МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Бойка О. А., Лях В. О.

БОТАНІЧНІ ТА ГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ РОСЛИН РОДУ *LUNARIA* L.

МОНОГРАФІЯ



Запоріжжя
2026

УДК 582.683.2:[581.15+581.169]
Б 772

Рецензенти:
доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник,
завідувач відділу селекції Інституту олійних культур
Національної академії аграрних наук (Україна)
Сорока Анатолій Іванович,

доктор сільськогосподарських наук, професор,
завідувач кафедри генетики та рослинних ресурсів
Запорізького національного університету (Україна)
Полякова Ірина Олексіївна

Рекомендовано до друку Вченою радою
Запорізького національного університету (протокол № 10 від 31.03.2026 р.)

Бойка О. А.
Б 772 Ботанічні та генетичні особливості рослин роду *Lunaria* L.: монографія / Бойка О. А., Лях В. О. Запоріжжя : Запорізький національний університет. 2026. 152 с.

ISBN 978-966-599-632-3
DOI: https://www.doi.org/10.32782/978-966-599-632-3

У монографії наведено результати багаторічних досліджень із вивчення мінливості, успадкування та кореляційних взаємозв'язків якісних та кількісних ознак унікальної сільськогосподарської та оригінальної декоративної рослини з роду *Lunaria* L. Представлено ботанічну інформацію про рослини роду *Lunaria* L., а також дані про поширення її видів у світі та в Україні. Розглянуто питання біології цвітіння. Описано моделі успадкування окремих якісних морфологічних ознак листка, квітки та кореневої системи. Продемонстровано успадковуваність кількісних морфометричних ознак листка, квітки та плоду. На основі вперше отриманих міжвидових гібридів лунарії з різним типом розвитку охарактеризовано успадкування цієї ознаки гібридами F_1 та F_2. Установлено кореляційні взаємозв'язки між якісними та кількісними ознаками листка, квітки, плоду та кореневої системи лунарії та типом розвитку рослин. Представлено перспективні зразки лунарії, виділені серед нащадків міжвидових гібридів. Розроблено штучне поживне середовище для пророщування пилку лунарії. Продемонстровано вплив мікрохвильового опромінення та колхіцину на проростання насіння та розвиток рослин. Монографія ілюстрована власними фотографіями авторів, що покращує сприйняття викладеного матеріалу.

Книга розрахована на широке коло фахівців, які цікавляться питаннями генетики, ботаніки та фізіології рослин. Вона може становити також інтерес для вчителів-біологів, фахівців зеленого будівництва, любителів-квітникарів.

УДК 582.683.2:[581.15+581.169]
ISBN 978-966-599-632-3
© Бойка О. А., Лях В. О.

MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE
ZAPORIZHZHIA NATIONAL UNIVERSITY

Boika O. A., Lyakh V. O.

BOTANICAL AND GENETIC FEATURES OF PLANTS OF THE *LUNARIA* L. GENUS

MONOGRAPH



Zaporizhzhia
2026

UDK 582.683.2:[581.15+581.169]
B 772

Reviewers:
doctor of Agricultural Sciences, Senior Researcher, Head of the Breeding Department of the Institute of Oilseeds of the National Academy of Agrarian Sciences (Ukraine)
Soroka Anatoly Ivanovych,

doctor of Agricultural Sciences, Professor, Head of the Department of Genetics and Plant Resources of Zaporizhia National University (Ukraine)
Polyakova Iryna Oleksiivna

Recommended for publication by the Academic Council of Zaporizhzhia National University (Minutes No. 10 dated 03.31.2026)

Boika O. A.
B 772 Botanical and genetic features of plants of the *Lunaria* L. genus : monograph / Boika O. A., Lyakh V. O. Zaporizhzhia : Zaporizhzhia National University. 2026. 152 p.

ISBN 978-966-599-632-3
DOI DOI: https://www.doi.org/10.32782/978-966-599-632-3

The monograph presents the results of many years of research on the variability, inheritance, and correlation relationships of both qualitative and quantitative traits of a unique agricultural and original ornamental plant from the *Lunaria* L. genus. It includes botanical information about plants of this genus, along with data on the distribution of their species worldwide and in Ukraine. The book discusses flowering biology and describes models of inheritance for specific qualitative morphological traits of the leaf, flower, and root system. It demonstrates the heritability of quantitative morphometric traits of these organs. Using the first interspecific hybrids of honesty with different development types, it characterizes the inheritance of these traits in F1 and F2 hybrids. The study establishes correlations between qualitative and quantitative characteristics of the leaf, flower, fruit, and root system, as well as the plant development type. Promising honesty samples from interspecific hybrid descendants are presented. An artificial nutrient medium for pollen germination has been developed. The effects of microwave irradiation and colchicine on seed germination and plant growth have been shown. The monograph is complemented by the authors' own photographs, enhancing the understanding of the material.

The book is intended for a wide range of specialists interested in genetics, botany, and plant physiology. It may also be of interest to biology teachers, green building specialists, and amateur flower growers.

ISBN 978-966-599-632-3 UDK 582.683.2:[581.15+581.169]
© Boika O. A., Lyakh V. O.

ЗМІСТ

ВСТУП…… 7
РОЗДІЛ 1 ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА КУЛЬТУРИ…… 9
1.1 Родина *Brassicaceae* та місце в ній роду *Lunaria* L…… 9
1.2 Характеристика роду *Lunaria* L…….. 14
1.2.1 Лунарія однорічна……. 17
1.2.2 Лунарія оживаюча…… 25
1.3 Використання рослин роду *Lunaria* людиною…….. 27
1.3.1 Лунарія як лікарська рослина…… 27
1.3.2 Використання у ландшафтному дизайні та флористиці…… 27
1.3.3 Лунарія – олійна культура…… 30
1.3.4 Лунарія як генетичний ресурс…….. 30
РОЗДІЛ 2 ВІДМІТНІ ЯКІСНІ МОРФОЛОГІЧНІ ОЗНАКИ ЛУНАРІЇ ТА ЇХ УСПАДКУВАННЯ…… 31
2.1 Успадкування забарвлення листя рослин…….. 31
2.2 Успадкування ознаки «форма верхівки листка»…… 36
2.3 Успадкування забарвлення квітки…… 39
2.4 Успадкування хлорофільної мутації типу «*albina*»…… 46
2.5 Успадкування наявності кореневих бульб……. 49
РОЗДІЛ 3 ТИПИ РОЗВИТКУ РОСЛИН РОДУ ЛУНАРІЯ ТА ЇХНЄ УСПАДКУВАННЯ……. 53
3.1 Біологічні типи розвитку рослин…… 53
3.1.1 Біологічні типи розвитку рослин роду лунарія…… 54
3.2 Успадкування типу розвитку міжвидовими гібридами лунарії…… 58
3.2.1 Успадкування типу розвитку гібридами F_1…… 58
3.2.2 Успадкування типу розвитку гібридами F_2 комбінації схрещування L. rediviva × L. annua……. 59
3.2.3 Проміжний тип розвитку в гібридів F_2 комбінації схрещування L. annua × L. rediviva…… 61
3.2.4 Успадкування типу розвитку гібридами F_2 комбінації схрещування L. annua × L. rediviva……. 63
РОЗДІЛ 4 УСПАДКУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК ЛУНАРІЄЮ…… 65
4.1 Успадкування гібридами F_1 вмісту хлорофілів *a* та *b* та їхнє співвідношення…….. 65
4.2 Прояв фенотипової варіації кількісних ознак розмірів листка та плода у вихідних видів…….. 68
4.3 Успадкування гібридами F_1 морфометричних показників листкової пластинки…….. 70
4.4 Успадкування гібридами F_1 морфометричних показників квітки…… 74
4.5 Успадкування гібридами F_1 морфометричних показників плоду…… 77
4.6 Успадковуваність кількісних морфологічних ознак листка та плоду в роді лунарія…… 82

4.6.1 Успадковуваність гібридами F_2 морфометричних показників листкової пластинки…… 82
4.6.2 Успадковуваність гібридами F_2 морфометричних показників плоду.. 87
РОЗДІЛ 5 КОРЕЛЯЦІЙНІ ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКИ ОЗНАК У РОСЛИН РОДУ ЛУНАРІЯ…… 90
5.1 Кореляції між якісними ознаками лунарії…… 90
5.2 Кореляції між кількісними ознаками листкової пластинки, квітки та плоду…… 92
5.3 Кореляції між кількісними та якісними ознаками лунарії…… 94
5.4 Кореляції між кількісними, якісними ознаками лунарії та типом розвитку рослин…… 96
РОЗДІЛ 6 ПЕРСПЕКТИВНІ ЗРАЗКИ ЛУНАРІЇ, ВИДІЛЕНІ СЕРЕД НАЩАДКІВ МІЖВИДОВИХ ГІБРИДІВ…… 99
6.1 Опис перспективних зразків від міжвидових схрещувань лунарії…… 99
6.2 Порівняння морфометричних показників листкової пластинки зразків, виділених із покоління F_3 від міжвидового схрещування лунарії…… 101
РОЗДІЛ 7 ОКРЕМІ АСПЕКТИ РОБОТИ З КУЛЬТУРОЮ…… 108
7.1 Біохімічна характеристика насіння лунарії…… 108
7.2 Поживне середовище для пророщування пилку лунарії…… 110
7.3 Приклади морфозів у рослин лунарії…… 114
7.4 Вплив обробки колхіцином на проростання насіння та загальний розвиток рослин лунарії однорічної…… 123
7.5 Вплив обробки мікрохвильовим опроміненням на проростання насіння та розвиток рослин лунарії однорічної…… 127
РОЗДІЛ 8 ДОСЛІДЖЕННЯ СТІЙКОСТІ ДО АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ РОСЛИН ЛУНАРІЇ…… 131
8.1 Жаростійкість рослин лунарії…… 131
8.2 Холодостійкість рослин лунарії…… 132
8.3 Солестійкість лунарії оживаючої…… 134
УЗАГАЛЬНЕННЯ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ПОДАЛЬШОЇ РОБОТИ…… 139
ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ…… 144

ВСТУП

Лунарія (*Lunaria* L.) – це нова перспективна культура для нашого регіону. Вона широко використовується, насамперед, як декоративна рослина. Ця культура є медоносом. До того ж, продукти її переробки використовуються при виготовленні олій, фарб, лаків і т. ін. Вона здавна застосовується в народній медицині, а в наш час – у фармакології.

Однак найбільшу цінність має олія лунарії, до складу якої у великій кількості входить нервонова кислота. Вміст нервонової кислоти в олії лунарії істотно перевищує її середній вміст в інших представників родини Капустяні (*Brassicaceae*). Нервонова кислота бере участь у біосинтезі мієлінових оболонок нервових клітин та використовується у фармакології для виготовлення ліків від таких захворювань, як розсіяний склероз та хвороба Альцгеймера. Водночас ця культура привертає увагу як донор гену, що контролює біосинтез довгих жирних кислот.

На території України зростають два види лунарії – однорічна та оживаюча. Лунарія оживаюча (*L. rediviva* L.) росте, зазвичай, у лісах Карпат. У Лісостепу та Степу трапляється зрідка. Лунарію однорічну (*L. annua* L.) культивують у садах, звідки вона поширилася в природу. Сьогодні в Україні відомо кілька декоративних сортів лунарії, проте їх використання ще не досягло потенційних можливостей культури.

Отже, актуальним є поліпшення селекційної роботи з лунарією і за декоративним, і за олійним напрямами, що неможливо без наукових знань із видової генетики культури. Проте, незважаючи на зростання інтересу до лунарії у світі та збільшення кількості генетичних досліджень (особливо на молекулярному рівні) родини Капустяні за останні десятиріччя, генетичну детермінацію більшості якісних та кількісних ознак у *Lunaria* L. дотепер не встановлено, а дослідження культури є епізодичними і розірваними в часі.

На превеликий жаль, дослідження цієї культури поки ще не досягло належної кількості праць, а саме тому всебічне вивчення культури є актуальним

та необхідним для подальшого розширення використання культури для потреб людини в різних галузях народного господарства.

Великого морфологічного різноманіття в межах обох видів лунарії не простежується, а тому особливої актуальності набуває вивчення успадкування контрастних ознак рослинами міжвидових гібридів цієї культури та порівняння їх прояву з вихідними видами. Ці знання необхідні для використання в селекції нових сортів лунарії декоративного призначення, а також для створення сортів олійного напряму. На вивченні зазначених питань і було зосереджено більшість наших досліджень.

Нами вперше було проведено комплексне дослідження успадкування і мінливості якісних та кількісних ознак рослин роду лунарія на основі отриманих нами міжвидових гібридів між *L. annua* та *L. rediviva*. Доведено моногенний контроль багатьох якісних ознак та слабкий зв'язок між типом розвитку рослин та якісними і кількісними ознаками, що є важливою інформацією для правильного планування селекційного процесу лунарії.

Під час нашої роботи було вперше отримано міжвидові гібриди від схрещувань однорічного та багаторічного видів, які є цінним вихідним матеріалом у селекції лунарії олійного та декоративного напряму використання.

Нами було розроблено бальну шкалу оцінки морфологічних ознак, яка може бути використана для розробки методики проведення експертизи сортів рослин роду *Lunaria* на відмінність, однорідність і стабільність.

РОЗДІЛ 1
ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА КУЛЬТУРИ

1.1. Родина *Brassicaceae* та місце в ній роду *Lunaria* L.

Капустяні – родина, важка для систематики. Основними діагностичними ознаками є структура плода, характер опушення; використовуються також такі ознаки, як будова оплодню насіння, розташування мірозинових клітин. У стеблах, коренях, листках цих рослин є мірозинові клітини, які містять ензим мірозин, що розщеплює глікозиди.

Родина капустяних належить до класу дводольних (*Dicotyledoneae*), що становить від 3/4 до 4/5 кількості всіх покритонасінних. Унаслідок великої різноманітності родин і порядків дводольних їх традиційно поділяють на два підкласи: роздільнопелюсткові і зрослопелюсткові. Основна ознака, що відрізняє ці підрозділи, це – будова віночка. Представники підкласу зрослопелюсткових мають кругові квіти з подвійною оцвітиною і майже завжди зрослопелюстковий віночок. У роздільнопелюсткових рослин віночок складається з незрощених пелюсток, зрослопелюстковість спостерігається лише в небагатьох похідних формах.

Належить родина до підкласу дилленіїди (*Dilleniidae*). Як характерні ознаки дилленіїд висувається незвичайна послідовність розвитку тичинок, а саме, при великій кількості тичинок вони розвиваються центріфугально. Насіння з прямим зародком. Деякі групи відрізняються зрослопелюстковістю, але при цьому тичинок буває більше ніж часток віночка або вони протилежнопелюсткові. Рослини цього підкласу мають різноманітні життєві форми.

Капустяні належать до порядку каперсоцвітих (*Capparales*). Оцвітина в них переважно подвійна, кругова, часто із димерних або тетрамерних кіл. Тичинки в різній кількості, зазвичай, вільні. Гінецей паракарпний, зав'язь верхня, з одним (якщо він є) стовпчиком, зазвичай, містить багато сім'ябруньок.

Насіння із зігнутим зародком і слаборозвиненим ендоспермом, частіше – без нього. Дерева, чагарники, трави цього порядку з черговим простим листям, без прилистків. Квітки правильні, рідко зигоморфні.

Цей порядок, переважно на підставі подібності в будові квітки, часто зближують із родинами макових та руткових (порядок *Papaverales*), включаючи їх в один порядок *Rhoeadales*. Біохімічні та частково ембріологічні дослідження останнім часом зміцнили уявлення про *Capparales* як про групу, яка має походження, не залежне від макоцвітних і генетично пов'язана з іншими *Dilleniidae*.

У родині капустяних (*Cruciferae*, *Brassicaceae*) налічується до 380 родів і близько 3200 видів. Розселені вони земною кулею вкрай нерівномірно. Здебільшого сконцентровані в помірній зоні північної півкулі, головним чином – у Старому світі. У тропіках представлені поодинокими родами, приуроченими до гірських областей, які трапляються також в інтродукції та як бур'яни. Невелике число капустяних, що зростають у південній півкулі, мають вузько локальну приуроченість.

Якщо за будовою всіх інших органів капустяні досить одноманітні, то ознаки будови плодів найширше використовуються в систематиці родини. Видовжені плоди, довжина яких значно перевищує ширину, називають стручками, короткі ж – стручечками. І ті, й інші можуть розкриватися двома стулками або не розкриватися. У плодів, які розкриваються після опадання стулок на плодоніжках, залишається рамка, перетягнута несправжньою перетинкою. Досить популярні, наприклад, види лунарії (*Lunaria*), рамки великих овальних стручечків якої дуже декоративні. У стручечків, які не розкриваються, часто стулки дуже ущільнюються, і стручечки стають горіхоподібними. Особливо цікавими є двочленні плоди, що складаються з верхнього, який не розкривається, та нижнього, що розкривається або не розкривається. В одних випадках верхній членик буває безнасінним, а в інших, у більшості випадків, обидва містять насіння. Серед двочленних плодів також

розрізняються стручки або стручечки. Плоди капустяних сильно варіюються також за величиною, формою стулок і різними виростами на них.

