.H. *Cucumis* (Cucurbitaceae) in Australia and eastern Malesia including recognized species and the sister species to *C. melo* / Ian R.H. Telford, Patrizia Sebastian, Jeremy J. Bruhl, Susanne S. Renner // *Systematic Botany*. — 2011. — Vol. 36, №2. — P. 376–389.
 40. Teppner H. Notes on *Lagenaria* and *Cucurbita* (Cucurbitaceae) — review and new contributions / Herwig Teppner // *Phyton* (Horn, Austria). — 2004. — 44, 2. — P. 245–308.
-

*Приведены результаты ретроспективного дискурса касающегося филогенетической реконструкции рода *Cucumis* L. Показано, что результаты выполненных учеными разных стран молекулярно-генетических исследований позволяют уточнить географическое происхождение культивируемых в Украине представителей рода *Cucumis*, а также их сородичей из семейства *Cucurbitaceae* Juss.*

*The article presents results of the retrospective discourse concerning the phylogenetic reconstruction of genus *Cucumis* L. The results executed by scientists from different countries, molecular genetic studies have clarified the geographical origin of the representatives of genus *Cucumis* cultivated in Ukraine, as well as their relatives from the family of *Cucurbitaceae* Juss.*

УДК 631.84: 633.1

УРОЖАЙ І ЯКІСТЬ ЗЕРНА ПШЕНИЦІ ЯРОЇ ЗА РІЗНИХ УМОВ МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ

О.Г. СУХОМУД, В.В. ЛЮБИЧ,
кандидати сільськогосподарських наук

Наведено дані досліджень впливу різних норм добрив і погодних умов на формування показників якості зерна пшениці ярої.

Збільшення виробництва зерна і підвищення його якості залишається основною проблемою сільськогосподарського виробництва в Україні. Вирішити ці завдання можна лише на основі раціонального використання земельних ресурсів, впроваджуючи в кожному господарстві науково обґрунтовану систему землеробства, підвищуючи родючість ґрунту, і застосовуючи інтенсивні технології вирощування зернових культур [1–2].

Відомо, що пшениця яра добре використовує елементи живлення з добрив, а також їх післядію [3]. Сучасні сорти пшениці ярої характеризуються високою врожайністю зерна та вмістом білка. Тому вивчення впливу норм добрив на продуктивність пшениці ярої та формування якості зерна при цьому є актуальним.

Методика досліджень. Дослідження проводилися на чорноземі опідзоленому важкосуглинковому дослідного поля Уманського НУС упродовж 2008–2010 рр. Дослід закладали за схемою, представленою в таблицях. Фосфорні та калійні добрива (фактор В) вносили під основний обробіток ґрунту, а азотні (фактор А) – весною під передпосівну культивуацію.

Агротехніка вирощування пшениці ярої загальноприйнята для Правобережного Лісостепу України. У досліді після ячменю ярого вирощували сорт пшениці ярої Колективна 3.

Загальна площа ділянки становила 72 м², облікова – 40 м², повторність досліді триразова, розміщення ділянок послідовне.