Розпускання квіток зазвичай починається раніше, ніж відповідна частина осі суцвіття закінчить своє зростання в довжину. Тому на початку цвітіння квіти разом із бутонами здаються розташованими немов би щитком.

Насіння капустяних не має ендосперму. Зародок у них завжди зігнутий, причому зародковий корінець в одних лежить, стикаючись із краями двох складених сім'ядоль, в інших – розташовується вздовж поверхні однієї із сім'ядоль, а в третьому, при такому самому орієнтуванні зародкового корінця, самі сім'ядолі зігнуті вздовж середньої лінії, і корінець виявляється таким, що лежить в улоговинці. Четвертий тип характеризується тим, що сім'ядолі спірально скручені, і тому на поперечному розрізі насіння вони перетинаються два рази. Будова плоду та форма зародка – важливі ознаки, на яких зазвичай ґрунтується поділ родини на більш дрібні групи (триби).

Капустяні пристосовані і до перехресного запилення, і до самозапилення. Основними запилювачами є мухи, бджоли, джмелі, деякі види, наприклад, левкоя (*Matthiola*) або вечорниці (*Hesperis*), запилюються в нічний час метеликами. Бджоли приваблюються запахом медоносних видів, а також – найяскравішими квітками. Ті види, у яких квіти дрібні, непоказні, запилюються переважно мухами. Залучення комах досягається також кольоровими контрастами, які іноді виникають під час цвітіння і плодоношення.

Роль капустяних у складі рослинності Південної півкулі і тропічної зони, де вони трапляються, переважно в горах, незначна. У межах Північної півкулі головна маса капустяних зосереджена в країнах Середземномор'я і Передньої Азії. Велике господарське значення має ряд олійних культур, які культивують: ріпак (*Brassica napus var. napus*), гірчиця сарептська (*Brassica juncea*), гірчиця чорна (*Brassica nigra*), гірчиця біла (*Sinapis alba*), катран Абіссінський (*Crambe abyssinica*). Із них у помірних широтах найбільш врожайна олійна рослина – ріпак, насіння якого містить до 50% олії. Багато капустяних завдяки високому вмісту вітамінів, особливо вітаміну С, широко застосовуються в народній медицині.

Систематичне положення роду *Lunaria* L. всередині родини Капустяних різними авторами подається по-різному. Це пов’язано з наявністю багатьох різних систем для цієї родини. Розробка такої їх кількості пов’язана з різноманіттям плодів, будовою нектарників, а, також трихом. Однією з перших систем Капустяних була система Декандоля (De Candolle, 1821). ЇЇ основою була комбінація ознак плодів та насіння. Він поділив родину на п’ять підродин. У системі Прантля (Prantl, 1891) поділ на триби відбувався за ознаками квітки, а підтриби виокремлювалися на основі особливостей будови зародка та анатомічних ознак плодів. Він виокремив чотири триби та двадцять підтриб.

А. Гайек (Hayek, 1911) уперше розробив для Капустяних принцип філогенетичної систематики та саме на її основі розробив власну систему, яку опрацював до рівня родів. У його системі всередині родини виділялося 10 триб та 28 підтриб. О. Шульц (Schulz, 1936) розподілив усіх Капустяних на 19 триб та 30 підтриб, для своєї системи він узяв за основу систему Гайека. Ця система стала більш штучною, проте і більш зручною для практичного застосування.

Наступним етапом становлення систематики Капустяних стала система Е. Янхена (Janchen, 1942). Він розвинув філогенетичні засади, враховуючи еволюційну мінливість кожної ознаки. За цією системою родина поділяється на 15 триб та 40 підтриб. При проведенні молекулярно-біологічних досліджень Капустяних ця система часто використовується і у наш час.

Оригінальний варіант системи Капустяних запропонувала В. Аветисян (Аветисян, 1983, 1990; Аветисян, Фурса, 1990). Вона об’єднала 15 триб Янсена у три надтриби за біохімічними, серологічними та ембріологічними ознаками.

Однією з найновіших слід вважати систему В. Дорофеева (Дорофеев, 2004), яка заснована на використанні морфологічних ознак плодів. Автором тут було виділено дві надтриби, 11 триб та 21 підтрибу. За цією системою лунарія належить до триби телеподієвих з виокремленою підтрибою – лунарієві.

Тож, за сучасною системою родини Капустяні систематичне положення лунарії можна визначити так:

Fam. *Brassicaceae* Burnett 1835, Outlines Bot.: 1123,853, nom. altern. – *Cruciferae* B.Juss., 1795, Hort. Trian.: 74(LXXIV); A. Juss. 1791, Genera Pl.: 74 (LXXIV), 263. – **Родина Капустяні (Хрестоцвіті).**

Supertribus. *Sisymbriidinae* V. Avet., 1990, Биол. журн. Армении, 43, 7: 602. – Supertribus *Thelypodiidinae* V. Avet. 1990, 1 c.: 602. – **Надтриба Сухореберні**.

Tribus *Thelypodieae* Prantl, 1891, in Engl. u. Prantl, Pflanzenf. 3,2: 154, 155. **– Триба Телеподієві**

Subtribus *Lunariinae* Hayek, 1908, Fl, Steiermark. 1:504. – Tribus *Lunarieae* (Hayek) O.E. Schulz, 1936, in Engl. u. Prantl, Pflanzenfam. 2 Aufl. 17b: 481. – **Підтриба Лунарієві.**

Gen. *Lunaria* L. 1753, Sp. Pl.: 653; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 294. **– Лунарія**.

1**. *L. rediviva* L.** 1753, Sp. Pl.: 653; Буш, 1939, Фл. СССР, 8: 335; Котов, 1953, Фл. УССР, 5: 326; Ктов 1979, Фл. европ. части СССР, 4: 76; Котов, 1987, Опред. высш. раст. Укр.: 117; P.W. Ball, 1964, Fl. Europ., 1, 296; P. W. Ball. 1993, Fl. Europ., 1: 358. – *L. alpine* J.P. Bergeret, 1786, Phytonom. Univ. 3: 115. **– Л. оживаюча.**

2. ***L. annua* L.** 1753, Sp. Pl.: 653; Котов, 1953, Фл. УРСР, 5: 328; Котов, 1979, Фл. европ. части СССР, 4: 76; Котов, 1987, Опред. высш. раст. Укр.: 117; P.W. Ball, 1964, Fl. Europ., 1, 296; P. W. Ball. 1993, Fl. Europ., 1: 358. – *L. biennis* Moench, 1794, Meth.: 261. (nom. illeg.). – *L. pachyrhyza* Borbas, 1891, in Őster. Bot. Z. 41: 422. – **Л. однорічні.**

Іноді можна натрапити на інформацію про наявність трьох видів у роді Лунарія: *L. anua* L., *L. biennis* Moench. та *L. rediviva* L. Проте ця думка є помилковою. *Lunaria biennis* Moench є синонімом *L. annua* і не є окремим видом.

1.2. Характеристика роду *Lunaria* L.

Лунарія (лат. *Lunaria*) – рід трав'янистих рослин із родини Капустяні класу Дводольні. До цього роду відносяться два види, поширені в Європі. До складу природної флори України належить лише один дикорослий реліктовий вид – лунарія оживаюча. Він занесений до Червоної книги, зрідка трапляється в густих листяних і змішаних лісах у центральних і західних регіонах країни. Лунарію однорічну культивують у багатьох країнах як декоративну рослину. На території нашої країни Лунарія однорічна натуралізувалася та опинилася і в природних фітоценозах, окрім антропогенних.

Ареал виду – це частина земної поверхні, у межах якої трапляється цей вид. Він об’єднує всі конкретні місцезнаходження цих рослин. Проте ступінь заселення кожної точки ареалу може суттєво різнитися.

Лунарія – це реліктовий вид третинної флори Європи. Поширення лунарії однорічної в світі та на території України представлено на рисунках 1 та рис. 2, а Лунарії оживаючої на рис. 3 та 4.

Рослини з роду лунарія – це однорічні або дворічні трави. На прямостоячому, малогіллястому стеблі супротивно або почергово розташоване велике цільне листя, що має серцеподібну форму. Характерна наявність черешків, за допомогою яких листя прикріпляється до стебла.

Квітки лунарії відносно великих розмірів, мають приємний аромат, утворюють волотисте суцвіття. Забарвлення пелюсток віночка фіолетове, іноді – з малиновим відтінком, може бути ліловим або білим. Чашолистки прямі, мішкоподібні біля основи. Пелюстки – з довгими нігтиками. У кожній квітці є вільні тичинки, які можуть бути прості або із зубчиками. В основі укорочених тичинок знаходяться великі кільцеподібні медові залозки – по одній у кожній тичинці. Маточка складається з довгого стовпчика з дволопатевою приймачкою, зав’язь сидить на ніжці.

Плід являє собою великий (до 5 см завдовжки) еліптичний або округлий плоский стручечок, прикріплений до стебла за допомогою плодоніжки довжиною до 1,5 см. Походження назви роду – від латинського слова «luna» (місяць). Назву «лунарія» рослина отримала завдяки наявності блискучої округлої перетинки в стручечку, яка залишається на стеблі після видалення зовнішніх стулок плода. Будь-яка з таких перламутрових перетинок зовні нагадує маленький місяць.

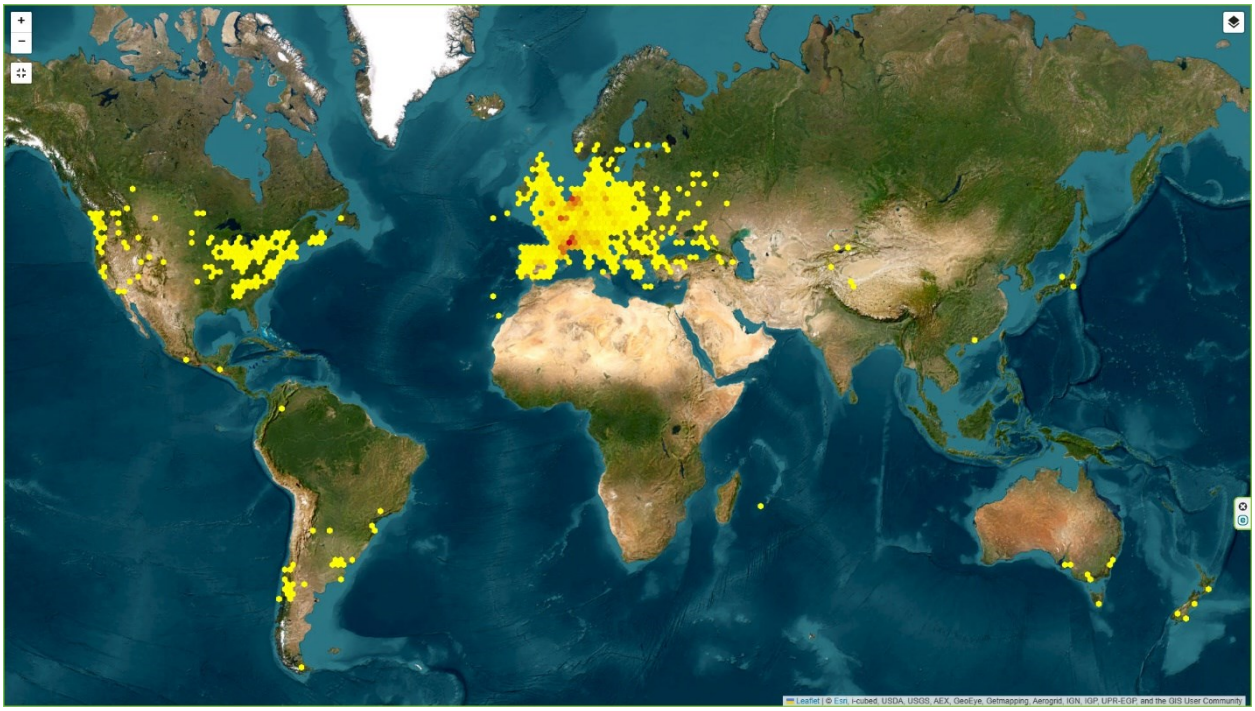


Рисунок 1. – Поширення Лунарії однорічної у світі

Джерело: https://identify.plantnet.org/uk/k-world-flora/species/Lunaria%20annua%20L./data

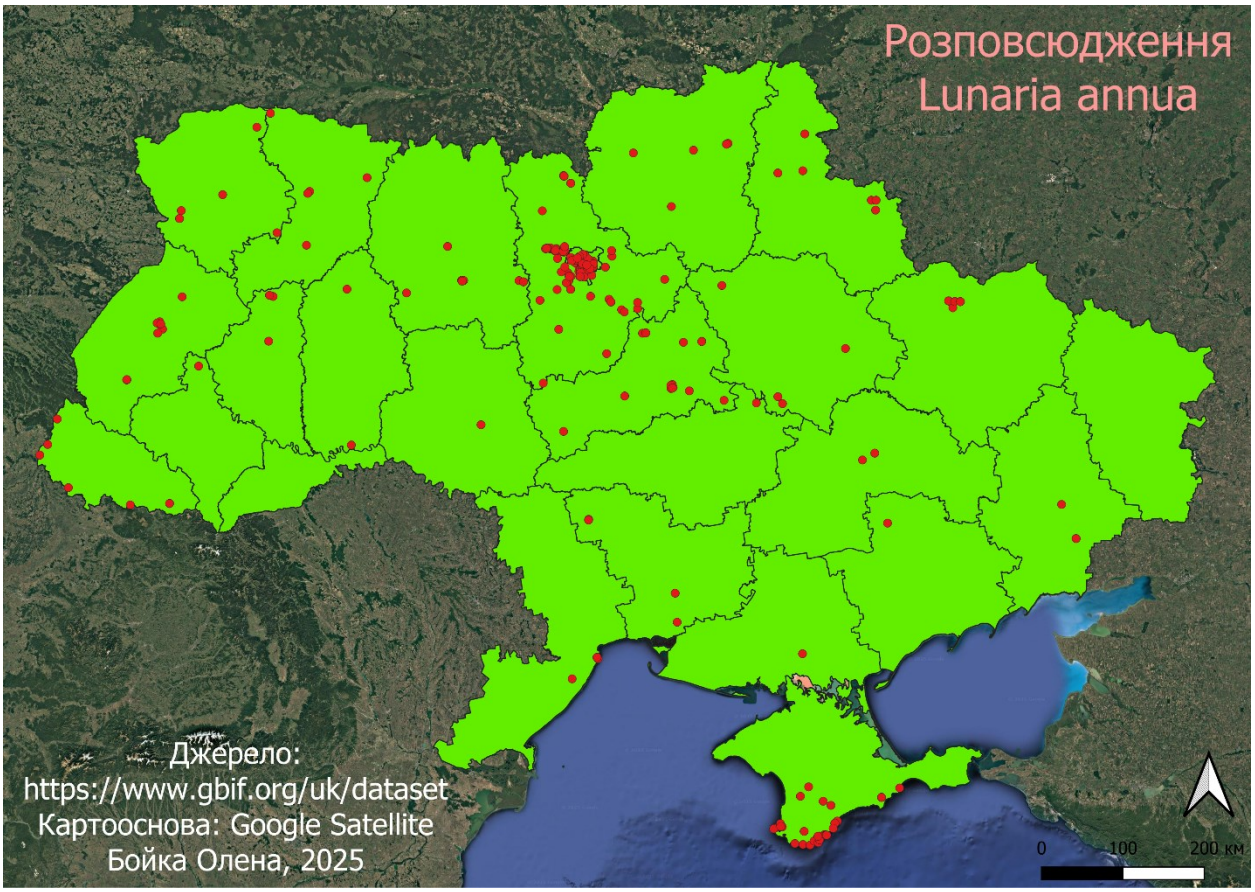


Рисунок 2. – Поширення лунарії однорічної на території України

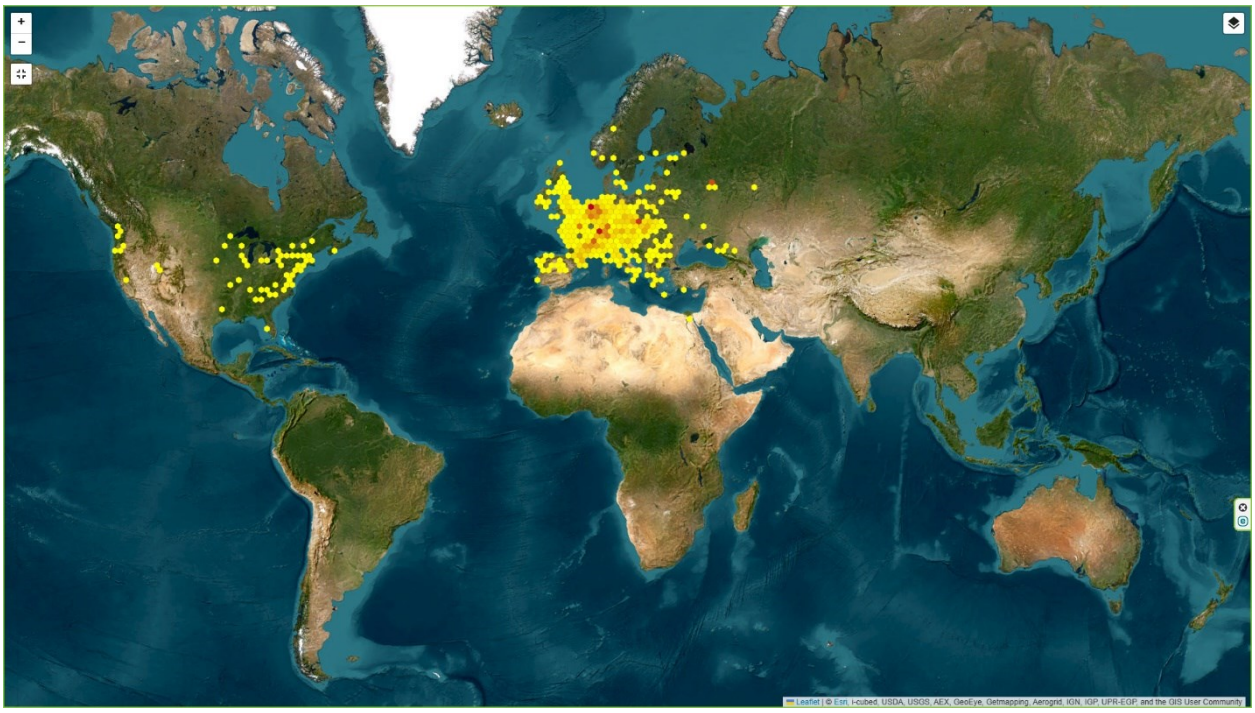


Рисунок 3. – Поширення Лунарії оживаючої у світі

Джерело: https://identify.plantnet.org/uk/k-world-flora/species/Lunaria%20rediviva%20L./data

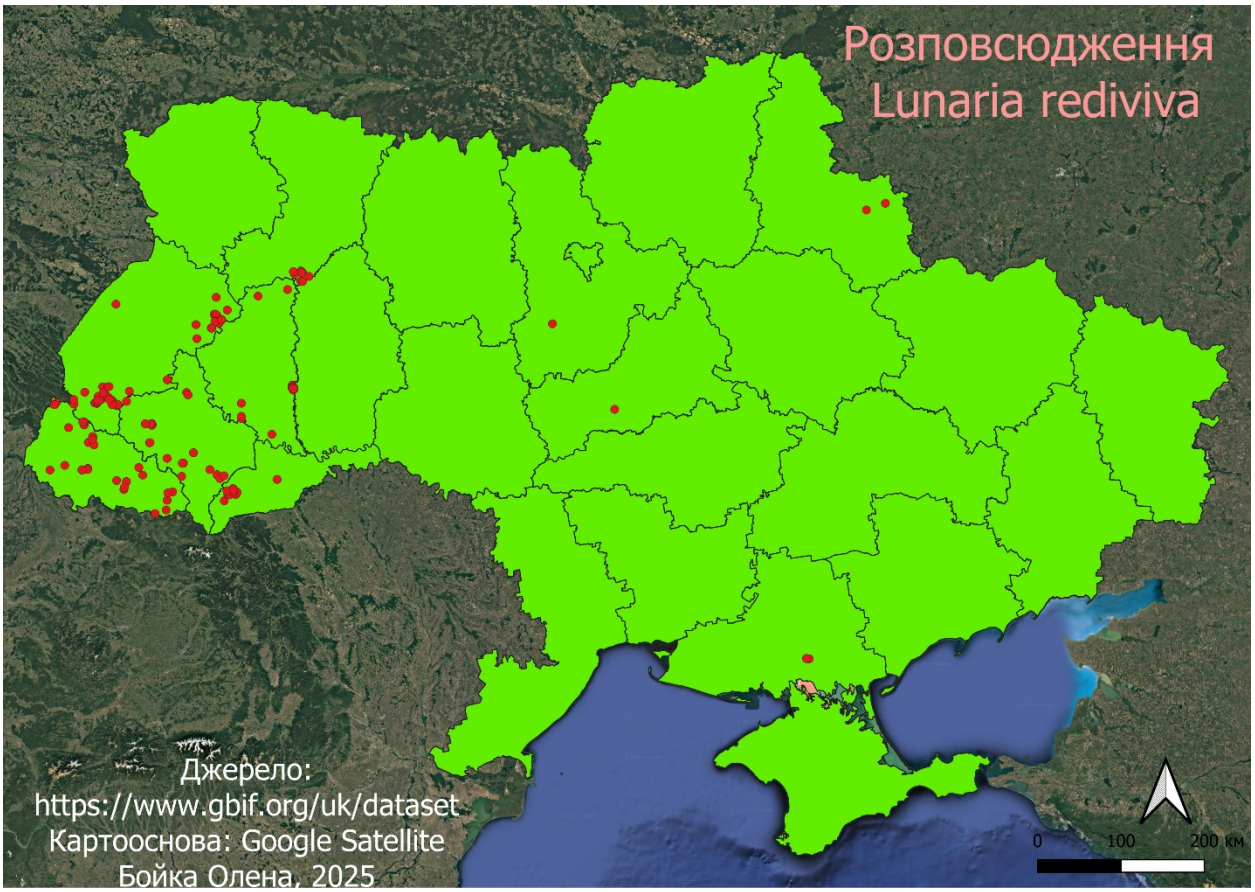


Рисунок 4. – Поширення Лунарії оживаючої на території України

Розмножується лунарія насінням. У кожному стручечку укладено по кілька насінин у два ряди. Насіння округлої форми, пласке, зі щільним крилом. У внутрішній будові насінини розрізняють дві пласкі сім'ядолі й один зародок.

Лунарія однорічна здавна культивується садівниками. Вона прекрасно росте в парках, на садових і присадибних ділянках. Рослина цвіте з травня до середини червня. Використовують лунарію однорічну й оживаючу для групових посадок серед чагарників у садах і парках, для створення зимових букетів.

1.2.1. Лунарія однорічна

Лунарія однорічна – *L. annua* L. = *biennis* L. Батьківщина – південно-східні райони Західної Європи, у середній смузі Європи в природі не зустрічається. Щоправда, іноді там, де її вирощують, вона поширюється

самосівом і дичавіє. В Англії цю рослину називають «honesty», що в перекладі на українську означає «чесність, правдивість». Таку назву дали через прозорість плодів: крізь тонкі зовнішні стулки стручка добре видно темне насіння. Крім того, англійці дали лунарії й інші назви: «місячна трава» (moonwort), «квітка-грошик» (moneyflower), «квітка-пенс» (pennieflower).

Рослина однорічна, проте часто вирощується як дворічна. Стебла розгалужені до 60 см заввишки. Листки мають черешок або майже сидячі, широко яйцеподібні, коротко загострені, шорстко-волосисті, розташовані в черговому порядку.

Квітки білі, фіолетові або бузкові, зібрані в гроноподібні суцвіття на кінцях стебел. Цвіте з травня до середини червня на другий рік після посіву в північних регіонах та в перший рік – у південних.



Рисунок 5. – Загальний вигляд Лунарії однорічної (фото авторів)

Потім на місці квіток починають виростати пласкі насіннєві коробочки овальної форми, зеленого кольору. До вересня вони дозрівають і стають світло-коричневими жорсткими стручечками. У цей час стебла зрізують під корінь і висушують в сухому приміщенні протягом двох тижнів. Протягом цього часу засохне листя і дозріє насіння. Плодоносить рясно, плоди – до 3 см діаметром. Насіння зберігає схожість 2-3 роки. Цей вид дав початок кільком сортам: *Purple* – з ліловими квітками, *Alba* – з білими, *Variegata* – з рожево–ліловими квітками і строкатими листками, «Манстед Пепл» (*'Munstead Purple'*) – з запашними ліловими квітками.

Питання біології цвітіння лунарії в літературних джерелах висвітлено дуже слабко. Детальна інформація щодо цього питання відсутня. Лунарія однорічна може формувати плоди шляхом самозапилення. Це доведено під час вирощування рослин у закритих умовах фітотрону. У природних умовах лунарія є перехресником. Вона привертає увагу багатьох запилювачів (рис. 6).



Рисунок 6. – Запилення лунарії комахами (фото авторів)

У нашому дослідженні біології цвітіння було використано рослини з білими та бузковими квітками з колекції кафедри генетики та рослинних ресурсів Запорізького національного університету. По п’ять рослин кожного з варіантів забарвлення квітки вирощували в горщиках в умовах фітотрону за умови 18-годинного фотоперіоду та температури повітря $25^0/18^0$ (день/ніч).

На центральних суцвіттях було виокремлено по п’ять пуп’янків шляхом маркування їх за допомогою етикеток. Після розкриття квітки на 1, 4, 6, 8, 10 та 20-ту добу проводили спостереження за станом чоловічих та жіночих генеративних сфер. Після дозрівання плодів було проаналізовано їхню кількість та розмір (довжину та ширину).

Лунарія однорічна має актиноморфну квітку (двобічна симетрія). Двостатева рослина. Оцвітина подвійна складається з чотирьох вільних чашолистків, які розташовано у два кола, та чотирьох вільних пелюсток.

Андроцей складається з шести тичинок, дві з них є довшими за чотири інші. Гінецей представлено однією маточкою з однією приймочкою, яка складається з двох зрослих між собою плодолистків, зав’язь верхня. Гінецей паракарпний. Серединна перетинка утворена не стінками плодолистків, а являє собою виріст плацентарних борозен та має назву несправжньої перетинки. Формула квітки: $\times Ca_{2+2} Co_4 A_{4+2} G_{\underline{(2)}}$.

Плід стручечок майже округлої форми, має носик та плодоніжку. Насіння прикріплюється до серединної перетинки з обох її боків. В умовах фітотрону розмір сформованих плодів склав: довжина – 4,0 ± 0,04 см; ширина – 2,96 ± 0,043 см. Середня кількість насінин у одному стручечку склала 5,0 ± 0,08 насінин.

На рисунках 7 та 8 подано хід квітнення та формування плодів у зразків лунарії з білими та бузковими квітками. Добре видно, що строк існування однієї квітки складає приблизно сім діб. Уже на четверту добу після розкриття квітка починає зав’ядати (рис. 7 в та 8в), проте ще 2-3 доби пелюстки залишаються на квітці (рис. 7г та 8 г).

Плід, який утворився, добре помітний вже на шосту добу, оточений пелюстками, які почали усихати. Після опадання пелюсток плід спочатку має видовжену форму, яка відрізняється від форми стиглого плоду (рис. 7 д-є та 8 д-є). Лише на двадцяту добу плід набуває розміру та форми, властивих цьому виду (рис. 7 ж та рис. 8 ж).

Добре помітно, що в час розкриття квітки пиляки вже відкриті та досить щільно прилягають один до одного (рис. 7 а та рис. 8 а). Але приймочки ще не фіксуються. Лише на 3-4 добу після розкриття квітки приймочки з'являються серед пиляків (рис. 7 в та рис. 8 в).

Оскільки на момент розкриття квітки пиляки вже відкриті та на них можна помітити грудочки пилку, це вказує на можливість того, що пилок потрапить на приймочку в перші дні існування квітки. На рисунку видно, що після виходу маточки з оточення пиляків на приймочці залишається певна кількість пилкових зерен (рис. 7 г, 8 г та рис. 9), частина з яких уже взяла участь у запиленні та заплідненні. Велика кількість насінин у плодах при вирощуванні у штучних умовах закритого ґрунту вказує на успішність процесу самозапилення. Слід зазначити, що особливості морфології чоловічої та жіночої генеративних сфер обумовлює велику кількість насінин, що сформувались шляхом самозапилення.



а) розкриття квітки



б) 1 доба



в) 4 доба



г) 6 доба



д) 8 доба



є) 10 доба



ж) 20 доба

Рисунок 7. – Хід цвітіння та утворення плодів протягом 20 діб після розкриття в рослини з білим забарвленням квітки в умовах фітотрону (фото авторів)



а) розкриття квітки



б) 1 доба



в) 4 доба



г) 6 доба



д) 8 доба



є) 10 доба



ж) 20 доба

Рисунок 8. – Хід цвітіння та утворення плодів протягом 20 діб після розкриття у рослини з бузковим забарвленням квітки в умовах фітотрону (фото авторів)





Рисунок 9. – Пилок на приймочках квіток лунарії однорічної у фітотроні (фото авторів)

Отже, ми бачимо, що строк існування однієї квітки лунарії однорічної становить біля семи діб. У момент розкриття квітки пиляки вже відкриті, а приймочки ще не помітні. Тільки на 3-4-ту добу з’являються приймочки, на яких помітні вже грудки пилку. На початкових етапах формування плодів стручечки мають витягнуту форму і лише на двадцяту добу набувають властивих їм розмірів та співвідношення довжина/ширина. В умовах закритого ґрунту (фітотрон) плоди містять в середньому по 5 насінин, що є додатковим фактом підтвердження самозапилення.

Рослину краще вирощувати на відкритій сонячній ділянці, але цілком припустима і легка напівтінь. Лунарія однорічна росте на будь-якому досить поживному ґрунті. Зрідка пошкоджується листоблішками. Розмножується насінням. Висівають лунарію однорічну в ґрунт пізньої весною або на початку і навіть усередині літа. Важливо вибирати добре визрілі, зовсім темно-коричневі насінини. Насіння лунарії велике, воно має вигляд пласких коржів шириною 5-6 мм. Їх легко сіяти відразу на постійне місце на достатній відстані один від одного, а значить, рослини потім не потрібно розсаджувати. Відстань між рослинами – 30-35 см. Насіння проростає через тиждень. У серпні сіянці можна пересадити на інше місце.

До кінця першого року життя в північних умовах утворюється тільки розетка листя, квітконос з'являється на другий рік. В умовах України квітконос з’являється в перший рік життя. Цвіте в травні-червні, плодоносить у серпні. У літературі можна зустріти рекомендації злегка вкривати ці рослини на зиму, однак досвід свідчить, що лунарія однорічна добре зимує без укриття й навіть може поновлюватися самосівом.

Усередині стручків приховується таємниця лунарії. Якщо видалити зовнішні пластинки цих стручків легким тертям між пальцями, то залишиться тонка, схожа на пергамент перетинка з перламутровим блиском. На ній розташовується насіння лунарії – по чотири штуки з кожного боку. Якщо обережно очистити всі стручки і прибрати насіння, стебло перетворюється в оригінальну квітку з безліччю овальних напівпрозорих листочків, кожен із яких схожий на маленький місяць, і тоді лунарія має дуже гарний вигляд у зимових букетах.

1.2.2. Лунарія оживаюча

Лунарія оживаюча – *Lunaria rediviva* L. – зустрічається в широколистяних лісах північної і середньої Європи, на Балканах, а як заносна рослина – навіть в Північній Америці. На північно-східній межі свого ареалу може зростати в прибалтійських країнах, в Україні, у Молдавії, великих заростей у природі, як правило, не утворює, зустрічається, найчастіше, невеликими групами і поодиноко. Окремі популяції лунарії оживаючої можуть бути розташовані на значній відстані одна від одної.

Лунарія оживаюча – дуже давня рослина, представник флори широколистяних лісів третинного періоду, що займали колись великі простори в на території сучасної Європи. Як древній релікт, цей вид є цікавим із наукового погляду. Як красиву декоративну рослину лунарію оживаючу також використовують у культурі в Європі з часів Середньовіччя, але тоді її вирощували рідше, ніж лунарію однорічну. У старовинних травниках можна прочитати про використання лунарії в народній медицині, але зараз як лікарська рослина вона не використовується. На жаль, збір рослин для зимових букетів, вирубка лісів і порушення місцезростань призвели до великого скорочення чисельності її в природі. Лунарія багаторічна охороняється майже по всьому ареалу.

Багаторічна трав'яниста рослина до 100 см заввишки. Стебла прямі, у верхній частині розгалужені, вкриті дрібними волосками. Верхні листки овальні, розташовані в черговому порядку, сидячі; нижні – на черешках, супротивно розташовані, серцеподібні, зубчасті. Квітки фіолетові, запашні, до 4 см у діаметрі, зібрані у волотисте суцвіття. Плоди великі, до 5 см завдовжки, овально-ланцетні стручечки, гострі з обох кінців, дозрівають у серпні. У культурі – із 1597 року.



Рисунок 10. – Лунарія оживаюча під час цвітіння (фото авторів)

Мезофіт, але може рости і в умовах значного (але не застійного) зволоження в місцях виходу ґрунтових вод. Віддає перевагу тінистим лісам, але трапляється й на відкритих ділянках.

Росте переважно на багатих ґрунтах, добре аерованих, із нейтральною реакцією. У гори піднімається до 1400 м над рівнем моря. Розмножується, загалом, насінням, рідше – кореневищами. Одна особина може утворити до 380 насінин, але нерідко вони бувають сильно (до 50 %) пошкоджені личинками довговусої молі. Насіння проростає навесні, у кінці квітня – на початку травня. Перша пара листків з'являється в травні, друга – у серпні. У дорослих рослин генеративні бруньки повністю сформовані восени (за рік до цвітіння): у квітні

з бруньок з'являються пагони, наприкінці травня вони зацвітають. Плоди зав'язуються наприкінці серпня, насіння обсипається у вересні. Іноді в серпні пошкоджені пагони зацвітають удруге. Квітки лунарії запилюються джмелями та метеликами. У природних умовах лунарія зацвітає на п'ятий-сьомий рік життя, в культурі – на другий. Граничний вік невідомий, але знаходили особини 22–24-річні.

Цей вид треба вирощувати в тіні, можна — у напівтіні. На сонячній ділянці він має поганий вигляд, жовтіє і дрібніє. Ґрунт повинен бути пухким, добре зволоженим, досить поживним. Не завадить і невелике додавання вапна. Для посадки садову землю перекопують на глибину 20 см і додають перегною 3-4 кг/м².

Розмножується вегетативно, але простіше – насінням. Його краще висівати пізньої осені, під сніг. Сходи з'являються навесні, у квітні. Молоді сіянці потребують обов'язкового притінення. До кінця літа рослини утворюють 2-3 пари листків серцеподібної форми з черешками довжиною 10-12 см. Іноді окремі екземпляри можуть у перший рік до кінця літа зацвісти, на другий рік у культурних умовах зацвітають всі рослини. У сприятливих умовах дає рясний самосів. Частих пересадок ця рослина не любить, може рости на одному місці довго.

Ці рослини придатні для групових посадок серед чагарників. Також їх використовують для зимових букетів, як і лунарію однорічну.

1.3. Використання рослин роду *Lunaria* людиною

1.3.1 Лунарія як лікарська рослина

Рослини роду *Lunaria* здавна використовувалися людиною в різних галузях та сферах її життя. Лунарія оживаюча згадується в багатьох рецептах давньої народної медицини. Для лікувального використання лунарії її насіння заготовляють у липні-серпні. Воно має фармакологічні властивості, а саме – сечогінні та заспокійливі. Водний настій насіння застосовують при падучій

хворобі (епілепсії), «родимчику» в дітей, як седативний та діуретичний засіб, при спазмофілії.

В останні роки перспективним бачиться вирощування рослин лунарія як джерела двох ненасичених жирних кислот – ерукової та нервонової. При загальному вмісті олії 30-40 %, вміст ерукової та нервонової кислот складає близько 40 і 26 % відповідно від загального вмісту олії. З ерукової кислоти отримують ерукамід, який використовується в промисловості. Нервонова кислота виявлена в ліпідах нервової тканини людини. Порушення на рівні цієї кислоти призводять до появи таких захворювань, як склероз, хвороба Альцгеймера та ін.

1.3.2 Використання в ландшафтному дизайні та флористиці

Флористи цінують цю рослину через її надзвичайно ефектні пагони квітконосів із залишками плодів. Ці рослини є гарним сухоцвітом та широко застосовуються при створенні зимових букетів, флористичних композицій із засушеного природного матеріалу та при оздобленні приміщень. Існує навіть така думка, що гілочка лунарії з білими овальними стручечками приваблює гроші.

Коли плоди лунарії достигають, їх зрізують із якнайдовшим стеблом. Якщо видалити зовнішні платівки стручків легким тертям між пальцями, то залишиться тонка, схожа на пергамент перегородка, яка надає рослині оригінального вигляду. Кожна така перегородка схожа на маленький місяць, що і визначило назву цієї рослини. На ній розташовуються насіння лунарії–по чотири штуки з кожного боку. Після видалення лушпиння (бічних клапанів дископодібного стручка) вимолочують насіння, а потім стебла обережно пакують, щоб не поламалися перегородки стручка. Тонкі внутрішні перегородки, які залишаються після обмолочування, часом фарбують у різні кольори. Але найбільш ефектні вони у своєму природному вигляді.

Сьогодні безперервно зростає інтерес із боку озеленювачів і ландшафтних архітекторів до декоративних рослин природної флори і, зокрема, до великої групи малорозповсюджених багаторічників, які привертають увагу своєю витонченістю та здатністю виростати в специфічних екологічних умовах.

Ландшафтний стиль сучасного озеленення дозволяє і навіть вимагає широко застосовувати подібні рослини, а промислове квітництво висуває нові завдання зі збільшення та розширення асортименту за рахунок введення в культуру дикорослих видів. Велике видове та екологічне різноманіття малорозповсюджених декоративних трав'янистих багаторічників дозволяє по-різному їх використовувати при оформленні напівтінистих і тінистих місць, відкритих сухих майданчиків парків, сирих місць біля водойм, кам'янистих ділянок і т. ін. Особливо складно створити ефектні, довголітні, стійкі квітники в умовах недостатнього сонячного освітлення: під шатами дерев, у тіні будинків, куди сонце заглядає лише на короткий час або зовсім не потрапляє. Більшість широко розповсюджених квіткових культур погано росте в таких умовах. Водночас площі затінених територій у парках і скверах наших міст та селищ дуже значні та часто потребують поліпшення їхнього квіткового оформлення, посилення його яскравості.

Завдяки особливостям своєї біології рослини лунарії гарно почуваються в притінених місцях, мають яскраві квіти з приємним ароматом, а тому є дуже перспективними для використання саме за таких умов.

Наявність при основі тичинок медових залозок робить цю культуру гарним медоносом та додає цінності при її висадженні в промислових масштабах, оскільки значно розширює спектр використання та отримання прибутку від вирощування цих рослин.

1.3.3 Лунарія – олійна культура

Олія з насіння лунарії здавна використовувалася як технічна для виготовлення лаків, фарб та як мастило для різних галузей виробництва. Але застосування цієї культури для отримання олії було обмеженим.

Розведення, що ведеться в Європі, фінансується компаніями CPRO-DLO, ВНК й Cebeco із Нідерландів, ADAS із Великобританії, SI із Іспанії й DKFZ із Німеччини. Хоча ці дослідження проходять досить успішно, ця культура все ще потребує значних зусиль для комерційного використання.

Лунарія однорічна дає врожай від 1000 до 2000 кг/га при вмісті олії приблизно на 30 % менше, ніж в інших олійних культурах. Лунарія оживаюча має потребу у вирощуванні протягом двох років до збору врожаю. Отже, це – також економічна проблема.

1.3.4 Лунарія як генетичний ресурс

Останнім часом також з’явився ще один напрям застосування цієї культури – як донора генетичного матеріалу для генетичної інженерії інших капустяних культур. Ген, що контролює синтез довголанцюгових жирних кислот (як нервонова), було картографовано, виділено та розшифровано. Цей ген використовували для генної модифікації низки сільськогосподарських культур представників родини капустяних, насамперед, для модифікації ріпаку. Також відомі спроби внесення цього гену до мікроорганізмів. Однак ці роботи не завжди є успішними і тривають по всьому світу.

РОЗДІЛ 2
ВІДМІТНІ ЯКІСНІ МОРФОЛОГІЧНІ ОЗНАКИ ЛУНАРІЇ ТА ЇХ УСПАДКУВАННЯ

2.1. Успадкування забарвлення листя рослин

Зелене забарвлення рослин є наслідком вмісту в них хлорофілів *a* та *b*. Водночас інтенсивність забарвлення обумовлена і загальним вмістом цих пігментів, і їхнім співвідношенням. Однак забарвлення рослин є їхньою також добре помітною якісною ознакою та може бути оцінено саме як така характеристика.

Однією з причин різного забарвлення рослин є пристосування їх до умов навколишнього середовища та ступеня освітлення. Лунарія оживаюча — мешканець лісових тіньових масивів, добре почувається в напівтіні та в тіні. Лунарія однорічна пристосована до більш освітлених ділянок місцевості та для свого найкращого розвитку вимагає кращого освітлення. Такі фактори існування впливають і на фенотип рослин цього роду. Рослини однорічного виду лунарії мають світло-зелений колір, тоді як рослини багаторічного виду – лунарії оживаючої – мають темно-зелене забарвлення (рис. 11).

Нами були проведені міжвидові схрещування між цими рослинами в реципрокних комбінаціях та отримані міжвидові гібриди. Гібридні рослини виявилися зеленого кольору, який був за своєю інтенсивністю дещо різним у кожної гібридної рослини, але загалом зелений колір можна було назвати проміжним між вихідними батьківськими забарвленнями (рис. 12).

Насіння кожної гібридної рослини було висіяне окремо для отримання нащадків другого покоління, які було проаналізовано за ознакою забарвлення рослин. У гібридів F_2 з’явилося розщеплення серед рослин за цією ознакою. З’явилися рослини і світло-зеленого, і зеленого та темно-зеленого кольорів (рис. 13).



А



Б

Рисунок 11. – Забарвлення листя вихідних видів лунарії (А – *Lunaria rediviva*, Б – *Lunaria annua*) (фото авторів)



Рисунок 12. Забарвлення листя гібридів F_1 від міжвидового схрещування рослин роду *Lunaria* порівняно з батьківськими формами (фото авторів)



А Б В

Рисунок 13. – Спектр забарвлення листя гібридів F_2 від міжвидового схрещування рослин роду *Lunaria* (А – темно-зелене; Б – зелене; В – світло-зелене) (фото авторів)

У таблиці 1 наведено дані щодо частоти виникнення рослин із певним забарвленням серед нащадків гібридів F_1 від міжвидових схрещувань.

Таблиця 1

Прояв ознаки «забарвлення листя рослин» у вихідних видів, гібридів F_1 та F_2 від міжвидових схрещувань у роді *Lunaria*

Генотип	Кількість нащадків, шт.			Тип успадкування (модель розщеплення)	χ^2
	світло-зелені	зелені	темно-зелені		
L. annua	100%	0	0	-	-
L. rediviva	0	0	100%	-	-
F_1 *L. annua* × *L. rediviva*	0	100 %	0	неповне домінування	-
F_1 *L. rediviva* × *L. annua*	0	100 %	0	неповне домінування	-
Σ	0	100 %	0		-
F_2 *L. annua* × *L. rediviva*	3	8	2	неповне домінування (1:2:1)	0,85
Σ	3	8	2		0,85
F_2 *L. rediviva* × *L. annua*	13	34	10	неповне домінування (1:2:1)	2,44
F_2 *L. rediviva* × *L. annua*	9	22	7	неповне домінування (1:2:1)	1,16
Σ	22	56	17	неповне домінування (1:2:1)	3,57

$\chi^2_{0.05}$ (df=2) = 5,99

Як видно із таблиці 1, ознака забарвлення рослин успадковується за принципом неповного домінування. Усі гібриди першого покоління мали зелене забарвлення, яке відрізнялося від забарвлення вихідних форм. Водночас у другому поколінні знов з'являються як світло-зелені, так і темно-зелені рослини, які за фенотипом нагадували батьківські вихідні форми. Отримані експериментальні дані повністю відповідають висунутій гіпотезі про розщеплення 1:2:1. Це підтверджується перевіркою гіпотези методом χ^2.

Отже, можна зробити висновок, що забарвлення рослин успадковується в лунарії за принципом неповного домінування.

2.2. Успадкування ознаки «форма верхівки листка»

Однією з важливих морфологічних ознак листка лунарії можна вважати форму верхівки листкової пластинки. Форма листя зберігається майже незмінною всередині кожного виду рослин. Якщо розміри листкової пластинки можуть коливатися залежно від умов навколишнього середовища, то форма її верхівки обумовлена генетично та майже не змінюється.

Види роду лунарія дещо відрізняються за формою верхівки листкової пластинки. Однорічний вид – лунарія однорічна – має гостру верхівку листкової пластинки (рис. 14. А), тоді як багаторічний вид – лунарія оживаюча – має округлу (рис. 14. Б).

Ми отримали міжвидові гібриди в реципрокних комбінаціях між цими двома видами лунарії. Ці рослини було проаналізовано за низкою ознак, особливо контрастних для батьківських видів, для встановлення типу успадкування ознак. Оскільки форма верхівки листкової пластинки відрізняється у вихідних видів, необхідно було встановити, яким чином відбудеться успадкування цієї ознаки та який тип її успадкування властивий цьому роду рослин.

На рисунку 15 представлено листя гібридів F_1 від міжвидових схрещувань. Верхівка листка гібридних рослин виявилася відмінною за формою

від обох батьків. Вона була менш гостра, ніж в однорічного виду, та більш загострена, на відміну від округлої верхівки багаторічного виду. Між реципрокними комбінаціями відмінностей зафіксовано не було. Тобто не виявлено залежності ознаки «форма верхівки листкової пластинки» в гібридів F_1 від материнського компонента схрещування. Це свідчить на користь того, що ця ознака успадковується за типом неповного домінування.



А Б

Рисунок 14. – Форма верхівки листкової пластинки видів рослин роду *Lunaria* (А – однорічний вид, Б – багаторічний вид) (фото авторів)

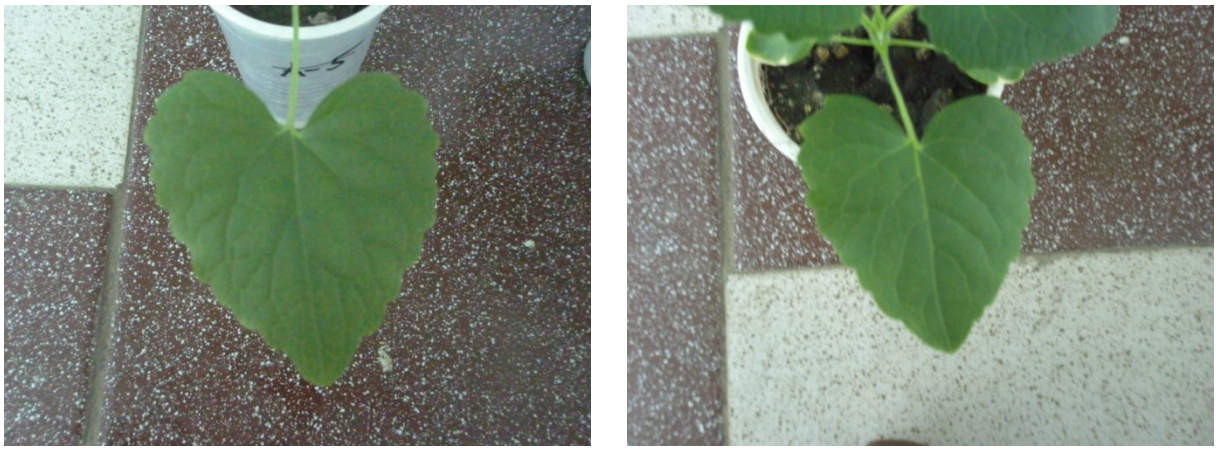


Рисунок 15. – Форма верхівки міжвидових гібридів F_1 (фото авторів)



Рисунок 16. – Прояв ознаки «форма верхівки листкової пластинки» в гібридів F_2 (фото авторів)

Від кожної гібридної рослини F_1 було отримано насіння шляхом самозапилення та висіяно окремо по популяціях. Проаналізувавши популяцію F_2 від міжвидових схрещувань рослин роду лунарія, було знайдено рослини, верхівка листкової пластинки яких повторювала зовнішній вигляд верхівки рослин вихідних видів, але більшість гібридних рослин F_2 мала вигляд, подібний до гібридів першого покоління (рис. 16.).

Дані щодо розщеплення гібридних рослин другого покоління за ознакою «форма верхівки листкової пластинки» наведено в таблиці 2.

Із таблиці 2 видно, що в другому поколінні знову з’являються рослини, що мають гостру та округлу верхівки, а також проміжну її форму у співвідношенні 1:2:1, що підтверджує припущення, висунуте при вивченні гібридних рослин першого покоління щодо успадкування ознаки «форма верхівки листкової пластинки» за принципом неповного домінування.

Ця теоретично висунута гіпотеза була перевірена методом χ^2. Розраховані показники не суперечать цій гіпотезі.

Таблиця 2

Прояв ознаки «форма верхівки листкової пластинки» у вихідних видів, гібридів F_1 та F_2 від міжвидових схрещувань у роді *Lunaria*

Генотип	Кількість нащадків, шт.			Тип успадкування (модель розщеплення)	χ^2
	гостра	загострена	округла		
L. annua	100%	0	0	-	-
L. rediviva	0	0	100%	-	-
F_1 *L. annua* × *L. rediviva*	0	100 %	0	неповне домінування	-
F_1 *L. rediviva* × *L. annua*	0	100 %	0	неповне домінування	-
Σ	0	100 %	0	-	-
F_2 *L. rediviva* × *L. annua*	8	34	14	неповне домінування (1:2:1)	3,85
F_2 *L. rediviva* × *L. annua*	5	25	8	неповне домінування (1:2:1)	4,26
Σ	13	59	22	неповне домінування (1:2:1)	7,85

$\chi^2_{0.05}$ (df=2) = 5,99; $_{0.01}$ (df=2) = 9,21

Тож можна зробити висновок, що ознака «форма верхівки листкової пластинки» в рослин роду лунарія успадковується за принципом неповного домінування.

2.3. Успадкування забарвлення квітки

Забарвлення віночка квітки є однією з важливих якісних ознак, які характеризують рослини. Забарвлення квітки, насамперед, пов’язане з функцією привертання уваги запилювачів та сприяє перехресному запиленню. Серед представників родини капустяні трапляється майже весь спектр можливого забарвлення квітки, починаючи від білого до темно-фіолетового, майже чорного. Однак найчастіше трапляється жовте забарвлення. Рослинам роду лунарія властиве бузкове, фіолетове чи бузково-червонувате забарвлення квіток. Але зрідка в популяціях однорічних рослин можна натрапити на білоквіткові екземпляри. На рисунку 17 представлено всі можливі забарвлення віночка рослин роду лунарія.

Білий колір забарвлення квітки, в переважній більшості випадків, є рецесивною ознакою. Це показано на різних культурах, таких, як льон олійний, гірчиця сарептська. Але існують також повідомлення про домінування білого забарвлення віночка серед представників родини капустяних. У більшості таких випадків, згідно з результатами досліджень, білий колір зумовлений дією двох генів та має проміжні форми забарвлення між білим та жовтим – лимонно-жовте та світло-жовте. Зазначається, що найчастіше – це епістатична взаємодія генів. Проте є кілька повідомлень різних авторів і про домінування білого забарвлення над жовтим чи лимонним за умови моногенного успадкування цієї ознаки.

Отже, питання щодо рецесивності чи домінування білого забарвлення є суто видоспецифічним, а тому потребує детального вивчення для кожного виду, який потрапляє до кола інтересів дослідників. І висловлювати припущення чи встановлювати характер успадкування можливо тільки після проведення схрещувань та статистичної обробки отриманих результатів.

Нами було проведено ряд схрещувань між рослинами з різним типом забарвлення віночка для встановлення типу успадкування білого кольору квітки рослинами лунарії.



А Б



В Г

Рисунок 17. – Варіанти забарвлення віночка рослин роду *Lunaria* L.:
А – бузково-червонувате; Б – бузкове; В – фіолетове; Г – біле (фото авторів)

На рисунку 18 представлені квітки батьківських форм бузкового (рис. 18. А) та білого кольору (рис. 18. Б).

Схрещування проводили в реципрокних комбінаціях (табл. 3.). Для запилення використовували пилок квіток, які щойно розкрилися, та наносили його на маточку пуп’янка обраної квітки материнської рослини. Із пуп’янка заздалегідь видалялися пиляки, що виключало самозапилення при утворенні плоду. Квітки маркувалися етикеткою, на якій відображувалась інформація щодо дати проведення схрещування та комбінації.



А Б

Рисунок 18. – Квітки батьківських форм лунарії:
А– бузкове; Б – біле (фото авторів)

Таблиця 3

Комбінації схрещування

№	Материнський організм	Батьківський організм
1	*Lunaria annua* (білий віночок)	*Lunaria annua* (бузковий віночок)
2	*Lunaria annua* (бузковий віночок)	*Lunaria annua* (білий віночок)

Гібридизацію проводили в умовах фітотрону, тож випадкове перехресне запилення також було виключено. Квітки були ізольовані від сусідніх за допомогою вати (рис. 19). Після утворення гібридних насінин їх збирали та висівали окремо від кожного схрещування для отримання рослин першого покоління.

Після висівання насіння та розвитку рослин першого покоління було проаналізовано нащадків від кожного вдалого схрещування за кольором квітки. На гібридних рослинах частина квіток була ізольована за допомогою ізоляторів за умови висіву на відкритих ділянках, щоб гарантувати утворення насіння шляхом самозапилення.

При вирощуванні рослин в умовах фітотрону за відсутності запилювачів ізоляцію квіток не проводили.

Квітки всіх рослин першого покоління, незалежно від комбінації схрещування, виявилися бузкового забарвлення (рис. 20).



Рисунок 19. – Заізольована квітка після запилення (фото авторів)

Друге покоління, утворене шляхом самозапилення гібридів першого покоління, також висівалося і в польових умовах, і в умовах фітотрону та аналізувалося за ознакою забарвлення віночка. У другому поколінні серед нащадків гібридів F_1 обох комбінацій схрещування з'являлися рослини з білим забарвленням віночка (табл. 4, рис. 21).



Рисунок 20. – Гібридна рослина комбінації схрещування білий віночок × бузковий віночок (фото авторів)



Рисунок 21. – Покоління F_2 від схрещування рослин із різним кольором віночка (фото авторів)

Таблиця 4.

Успадкування забарвлення квітки гібридами F_1 та F_2 від схрещування рослин із білим та бузковим кольором квітки

Комбінація схрещування	Кількість нащадків, шт.		Модель розщеплення	χ^2
	бузкове забарвлення	біле забарвлення		
F_1 біле × бузкове	3	0	-	-
F_1 бузкове × біле	4	0	-	-
Σ	7	0	-	-
F_2 біле × бузкове	11	6	3:1	0,96
F_2 бузкове × біле	29	9	3:1	0,04
Σ	40	15	3:1	0,15

$\chi^2_{0.05}$ (df=1) = 3,84

Як видно з таблиці 4, усі рослини гібридів першого покоління мали квітки тільки бузкового забарвлення. У другому поколінні відбулося розщеплення за цією ознакою.

Частина рослин в обох комбінаціях схрещування виявила білий колір квітки. Співвідношення між рослинами з бузковим та білим кольором наближається до 3:1. Це, у поєднанні зі 100% бузковим кольором рослин першого покоління, дає підставу стверджувати про моногенний та рецесивний характер успадкування ознаки «біле забарвлення віночка» в однорічного виду лунарії.

Перевірку цієї гіпотези було виконано за допомогою методу χ^2. Розраховані показники довели, що висунута гіпотеза щодо моделі розщеплення 3:1 підтверджується фактичною кількістю отриманих нащадків у кожному класі.

Під час роботи з цією культурою нами було отримано міжвидові гібриди в межах роду лунарія між однорічним та багаторічним видами. Для проведення схрещувань залучалися рослини однорічного виду, зокрема з білим забарвленням віночка. Аналіз отриманих міжвидових гібридів та нащадків другого покоління від цих схрещувань виявив результати, подібні до отриманих при схрещуванні рослин лише однорічного виду між собою. Дані щодо розщеплення в міжвидових гібридів F_1 та їхніх нащадків за ознакою «біле забарвлення віночка» наведено в таблиці 5.

Таблиця 5

Успадкування ознаки «біле забарвлення віночка» міжвидовими гібридами F_1 та F_2 лунарії

Комбінація схрещування	Кількість нащадків, шт.		Модель розщеплення	χ^2
	бузкове забарвлення	біле забарвлення		
F_1 *L. annua* (біле) × *L. rediviva* (бузкове)	5	0	-	-
F_1 *L. rediviva*(бузкове) × *L. annua* (біле)	4	0	-	-
Σ	9	0	-	-
F_2 *L. annua* (біле) × *L. rediviva* (бузкове)	30	12	3:1	0,28
F_2 *L. rediviva* (бузкове) × *L. annua* (біле)	45	14	3:1	0,05
Σ	75	26	3:1	0,03

$\chi^2_{0.05}$ (df=1) = 3,84

Як видно з таблиці 5, усі отримані міжвидові гібриди мали бузкове забарвлення квітки, тобто виявили одноманітність прояву досліджуваної ознаки в першому поколінні. У другому поколінні відбулося розщеплення нащадків за ознакою «біле забарвлення віночка», яке відповідало моделі розщеплення 3:1. Перевірка цієї гіпотези за допомогою методу χ^2 підтвердила висунуте припущення та довела відповідність експериментального розщеплення висунутій теоретичній моделі.

Отже, можна зробити висновок, що в рослин роду лунарія біле забарвлення віночка є рецесивною ознакою по відношенню до бузкового забарвлення квітки, яка успадковується моногенно.

2.4. Успадкування хлорофільної мутації типу «*albina*»

Серед широкого спектру мутацій, які виникають у рослин окремою групою, виділяються хлорофільні мутації, які пов’язані з порушенням синтезу хлорофілу в мутантних рослинах. Їх можна поділити на дві великі групи – повні та часткові хлорофільні мутації. У випадку часткової хлорофільної мутації рослини-мутанти, зазвичай, виживають та інколи навіть можуть повністю втратити зміни в забарвленні під час онтогенетичного розвитку.

Повні хлорофільні мутації завжди є летальними та підтримуються всередині популяції за рахунок гетерозиготних особин, які несуть у своєму геномі ген, що відповідає за виникнення цієї мутації.

Мутації, що стосуються синтезу хлорофілу в рослинах, є одними з найважливіших через їхній вплив на кількість особин в популяціях, продуктивність та їхню виживаність. А тому знання щодо частоти та спектру виникнення таких мутацій є важливою складовою дослідження будь-якої нової культури. Це надає змогу передбачити майбутні втрати врожаю через виникнення всередині популяції подібних мутантних форм.

Одним із різновидів повної хлорофільної мутації є мутація за типом «*albina*». Така мутація відома в багатьох сільськогосподарсько цінних культур. Вона може бути викликана дією окремих мутагенів чи виникати спонтанно під час гібридизації рослин або під впливом факторів зовнішнього середовища.

Мутація за типом «*albina*» відома для гірчиці білої, гірчиці сарептської, ріпи, соняшника, льону олійного та багатьох інших культур. Ця мутація фенотипово виявляється в білому забарвленні сім'ядолей та завжди є летальною.

У наших дослідженнях серед нащадків міжвидових гібридів між лунарією однорічною та лунарією оживаючою в реципрокних комбінаціях у поколінні F_2 було виявлено наявність сходів із білими сім'ядолями (рис. 22).



Рисунок 22. – Хлорофільна мутація типу «*albina*» (фото авторів)

Такі рослини з'являлися серед нащадків одного гібриду F_1 (гібрид №6) у комбінації *L. rediviva* × *L. annua* та траплялися в усіх популяціях, вирощених із насіння цього гібриду.

Дані щодо частоти появи такої мутації представлено в таблиці 6.

Таблиця 6

Частота виникнення хлорофільної мутації типу «*albina*» в міжвидових гібридів F_2 комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua*

Сім'ї F_2	Кількість нащадків, шт.		Модель розщеплення	χ^2
	нормальні рослини	рослини з проявом хлорофільної мутації «*albina*»		
Сім'я 1	17	5	3:1	0,07
Сім'я 2	34	11	3:1	0,007
Сім'я 3	20	6	3:1	0,05
Сім'я 4	45	12	3:1	0,48
Σ	116	34	3:1	0,44

$\chi^2_{0.05}$ (df=1) = 3,84

Із таблиці 6 видно, що мутантні рослини з'являлися багаторазово серед нащадків. Але в кожній проаналізованій сім'ї (популяції) кількість рослин, які несуть цю хлорофільну мутацію, складала приблизно ¼ частину. Було висунуто припущення про успадкування хлорофільної мутації «*albina*» як моногенної та рецесивної ознаки.

Достовірність цієї гіпотези було перевірено за допомогою методу χ^2. Усі розраховані показники, включаючи загальну кількість проаналізованих

рослин, виявили відповідність отриманого експериментального розщеплення теоретично очікуваній моделі 3:1.

Отже, ми можемо зробити висновок, що хлорофільна мутація типу «*albina*» успадковується моногенно та рецесивно.

2.5. Успадкування наявності кореневих бульб

Рослини лунарії мають на своїх коренях потовщення – кореневі бульби. Але вони трапляються не у всіх рослин. За ознакою «наявність кореневих бульб» було проаналізовано популяцію гібридів F_2 комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua* загалом, а також дві її частки окремо – однорічні та багаторічні гібриди F_2. Дані щодо наявності в рослин кореневих бульб представлено в таблиці 7.

Таблиця 7.

Прояв ознаки «наявність кореневих бульб» у гібридів F_2 комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua*

Варіант	Кількість рослин F_2		Модель розщеплення	χ^2
	з кореневими бульбами	без кореневих бульб		
F_2 *L. rediviva* × *L. annua* (разом)	108	26	3:1	2,24
F_2 *L. rediviva* × *L. annua* (однорічники)	21	11	3:1	1,48
F_2 *L. rediviva* × *L. annua* (багаторічники)	87	15	3:1	5,76

$\chi^2_{0.05}$ (df=1) = 3,84; $_{0.01}$ (df=1) = 6,64

Як видно з таблиці 7, наявність кореневих бульб успадковується моногенно за принципом повного домінування за умови аналізу всіх рослин популяції F_2, незалежно від типу їхнього біологічного розвитку. Дані таблиці свідчать, що і серед однорічників, і серед багаторічників є рослини з кореневими бульбами, і без них. При аналізі лише рослин однорічників, вилучених із популяції F_2 *L. rediviva* × *L. annua*, так само, як і в популяції загалом, спостерігається відповідність фактичного розщеплення висунутій гіпотезі з моделлю розщеплення 3:1.

Але серед частки багаторічних рослин F_2 на 5%-му рівні значимості простежується суттєве відхилення в розщепленні від теоретично очікуваного 3:1 у бік збільшення кількості рослин із кореневими бульбами. На наш погляд, це може бути пов’язано з впливом на результат розщеплення цитоплазматичних генів багаторічного виду.

Для перезимовування рослинам потрібні поживні речовини, які накопичуються саме в кореневих потовщеннях. Виникає питання щодо можливості перезимовування рослин багаторічного виду, які не утворили кореневих бульб. Найімовірніше, такі рослини не переживають зимових умов у природі та випадають із популяції. Поява рослин багаторічного типу без кореневих потовщень, вочевидь, зумовлена тим, що проаналізовані нами популяції F_2 вирощувалися в умовах фітотрону та аналізувалися після квітнення рослин з однорічним типом розвитку. Для аналізу кореневої системи та наявності кореневих потовщень рослини багаторічного типу розвитку повністю видалялися та не доводилися до квітнення. А тому неможливо встановити, чи простежувалося б квітнення багаторічних рослин, які не сформували кореневих бульб.

Водночас потрібно зазначити, що однорічні рослини з наявними кореневими бульбами також видалялися після квітнення, але ще до достигання плодів, а тому неможливо встановити, чи залишилися б вони після цього за рахунок поживних речовин, накопичених у кореневих потовщеннях, чи ці потовщення не впливають на тривалість життя однорічних рослин.

Враховуючи розщеплення за наявністю/відсутністю кореневих бульб і серед однорічників, і серед багаторічників, представляє інтерес встановити характер сумісного успадкування цих двох пар ознак (табл. 8).

Таблиця 8

Розщеплення гібридів F_2 комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua* за ознаками «наявність/відсутність кореневих бульб» та «однорічний/багаторічний тип розвитку рослин»

Варіант	Класи фенотипів у F_2			
	Наявність кореневих бульб		Відсутність кореневих бульб	
	багаторічні	однорічні	багаторічні	однорічні
Фенотип батьків	♀			♂
Фенотип гібриду F_1	♀			
Фактичне розщеплення в F_2	87	21	15	11
Теоретичне розщеплення в F_2	72	24	24	8
Співвідношення, що очікується	9	3	3	1
χ^2	7,36			

$\chi^2_{0.05}$ (df=3) = 7,81

Як видно з таблиці 8, при аналізі розщеплення рослин F_2 щодо сумісного успадкування двох ознак підтверджується висунута нами гіпотеза про їхнє незалежне успадкування за моделлю розщеплення 9:3:3:1, характерного для дигібридного схрещування, про що свідчить розраховане значення χ^2.

Незалежне успадкування типу розвитку та наявності кореневих бульб виявилося досить несподіваним та потребує подальшого більш детального вивчення. Цікаво встановити, як поводяться представники двох середніх класів – багаторічники без кореневих бульб та однорічники з їхньою наявністю, яким чином це впливає на їхній розвиток та тривалість життя.

Узагальнюючи все викладене, можна зробити висновок, що якісні ознаки в рослин роду лунарія успадковуються за різними типами, серед яких присутні: моногенне та рецесивне успадкування таких ознак, як «біле забарвлення віночка» та «хлорофільна мутація типу “*albina*”», «наявність кореневих бульб» та успадкування за типом неповного домінування для таких ознак, як «забарвлення рослин» та «форма верхівки листкової пластинки». Доведено незалежне успадкування ознак «наявність/відсутність кореневих бульб» та «тип розвитку рослин».

РОЗДІЛ 3
ТИПИ РОЗВИТКУ РОСЛИН РОДУ ЛУНАРІЯ ТА ЇХНЄ УСПАДКУВАННЯ

3.1. Біологічні типи розвитку рослин

Рослини різняться між собою за типами свого біологічного розвитку. Серед трав'янистих рослин виокремлюють кілька основних типів розвитку, які відрізняються тривалістю життя кожної окремої особини, кількістю квітнень та плодоношень.

За тривалістю життя виділяють однорічники та багаторічники. Однорічні культури проходять увесь цикл розвитку – від насіння до насіння – за один рік чи, навіть, за вегетаційний період. Вони розвивають вегетативну масу, квітнуть, формують плоди та насіння. Варто зауважити, що серед однорічних культур ми спостерігаємо монокарпиків (ті, що квітнуть та плодоносять лише один раз за життя). Але можуть траплятися види, які протягом вегетаційного сезону квітнуть безперервно, формуючи плоди, починаючи з початку чи середини літа до самих приморозків, а тому можуть вважатися відносними полікарпиками (кожна особина за життя дає кілька плодоношень).

Окрему групу складають дворічні культури. Ці рослини в перший рік свого існування розвивають лише вегетативну масу, не квітнуть та не формують плодів. Після перезимовування дворічники наступного від посіву року знову формують вегетативну масу, квітнуть, формують плоди та насіння та відмирають. До таких культур належать буряк, морква та більшість представників родини Селерові. Зазвичай, дворічні культури є монокарпиками, тобто плодоносять лише раз у житті.

Натомість багаторічні культури мають тривалість життя більш ніж два роки. Рослини з таким способом життя в перший рік посіву формують вегетативну масу та, зазвичай, не квітнуть і не дають плодів та насіння. Квітнення в них починається з другого року життя, чи інколи пізніше. Серед

багаторічних культур відомі іполікарпики, і монокарпики. Існують рослини, які розвиваються кілька сезонів, формуючи лише вегетативну масу, і тільки один раз у житті квітнуть, формують плоди та насіння та відмирають після цього. Це – багаторічні монокарпики. Більшість же багаторічних рослин щороку квітнуть та формують плоди та насіння і після плодоношення не відмирають зовсім, а продовжують своє життя. Це – багаторічні полікарпики.

3.1.1. Біологічні типи розвитку рослин роду лунарія

У роді лунарія виділяють два види, які відрізняються за типом свого розвитку: *Lunaria annua* – лунарія однорічна (однорічний вид); *Lunaria rediviva* – лунарія оживаюча (багаторічний вид).

Лунарія однорічна – це типовий однорічний монокарпічний вид. Насіння лунарії однорічної проростає рано навесні. Цей вид добре витримує низькі позитивні температури, весняні приморозки та швидко розвивається. У середині червня на рослинах формуються квітконоси та починається квітнення. Воно є досить тривалим та може розтягуватися навіть до серпня. Після формування плодів на рослинах починається їхнє дозрівання та гальмування фізіологічних процесів у самій рослині. Водночас із дозріванням плодів відбувається поступове всихання листя та рослини загалом, і наприкінці серпня - у вересні рослини повністю всихають, стиглі плоди розтріскуються, а насіння, таким чином, із плодів потрапляє на поверхню ґрунту. Наступної весни це насіння проростає знову.

Лунарія оживаюча – багаторічний представник роду лунарія. Це – багаторічні полікарпічні рослини, які мають невизначено довгу тривалість життя (у літературі є згадки про більш ніж 20-річні екземпляри цього виду). Насіння лунарії оживаючої також проростає рано навесні, але в перший рік життя, на відміну від однорічного виду, лунарія оживаюча формує лише розетку листя та протягом вегетаційного сезону утворює на коренях кореневі бульби – потовщення, які містять поживні запасні речовини. Лунарія зберігає зимою своє

листя, тобто є зимовозеленим видом. Наступної весни від кореневища відростають нові листки та, водночас, ще зберігається те листя, що зимувало. Квітконос у культурних умовах та в умовах закритого ґрунту формується вже на другий рік життя. Однак, із літературних джерел відомо, що в природі інколи на другий рік квітконос теж відсутній.

Квітнення лунарії оживаючої починається, залежно від погодних умов, наприкінці квітня чи на початку травня та триває весь травень. Саме через різницю у строках квітнення між однорічним та багаторічним видами в природі не утворюються міжвидові гібриди цих видів, навіть за умови зростання на територіях поряд. Для нашої країни лунарія оживаюча є аборигенним видом, а лунарія однорічна – занесеним та здичавілим.

Після квітнення починається достигання утворених плодів, які дозрівають наприкінці літа, розтріскуються та вивільняють насіння. Рослина при цьому продовжує свою вегетацію та знов іде в зимівлю у вигляді розетки листя. На третій рік вона знов квітне навесні, та цикл повторюється.

За нашими спостереженнями, різниця в біологічному розвитку рослин однорічного та багаторічного типів починає виявлятися вже на стадії четвертої пари справжніх листків. Після формування третьої пари, водночас із розвитком четвертої пари листків, однорічний вид дає квітконос та переходить до квітнення. Багаторічний вид, натомість, починає формувати на коренях потовщення – кореневі бульби, куди і спрямовує поживні речовини та енергію.

Зовнішній вигляд кореневої системи однорічного та багаторічного видів представлено на рисунках 23 та 24.



Рисунок 23. – Коренева система лунарії однорічної (фото авторів)



Рисунок 24. – Кореневa система лунарії оживаючої (багаторічний вид) (фото авторів)

При дослідженні анатомічної будови кореневих бульб нами було встановлено, що накопичення поживних речовин відбувається за типом редьки, редису, тобто паренхіма, що запасає, розташовується в ксилемній частині кореня. Вочевидь, така будова є типовою для представників родини капустяних. Схематичне зображення будови кореневої бульби представлено на рисунку 25.

Кореневі бульби формуються на головному корені, який добре виражений у лунарії через те, що вона має стрижневу кореневу систему. Також потовщення формуються на бічних коренях, які є відгалуженнями від головного кореня (рис. 26). Додаткові корені в лунарії нечисленні та не формують по своїй довжині потовщень.

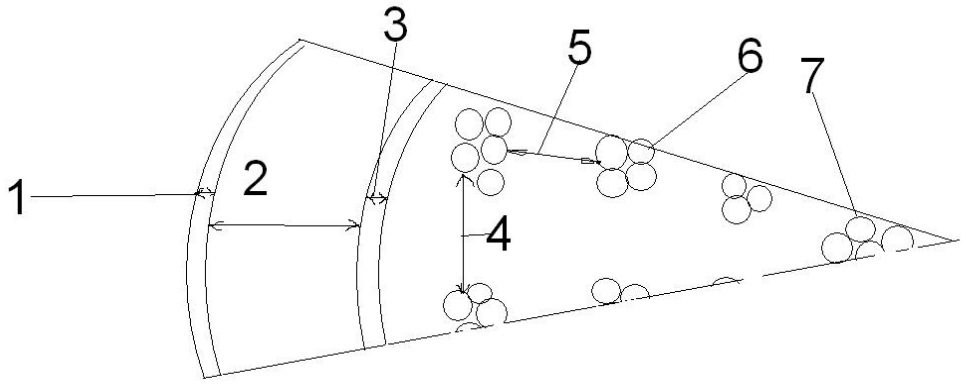


Рисунок 25. – Схема анатомічної будови кореневої бульби: 1 – покривна тканина, 2 – вторинна флоема; 3 – камбій; 4 – відстань між променями ксилеми (паренхіма, що запасає); 5 – відстань між елементами ксилеми в одному промені (паренхіма, що запасає); 6 – елементи ксилеми; 7 – центральний циліндр (схема створена авторами)



Рисунок 26. – Потовщення головного та бічних коренів лунарії оживаючої (виділено червоними колами) (фото авторів)

Отже, стає зрозумілим, завдяки чому багаторічний вид лунарії має змогу рано навесні розпочинати своє квітнення.

3.2. Успадкування типу розвитку міжвидовими гібридами лунарії

3.2.1. Успадкування типу розвитку гібридами F_1

Міжвидові гібриди лунарії було отримано в реципрокних комбінаціях, та гібридне насіння було висіяне одночасно з батьківськими формами в контрольованих умовах фітотрону для встановлення типу їхнього розвитку і порівняння з вихідними формами.

Гібриди першого покоління обох реципрокних комбінацій розвивалися за багаторічним типом (рис. 27 Б,В).

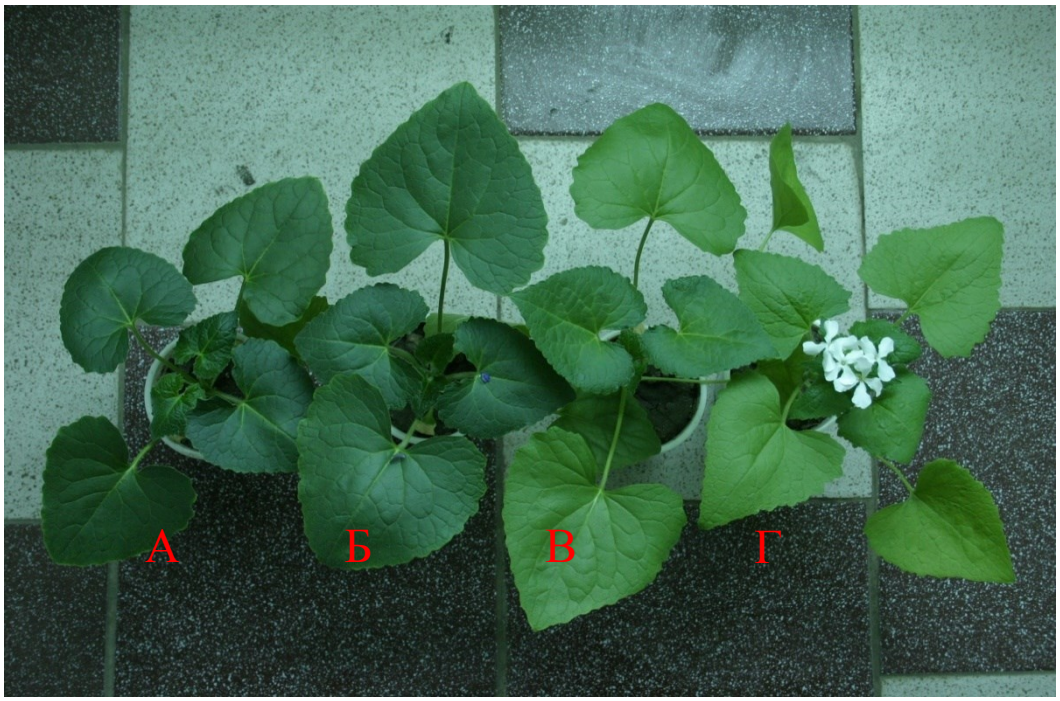


Рисунок 27. – Вихідні види та гібриди F_1 від міжвидових схрещувань лунарії: А – *Lunaria rediviva*; Б – гібрид комбінації *L. rediviva* × *L. annua*; В – гібрид комбінації *L. annua* × *L. rediviva*; Г – *Lunaria annua* (фото авторів)

Як видно на рисунку 27, гібридні рослини обох комбінацій на момент квітнення однорічного батьківського виду не мають квітконосів, аналогічно до батьківського багаторічного виду. Така картина простежувалася для всіх отриманих гібридних рослин. Міжвидові схрещування проводилися кілька років поспіль, і щороку гібридні рослини виявляли саме багаторічний тип розвитку, незважаючи на напрямок схрещування.

3.2.2. Успадкування типу розвитку гібридами F_2 комбінації схрещування L. rediviva × L. annua

Від гібридів першого покоління після квітнення шляхом самозапилення було отримано наступне покоління насіння. Воно висівалося окремо від кожного гібриду і в польових умовах, і в умовах фітотрону. Популяції рослин F_2 аналізувалися за низкою показників та ознак, серед яких був і тип розвитку

рослин. Вигляд рослин однієї з популяцій на момент початку квітнення однорічних рослин представлено на рисунку 28. У таблиці 9 наведено результати аналізу кількох популяцій рослин F_2 від комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua*.



Рисунок 28. – Популяція гібридів F_2 комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua* (фото авторів)

Таблиця 9

Розщеплення за типом розвитку у популяціях гібридів F_2 комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua*

Умови вирощування	Кількість рослин F_2, шт.		Модель розщеплення	χ^2
	однорічники	багаторічники		
Польові	3	31	3:1	4,70
Польові	3	20	3:1	1,73
Фітотрон	5	33	3:1	2,84
Фітотрон	6	29	3:1	1,14
Σ	17	113	3:1	9,85

$\chi^2_{0,05}(df=1)=3,84$; $_{0,01}=6,64$

Із таблиці 9 видно, що в кожній із популяцій, при окремому аналізі розщеплення, гіпотеза 3:1 щодо моногенного та рецесивного успадкування однорічного типу розвитку міжвидовими гібридами F_2 лунарії підтверджується.

Але варто зазначити, що в кожній аналізованій популяції спостерігається певний зсув у бік збільшення кількості рослин із багаторічним типом розвитку. При розрахунках χ^2 для сумарної кількості рослин за всіма популяціями цей невеликий зсув у кожній популяції також підсумовується та збільшується, що впливає на отриманий показник χ^2 та збільшує його понад табличне значення.

Незважаючи на це, можна стверджувати, що багаторічний тип розвитку в лунарії домінує над однорічним. У цій комбінації схрещування саме багаторічний вид виступав як материнський компонент гібриду, і його нащадки отримали цитоплазму та цитоплазматичні гени від лунарії оживаючої. Можна висловити припущення про вплив цитоплазми цього виду на тип розвитку рослин, що помітно за отриманими фактичними розщепленнями в різних гібридних популяціях.

3.2.3. Проміжний тип розвитку в гібридів F_2 комбінації схрещування L. annua × L. rediviva

Серед гібридних рослин F_2 комбінації схрещування *L. annua × L. rediviva*, на відміну від реципрокної, було відзначено наявність певної кількості рослин із «проміжним» типом розвитку. Цей тип розвитку характеризувався дворічним існуванням рослин та двома квітненнями. Тобто ці рослини можна віднести до дворічних полікарпиків.

Розвиток цих рослин відбувається за такою схемою. Насіння проростає навесні та формує розетку листя, яка на початку літа нагадує ззовні рослини багаторічного типу розвитку, але не випускає квітконосу одночасно з однорічними рослинами. Натомість наприкінці літа, коли однорічні рослини вже достигають та починають всихати, рослини з «проміжним» типом розвитку випускають квітконос (серпень-початок вересня). Вони встигають сформувати

плоди до настання морозів, але не припиняють своєї життєдіяльності та йдуть на зимівлю у вигляді розетки. Варто зазначити, що їхня розетка листя не така розвинена, як у багаторічних рослин звичайного типу (рис. 29).



Рисунок 29. – Розетки листя рослин із багаторічним (ліворуч) та «проміжним» (праворуч) типами розвитку напередодні зими (фото авторів)

Навесні водночас з багаторічними рослинами такі проміжні форми знову випускають квітконос та формують другий урожай плодів за життя. На рисунку 30 представлено вигляд рослин різних типів розвитку навесні після сходження снігового покриву.



А Б В

Рисунок 30. – Рослини лунарії різного типу розвитку навесні (квітень): А – залишки однорічної рослини; Б – рослина з «проміжним» типом розвитку; В – рослина з багаторічним типом розвитку (фото авторів)

Після другого квітнення рослини з «проміжним» типом розвитку, водночас із достиганням плодів, починають всихати та відмирають. Отже, їхній

тип розвитку є чимось середнім між однорічними та багаторічними рослинами. Не викликає сумніву той факт, що такі рослини, які з'являються тільки в комбінації схрещування, де як материнський компонент виступав однорічний вид, відчувають вплив материнської цитоплазми та цитоплазматичних генів при формуванні типу свого розвитку. Можливо, що цитоплазма однорічного виду стимулює квітнення таких рослин уже в перший рік розвитку, хоча й пізніше, ніж у типових однорічних, та примушує їх завершувати свій життєвий цикл на другому році життя, не продовжуючи його далі, як у рослин з типовим багаторічним типом розвитку.

3.2.4. Успадкування типу розвитку гібридами F_2 комбінації схрещування L. annua × L. rediviva

Гібриди першого покоління комбінації схрещування *L. annua × L. rediviva* також дали шляхом самозапилення наступне покоління насіння. Воно так само висівалося окремо від кожного гібриду і в польових умовах, і в умовах фітотрону. Популяції рослин F_2 аналізувалися за ознаками, на які звернули увагу, серед них був і тип розвитку рослин. Вигляд рослин однієї з популяцій на момент початку квітнення однорічних рослин представлено на рис. 31.



Рисунок 31. – Популяція гібридів F_2 комбінації схрещування *L. annua × L. rediviva* на момент квітнення рослин з однорічним типом розвитку (фото авторів)

У таблиці 10 представлено результати аналізу кількох популяцій рослин F2 від комбінації схрещування *L. annua* × *L. rediviva*.

Таблиця 10

Розщеплення за типом розвитку в популяціях гібридів F_2 комбінації схрещування *L. annua* × *L. rediviva*

Умови вирощування	Кількість рослин F_2, шт.			Модель розщеплення	χ^2
	однорічний тип розвитку	проміжний тип розвитку	багаторічний тип розвитку		
Польові (1)	10	9	27	3:1	6,52 0,26
Польові (2)	8	5	9	3:1	13,60 1,52
Польові (3)	5	3	20	3:1	0,19 0,76
Фітотрон (4)	9	4	54	3:1	1,12 4,78
Σ	32	21	110	3:1	4,91 2,50

$\chi^2_{0,05}(df=1) = 3,84$; $_{0,01} = 6,64$

Із таблиці 10 видно, що рослини з «проміжним» типом розвитку траплялися в кожній проаналізованій популяції F_2 та складали досить вагому її частину. При аналізі розщеплення за типами розвитку ці рослини можуть бути приєднані до групи рослин з однорічним типом розвитку, зважаючи на їхнє квітнення вже в перший рік життя, або до групи багаторічних рослин, зважаючи на їхнє перезимовування та квітнення й на другий рік життя. Нами був розрахований показник χ^2 для обох випадків об'єднання рослин «проміжного» типу з двома іншими групами. У таблиці 10 верхній рядок наводить розрахунок значення χ^2 для варіанту об'єднання рослин «проміжного» типу з однорічними, нижній – з багаторічними рослинами.

Як свідчать дані таблиці 10, при аналізі окремих популяцій, за виключенням лише популяції 2, у випадку об’єднання рослин «проміжного» типу з однорічними рослинами, розщеплення не суперечить висунутій нами гіпотезі про модель розщеплення 3:1. Щодо згаданої популяції, то відхилення в розщепленні від теоретичної моделі може бути пояснене малою вибіркою цієї популяції, що, безумовно, впливає на статистичні показники. Тому цю популяцію можна не брати до уваги, тим більше, що при об’єднанні рослин «проміжного» типу з багаторічними рослинами цієї популяції модель розщеплення підтверджується.

При узагальненому аналізі за всіма популяціями ми теж бачимо відповідність отриманого розщеплення висунутій гіпотезі за будь-якого варіанту об’єднання рослин «проміжного» типу з двома іншими групами рослин за типом розвитку.

Отже, стосовно генетичного контролю типу розвитку рослин лунарії можна зробити наступні висновки. Тип розвитку рослин роду лунарія контролюється моногенно з домінуванням багаторічного типу розвитку над однорічним. Але при цьому спостерігається суттєвий вплив материнського компонента гібрида, тобто має місце явище материнського ефекту на прояв ознаки «тип розвитку рослин». Вочевидь, цитоплазма багаторічного виду збільшує в F_2 кількість рослин з цим типом розвитку. А цитоплазма однорічного виду стимулює квітнення уже на першому році життя окремих багаторічних рослин, які ідентифікуються нами як рослини із «проміжним» типом розвитку, та відрізняються від обох вихідних видів.

РОЗДІЛ 4
УСПАДКУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК ЛУНАРІЄЮ

4.1. Успадкування гібридами F_1 вмісту хлорофілів *a* та *b* та їхнє співвідношення

Кількісний вміст хлорофілів та їхнє співвідношення в поєднанні з іншими пігментами обумовлюють забарвлення рослин та його відмінності. Хлорофіл *a* має синьо-зелений відтінок, а хлорофіл *b* – жовто-зелений відтінок. Загальний колір рослин, який сприймається оком, є результатом сприйняття наявності в рослинах не тільки хлорофілів, але й каротиноїдів, ксантофілів та інших рослинних пігментів, присутніх у менших кількостях.

Два види рослин роду лунарія відрізняються за забарвленням листків (див. розділ 2). Багаторічний вид – лунарія оживаюча – має темно-зелене забарвлення, в той час як однорічний – лунарія однорічна – світло-зелений. Міжвидові гібриди лунарії в обох реципрокних комбінаціях мали зелене забарвлення, яке відрізнялося від батьківських форм (рис. 32). Нами було визначено вміст хлорофілів *a* та *b* у вихідних батьківських видах та міжвидових гібридів лунарії (табл. 11).



Рисунок 32. – Забарвлення листка в гібрида F_1 міжвидового схрещування рослин роду лунарія порівняно з батьківськими видами (фото авторів)

Як видно з таблиці 11, вміст обох видів хлорофілу в багаторічного виду порівняно з однорічним більш ніж у 3 рази вищий, що й зумовлює його більш темне забарвлення. Гібриди F_1 обох комбінацій мають значно менший від багаторічного виду вміст хлорофілу *a*. Показники вмісту хлорофілу *b* в обох комбінаціях гібридних рослин наближаються до вмісту в багаторічному виді, а в гібрида *L. rediviva* × *L. annua* значно перевищують вміст цього хлорофілу в однорічному виді.

Таблиця 11

Вміст хлорофілів *a* та *b* у вихідних видів та гібридів F_1 реципрокних міжвидових схрещувань

Генотип (комбінація схрещування)		Вміст хлорофілу a	Вміст хлорофілу b	Співвідношення хлорофілів a/b
1	*Lunaria annua*	$0,47^{*2,4} \pm 0,02$	$0,16^{*2,4} \pm 0,03$	2,9
2	*Lunaria rediviva*	$1,8^{*3,4} \pm 0,15$	0,6 ± 0,08	3,0
3	*L. annua* × *L. rediviva*	0,67 ± 0,25	0,5 ± 0,22	1,3
4	*L. rediviva* × *L. annua*	0,62 ± 0,05	0,44 ± 0,03	1,4

*– відмінності між вказаними варіантами суттєві при P=0,95

Цікавим виявився той факт, що співвідношення хлорофілів у вихідних видів майже однакове та дорівнює приблизно 3. Гібриди F_1 обох комбінацій також дали майже однакове співвідношення хлорофілів між собою, але воно дорівнює 1,3 для комбінації схрещування *L. annua* × *L. rediviva* та 1,4 для комбінації, де материнським компонентом гібриду був багаторічний вид. Тобто співвідношення хлорофілів у гібридах змінилося порівняно з вихідними видами в напрямку зменшення.

Був розрахований ступінь домінування ознак вмісту хлорофілів та їхнього співвідношення в першому поколінні гібридів та проведена інтерпретація отриманих результатів. Дані наведено в таблиці 12.

Таблиця 12

Ступінь домінування ознак вмісту хлорофілів *a*, *b* та їхнього співвідношення в міжвидових гібридів F_1 лунарії

Комбінація схрещування	Вміст хлорофілу *a*	Вміст хлорофілу *b*	Співвідношення хлорофілів *a/b*
L. annua × *L. rediviva*	- 0,699	0,545	- 33
L. rediviva × *L. annua*	- 0,774	0,272	- 31

Із даних таблиці 12 видно, що вміст обох видів хлорофілів успадковується гібридами F_1 за принципом проміжного домінування (напівдомінування), але у випадку вмісту хлорофілу *a* це – негативне напівдомінування, а у випадку хлорофілу *b* – позитивне. Співвідношення ж хлорофілів виявило значне негативне наддомінування.

Нами був розрахований показник справжнього гетерозису для цих ознак (таблиця 13).

Таблиця 13

Справжній гетерозис ознак вмісту хлорофілів *a*, *b* та їхнє співвідношення в міжвидових гібридів F_1 лунарії, %

Комбінація схрещування	Вміст хлорофілу *a*	Вміст хлорофілу *b*	Співвідношення хлорофілів *a/b*
L. annua × *L. rediviva*	-62,7	-16,6	-56,6
L. rediviva × *L. annua*	-65,5	-26,6	-53,3

Як свідчать дані таблиці 13, справжній гетерозис в усіх випадках виявився від'ємним і коливався від - 16,6 % до - 65,5 %, залежно від ознаки та комбінації схрещування.

Отже, можна зробити висновок, що гібриди F_1 обох комбінацій мають значно менший вміст хлорофілу *a* порівняно з лунарією багаторічною. Так само зменшення вмісту даного пігменту відбивається на показнику співвідношення хлорофілів, який у гібридів обох комбінацій схрещувань є меншим за обидві батьківські форми. Кількість хлорофілів успадковується за принципом проміжного домінування, коли значення показників ознак гібридів F_1 перебувають між значеннями цих показників у батьківських формах.

4.2. Прояв фенотипової варіації кількісних ознак розмірів листка та плода у вихідних видів

Кожна ознака, яка проявляється в рослинах, має межі фенотипової варіації – різницю в прояві в конкретних особин популяції. Існують допустимі межі коливання ознак від середньої. Чим меншим є відхилення значень особин від середньої, тим менше коливається прояв цієї ознаки і тим більше вона є стабільною. А тому вона успадковується нащадками також більш стабільно. Для визначення ступеня варіювання значень ознак визначають коефіцієнт фенотипової варіації ознак.

Нами було визначено коефіцієнти фенотипової варіації у вихідних видів *L. rediviva* та *L. annua* для досліджених ознак розміру листкової пластинки («довжина листкової пластинки», «ширина листкової пластинки», «довжина крила листкової пластинки») та проаналізовано цей показник. Результати визначення представлено в таблиці 14.

Як видно з даних таблиці 14, ознака «довжина листкової пластинки», загалом, виявила відносно низький ступінь варіювання. Більшим цей показник був для лунарії оживаючої (багаторічного виду), але й у цьому випадку він сягає тільки 15 %.

Ознака «ширина листкової пластинки» також, подібно до попередньої, виявила низький ступінь варіації. В обох видах коефіцієнт фенотипової варіації був нижчим ніж 10 %.

Таблиця 14

Коефіцієнти фенотипової варіації ознак розміру листкової пластинки та плоду у вихідних видів роду *Lunaria,* %

Ознака	*Lunaria annua*	*Lunaria rediviva*
Довжина листа	7,0±1,5	15,0±3,4
Ширина листа	9,5±2,1	6,7±1,5
Довжина крила листа	44,0±9,0	26,5±5,9
Довжина плоду	5,8±1,3	6,0±1,3
Ширина плоду	8,3±1,9	9,4±2,1

Отже, ознаки «довжина» та «ширина листкової пластинки» залишаються відносно постійними у своєму прояві та не виявляють значної варіабельності і є низько- або середньомінливими.

Інша картина простежується при оцінці варіації фенотипового прояву ознаки «довжина крила листка». Цей показник виявився мінливим. Особливо це стосується однорічного вихідного виду, який характеризується коефіцієнтом фенотипової варіації більш ніж 40 %.

Як видно з таблиці 14, морфометричні показники плоду у вихідних видів залишаються відносно постійними та виявляють низький ступінь варіабельності. В обох видах коефіцієнти фенотипової варіації довжини та ширини плоду не перевищують 10 %.

Отже, можна зробити висновок, що морфометричні показники розмірів листкової пластинки (довжина та ширина), так само, як і морфометричні показники розмірів плоду, виявляють відносно високий рівень стабільності свого фенотипового прояву. За коефіцієнтами фенотипової варіації їх можна віднести до низькомінливих або середньомінливих. Водночас ознака «довжина крила листкової пластинки» виявила значно меншу стабільність і є високомінливою ознакою.

Надалі для визначення рівня генетичної детермінованості цих ознак і направленості домінування були розраховані коефіцієнти успадковуваності та ступені домінування.

4.3. Успадкування гібридами F_1 морфометричних показників листкової пластинки

Розміри листкової пластинки вкрай важливі для розвитку та успішного існування рослин. Чим більша площа фотосинтезуючої поверхні рослини, тим більше утворюється органічної речовини та енергії для здійснення життєвих процесів. Якщо рослина має велике, добре розвинене листя, вона здатна краще витримувати умови навколишнього середовища та формувати більшу кількість насіння.

Основними морфометричними показниками листкової пластинки є довжина та ширина листя. Рослини роду лунарія мають серцеподібні листкові пластинки, і обидва її види дещо відрізняються за морфологією листкової пластинки один від одного (дивись розділ 2). Зокрема, існують відмінності у формі основи листа.

Багаторічний вид – лунарія оживаюча – має при основі листка великі вирости (крила). Однорічний вид має погано виражені та невеличкі за розміром крила при основі листкової пластинки (рис. 33. А та Б).

При дослідженні вихідних видів та отриманих міжвидових гібридів роду лунарія вимірювалися та аналізувалися такі показники: довжина листкової пластинки, ширина листкової пластинки та довжина крила листкової пластинки (рис. 34).

Визначені морфометричні показники листкової пластинки рослин роду лунарії наведено в таблиці 15.



А Б

Рисунок 33. – Форма основи листкової пластинки (А – однорічний вид; Б – багаторічний вид) (фото авторів)



Рисунок 34. – Морфометричні показники листкової пластинки лунарії (схема та фото авторів)

Таблиця 15

Морфометричні показники листкової пластинки вихідних видів та міжвидових гібридів F_1 лунарії

Генотип (комбінація схрещування)		Довжина листкової пластинки, см	Ширина листкової пластинки, см	Довжина крила листкової пластинки, см
1	*Lunaria annua*	$9,5^{*2,3} \pm 0,14$	$10,2^{*2,3,4} \pm 0,22$	$1^{*2,3,4} \pm 0,06$
2	*Lunaria rediviva*	$9,0^{*3,4} \pm 0,12$	$11,4^{*3,4} \pm 0,14$	$2^{*3,4} \pm 0,12$
3	*L. annua* × *L. rediviva*	$10,5 \pm 0,22$	$13,5^{*4} \pm 0,30$	$1,5 \pm 0,01$
4	*L. rediviva* × *L. annua*	$10,0 \pm 0,24$	$12,5 \pm 0,12$	$1,5 \pm 0,01$

* – відмінності між вказаними варіантами суттєві при P=0,95

Як видно з даних таблиці 15, вихідні види статистично відрізняються між собою за всіма визначеними показниками листкової пластинки.

За показником «довжина листкової пластинки» однорічний вид – лунарія однорічна – виявив статистично достовірні відмінності лише від гібридів у комбінації, де материнським компонентом був багаторічний вид. Водночас багаторічний вид за цією ознакою достовірно відрізняється від гібридів обох комбінацій схрещувань.

За показником «ширина листкової пластинки» всі досліджені варіанти генотипів статистично відрізнялися один від одного, що підтверджується розрахованим t-критерієм Ст’юдента.

Що ж до ознаки «довжина крила листкової пластинки», то за нею також була зафіксована достовірна різниця між вихідними (батьківськими) видами та між цими видами і міжвидовими гібридами F_1 обох комбінацій схрещування. Різниці між самими реципрокними гібридами не спостерігалося.

Для встановлення принципу успадкування було розраховано ступінь домінування ознак у гібридах першого покоління. Ступінь домінування ознак представлено в таблиці 16.

Таблиця 16

Ступінь домінування морфометричних показників листкової пластинки у міжвидових гібридів F_1 лунарії

Комбінація схрещування	Довжина листкової пластинки	Ширина листкової пластинки	Довжина крила листкової пластинки
L. annua × *L. rediviva*	5	4,5	0
L. rediviva × *L. annua*	3	2,8	0

Із даних таблиці 16 видно, що ознаки «довжина листкової пластинки» та «ширина листкової пластинки» успадковуються гібридами F_1 за принципом позитивного наддомінування. Ознака «довжина крила листкової пластинки» успадковується за принципом проміжного успадкування, коли прояв ознаки гібридних рослин перебуває на рівні між батьківськими видами.

Оскільки морфометричні ознаки листкової пластинки виявили позитивне наддомінування, тобто перевищення вихідних форм гібридами, було розраховано відсоток справжнього гетерозису щодо прояву цих ознак. Дані наведено в таблиці 17.

Із таблиці видно, що відсоток справжнього гетерозису для ознаки «довжина листкової пластинки» склав більш ніж 10 % для комбінації схрещування *L. annua* × *L. rediviva* та трохи більше 5 % для реципрокної комбінації схрещування. Тобто справжній гетерозис для комбінації *L. annua* × *L. rediviva* майже вдвічі перевищує справжній гетерозис для реципрокної комбінації.

Таблиця 17

Справжній гетерозис морфометричних показників листкової пластинки у міжвидових гібридів F_1 лунарії, %

Комбінація схрещування	Довжина листкової пластинки	Ширина листкової пластинки	Довжина крила листкової пластинки
L. annua × *L. rediviva*	10,5	18,4	-25
L. rediviva × *L. annua*	5,2	9,6	-25

Справжній гетерозис за ознакою «ширина листкової пластинки» виявив подібний до описаної вище ознаки «довжина листкової пластинки» ефект. Гібриди F_1 від схрещування *L. annua* з *L. rediviva* проявили вдвічі більший справжній гетерозис порівняно з реципрокною комбінацією. Для цієї ознаки він склав 18,4 % та 9,6 %, відповідно.

Підсумовуючи все викладене, можна зробити висновок, що прояв морфометричних ознак листкової пластинки в однорічного та багаторічного видів статистично достовірно різний. Міжвидові гібриди F_1 обох комбінацій схрещувань відрізнялися від батьківських форм та майже не відрізнялися між собою. Ознаки «довжина листкової пластинки» та «ширина листкової пластинки» успадковуються гібридами F_1 за принципом позитивного наддомінування, а ознака «довжина крила листкової пластинки» – за принципом проміжного успадкування.

4.4. Успадкування гібридами F_1 морфометричних показників квітки

Розміри квітки – одна із систематичних ознак, яка може бути використана для визначення видів рослин. Квітки сприяють приваблению комах-запилювачів та більш вдалому розмноженню статевим шляхом. Квітка лунарії має дві основні характеристики: діаметр квітки та довжину трубки квітки. Діаметр

квітки впливає на помітність квітки для комахи, а більш довга трубка дозволяє зробити суцвіття більш пухким та забезпечує кращий доступ до квітки комах-запилювачів, що сприяє перехресному запиленню рослин.

Морфометричні показники квітки, які визначалися в цій роботі, представлені на рисунку 35.

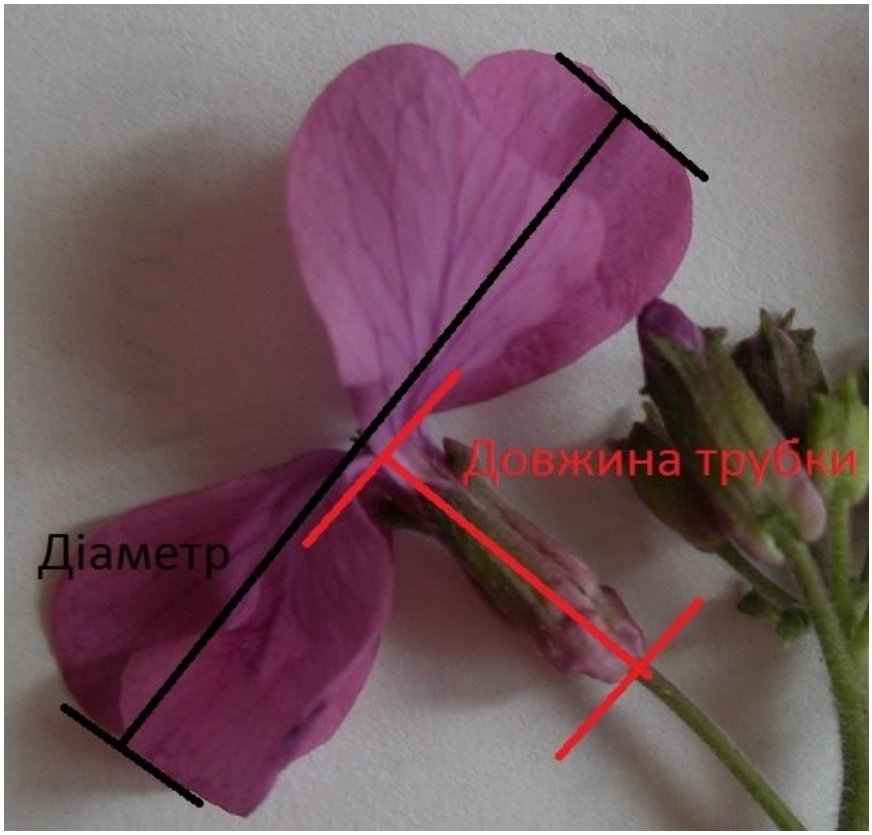


Рисунок 35. – Морфометричні показники квітки лунарії
(схема та фото авторів)

Дані щодо значень показників «діаметр квітки» та «довжина трубки квітки» представлено в таблиці 18.

Таблиця 18

Морфометричні показники квітки вихідних видів та гібридів F_1 від міжвидових схрещувань рослин роду лунарія

Генотип (комбінація схрещування)		Діаметр квітки, см	Довжина трубки квітки, мм
1	*Lunaria annua*	2,2 ± 0,12	$9,4^{*3,4}$ ± 0,32
2	*Lunaria rediviva*	2,3 ± 0,14	$9,8^{*3,4}$ ± 0,24
3	*L. annua* ×*L. rediviva*	2,6 ± 0,70	$12,1^{*4}$ ± 0,16
4	*L. rediviva* × *L. annua*	2,5 ± 0,55	11,3 ± 0,14

* – відмінності між вказаними варіантами суттєві при P=0,95

Із даних таблиці 18 видно, що за показником «діаметр квітки» вихідні види не відрізняються між собою. Так само не зафіксовано статистично достовірних відмінностей між батьківськими видами та гібридами F_1 від міжвидових схрещувань. Реципрокні комбінації гібридів так само не відрізнялися між собою за цією ознакою.

Ознака «довжина трубки квітки» статистично не відрізняється у вихідних видів, але виявляє достовірні відмінності і між гібридами реципрокних комбінацій, і між гібридами та вихідними видами.

Для встановлення характеру успадкування гібридами F_1 ознаки «довжина трубки квітки» було розраховано ступінь домінування (таблиця 19). Виявилося, що ця ознака успадковується за принципом позитивного наддомінування.

У таблиці 19 наведено також результати розрахунку значень справжнього гетерозису для ознаки «довжина трубки квітки». Як видно з таблиці, найбільше значення справжнього гетерозису для цієї ознаки виявили гібриди F_1 комбінації схрещування *L. annua* × *L. rediviva* – 23,5 %.

Таблиця 19

Ступінь домінування та показники справжнього гетерозису для ознаки «довжина трубки квітки» в міжвидових гібридів F_1 лунарії

Комбінація схрещування	Ступінь домінування	Справжній гетерозис, %
L. annua × *L. rediviva*	12,5	23,5
L. rediviva × *L. annua*	8,5	15,3

Отже, можна зробити висновок, що ознака «довжина трубки квітки» успадковується гібридами першого покоління за принципом позитивного надддомінування. Водночас виявляється справжній гетерозис у межах від 15 до більш ніж 23 %.

4.5. Успадкування гібридами F_1 морфометричних показників плоду

Плід – це вмістилище насіння та основа, яка зберігає наступні покоління рослин будь-якого виду. Утворення плоду – це кульмінація та мета статевого розмноження рослин.

Лунарія формує плоди типу стручечок. Але стручечки видів відрізняються один від одного. Однорічний вид лунарії – лунарія однорічна – формує більш округлий стручечок, що за своїм зовнішнім виглядом нагадує звичайний овал (рисунок 36). Багаторічний вид також формує стручечок, а не стручок, проте його плоди більш витягнуті та нагадують видовжений овал. Морфометричні показники плоду, які характеризують його зовнішню форму, – довжина та ширина плоду. На рисунку 36 показано, як саме вимірювалися ці показники в рослинах роду лунарія. Результати проведених вимірів наведено в таблиці 20.

Кількість насіння, що формується в одному плоді, – це гарний показник загальної продуктивності та врожайності рослин. Він також характеризує пристосованість рослин до тих чи інших умов існування. Чим більше насіння

формується в одному плоді, тим більше їх знаходиться на рослині загалом і тим кращий економічний ефект від вирощування цих рослин. Рослини роду лунарія цінуються не тільки як декоративні, але і як олійні рослини. Їхня олія через високий вміст нервонової кислоти останнім часом усе більш цінується на світовому ринку.

З іншого боку, кількість насіння, яке формується в одному плоді під час гібридизації (особливо міжвидової), — це ще й показник успішності проведення схрещувань та здатності рослин до гібридизації.

Нами під час проведення міжвидових схрещувань підраховувалася кількість насіння, яке формували як вихідні види при самозапиленні (використовувались ізолятори та умови фітотрону, щоб уникнути перехресного запилення) та при перехресному запиленні в межах кожного виду, так й отримані міжвидові гібриди лунарії в реципрокних комбінаціях. Гібриди F_1 вирощувались в умовах фітотрону, що виключало можливість перехресного запилення рослин комахами-запилювачами. Результати підрахунку кількості насінин в одному плоді наведено в таблиці 20.

Із даних таблиці 20 видно, що морфометричні показники плоду лунарії у вихідних видів статистично достовірно відрізняються один від одного.

Ознака «довжина плоду» в гібридах F_1 обох комбінацій від міжвидових схрещувань має достовірну відмінність від вихідних батьківських форм. Окрім того, між реципрокними комбінаціями схрещування також зафіксована статистично підтверджена відмінність.



Рисунок 36. – Морфометричні показники плоду (схема та фото авторів)

Таблиця 20

Морфометричні показники плоду вихідних видів та гібридів F_1 від міжвидових схрещувань рослин роду лунарія

Генотип (комбінація схрещування)		Довжина плода, см	Ширина плода, см	Кількість насінин у плоді, шт
1	*Lunaria annua*	$4,0^{*2,3,4} \pm 0,04$	$2,9^{*2,4} \pm 0,04$	$5^{*2,4} \pm 0,08$
2	*Lunaria rediviva*	$5,3^{*3,4} \pm 0,32$	$1,8^{*3,4} \pm 0,24$	$6^{*3,4} \pm 0,14$
3	*L. annua* ×*L. rediviva*	$4,35^{*4} \pm 0,07$	$2,95^{*4} \pm 0,07$	$4,65^{*4} \pm 0,36$
4	*L. rediviva* × *L. annua*	3,65 ± 0,05	2,5 ± 0,04	2,15 ± 0,17

* – відмінності між вказаними варіантами суттєві при P = 0,95

Щодо ознаки «ширина плоду», то міжвидові гібриди F_1 також виявили статистично достовірну відмінність між собою в показниках. Але варто

зазначити, що гібрид комбінації схрещування *L. annua* × *L. rediviva* за показником «ширина плода» достовірно відрізняється і від багаторічного виду – лунарії оживаючої, і від гібриду *L. rediviva* × *L. annua*. Водночас він має значення цього показника майже на рівні батьківського однорічного виду, який виступав материнським компонентом у цій комбінації схрещування. Гібрид зворотної комбінації відрізняється від обох батьківських форм та перебувають за значеннями майже посередині між ними. Для визначення типу успадкування цих ознак міжвидовими гібридами F_1 було розраховано ступінь їхнього домінування. Розраховані показники представлено в таблиці 21.

Кількість насіння, що формується в одному плоді, виявляє статистично достовірні відмінності між вихідними видами лунарії. Багаторічний вид у середньому формує більше насінин за однорічний вид. Гібриди F_1 обох комбінацій схрещування формували менше насінин на один плід. Але якщо як материнський організм виступав однорічний вид, то кількість насінин перебувала майже на рівні батьківського виду, тоді як гібрид з багаторічним видом як материнська форма давав менше насінин на один плід порівняно з обома батьківськими формами. Для цього показника також був розрахований ступінь домінування, який представлено в таблиці 21.

Таблиця 21

Ступінь домінування морфометричних показників плоду в гібридів F_1 міжвидових схрещувань лунарії в реципрокних комбінаціях

Комбінація схрещування	Довжина плода, см	Ширина плода, см	Кількість насінин у плоді, шт
L. annua × *L. rediviva*	-0,46	1,09	-1,7
L. rediviva × *L. annua*	-1,54	0,27	-6,7

Із даних таблиці 21 видно, що ознака «довжина плода» успадковується гібридами F_1 за принципом негативного наддомінування для комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua*, тоді як для реципрокної комбінації ця ознака успадковується за проміжним типом. Ознака «ширина плоду» успадковується за принципом позитивного наддомінуваня для комбінації схрещування *L. annua*× *L. rediviva*. А для комбінації *L. rediviva* × *L. annua* показник ступеня домінування наближується до 0, що свідчить про проміжне успадкування цієї ознаки гібридами такої комбінації.

Кількість насінин на один плід успадковується за принципом негативного наддомінування, про що свідчать розраховані цифри цього показника для гібридів обох реципрокних комбінацій схрещування.

Також було визначено відсоток справжнього гетерозису цих морфометричних показників плоду та кількості насіння, яке формується на один плід. Цифри наведено в таблиці 22.

Таблиця 22

Справжній гетерозис морфометричних показників плоду в міжвидових гібридів F_1 лунарії, %

Комбінація схрещування	Довжина плода	Ширина плода	Кількість насінин
L. annua × *L. rediviva*	-17,9	1,7	-22,5
L. rediviva × *L. annua*	-31,1	-13,8	-64,2

Як видно із даних таблиці 22, відсотки справжнього гетерозису є від'ємними. Виключення становить лише ознака «ширина плоду» для комбінації схрещування, де як материнський використовувався однорічний вид. Гібриди F_1 цієї комбінації виявили позитивний справжній гетерозис у розмірі 1,7 % порівняно з кращою батьківською формою.

Отже, із викладеного можна зробити висновок, що для вихідних видів ознаки «довжина плоду» та «ширина плоду» мають статистично достовірні відмінності. Отримані реципрокні міжвидові гібриди також відрізняються і між собою, і від вихідних видів. Ці ознаки успадковуються за принципом негативного та позитивного наддомінування, а також за проміжним типом. Успадкування ознак залежить від комбінації схрещування. Кількість насіння, що формується на один плід, відрізняється у вихідних видів та достовірно зменшується в гібридах (особливо – у гібридах комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua*). Кількість насінин на один плід успадковується гібридами першого покоління за принципом негативного наддомінування.

4.6. Успадковуваність кількісних морфологічних ознак листка та плоду в роді лунарія

Одним із показників того, як успадковується ознака та який внесок у прояв цієї ознаки вносить генотип, а яка частка у формуванні ознаки належить впливу факторів навколишнього середовища, можна вважати коефіцієнт успадковуваності в широкому розумінні (H^2). Його розрахунок заснований на порівнянні дисперсії батьківських (вихідних) форм та дисперсій ознак у другому поколінні гібридів.

4.6.1. Успадковуваність гібридами F_2 морфометричних показників листкової пластинки

Для визначення успадковуваності ознак листка було проаналізовано кілька популяцій другого покоління реципрокних міжвидових гібридів лунарії та вихідних видів за морфометричними показниками листкової пластинки та встановлено дисперсію цих показників (табл. 23).

Використовуючи отримані дані, було розраховано коефіцієнт успадковуваності ознак у широкому розумінні гібридами другого покоління (H^2). Отримані дані увійшли до таблиці 24.

Таблиця 23

Дисперсія морфометричних показників листкової пластинки у вихідних видів та міжвидових гібридів F_2 лунарії

Генотип	Довжина листкової пластинки	Ширина листкової пластинки	Довжина крила листкової пластинки
Lunaria annua	0,37	0,94	0,19
Lunaria rediviva	1,94	0,58	0,28
L. annua × *L. rediviva*	1,77	1,23	0,32
L. rediviva × *L. annua*	1,58	1,43	0,25

Таблиця 24

Коефіцієнти успадковуваності морфометричних ознак листкової пластинки в міжвидових гібридів F_2 лунарії

Комбінація схрещування	Довжина листкової пластинки	Ширина листкової пластинки	Довжина крила листкової пластинки
L. annua × *L. rediviva*	0,51	0,41	0,26
L. rediviva × *L. annua*	0,45	0,48	0,08

Як видно з таблиці 24, коефіцієнт успадковуваності ознак у широкому розумінні для кожної з досліджуваних ознак виявляє свої особливості. Так, ознака «довжина листкової пластинки» успадковується з досить високим коефіцієнтом успадковуваності, який перебуває на рівні 0,51 для комбінації

з однорічним видом як материнським. Реципрокна комбінація виявила дещо нижчий рівень успадковуваності цієї ознаки (0,45), але все одно він є відносно високим та наближується до показника попередньої комбінації. Це свідчить про те, що обидві комбінації мають подібні показники, тобто не виявлено різниці між реципрокними гібридами. Водночас такий рівень коефіцієнта вказує на те, що генотипова складова в успадкуванні ознаки «довжина листкової пластинки» досить висока і сягає майже половини фенотипового прояву цієї ознаки.

Щодо ознаки «ширина листкової пластинки», коефіцієнт успадковуваності цієї ознаки в широкому розумінні виявляє подібну до попередньої ознаки тенденцію. Однак слід зазначити, що обчислені показники дещо нижчі від показників для ознаки «довжина листкової пластинки». Комбінація *L. annua* × *L. rediviva*виявила коефіцієнт успадковуваності лише на рівні 0,41, в той час як реципрокна комбінація мала дещо більший рівень показника – 0,48. Отже, обидві комбінації мають подібні коефіцієнти, тобто залежності від материнського компонента схрещування не виявляються. Для ознаки «ширина листкової пластинки» вплив генотипової складової прояву навіть зменшується порівняно з ознакою «довжина листкової пластинки», тобто вплив факторів навколишнього середовища на фенотиповий прояв цієї ознаки більш суттєвий. Жодна комбінація не виявила коефіцієнта більше 0,5 для ширини листкової пластинки, але все ж таки він є відносно високим.

Найменшими виявилися коефіцієнти успадковуваності ознаки «довжина крила листкової пластинки». Для обох комбінацій схрещувань цей коефіцієнт перебуває на низькому рівні та вказує на великий вплив умов навколишнього середовища у формуванні фенотипового прояву цієї ознаки. Для неї добре помітна різниця між реципрокними комбінаціями. Комбінація, де як материнський виступає однорічний вид, виявила суттєво більший коефіцієнт (0,26) порівняно з реципрокною комбінацією. Гібриди від міжвидових схрещувань з багаторічним видом як материнського мають дуже низький коефіцієнт – 0,08, що вказує на майже повну відсутність впливу генотипу на прояв даної ознаки. Отже, можна сказати, що розвиток крил при основі листа

перебуває під дуже сильним впливом факторів навколишнього середовища та майже не обумовлений впливом генотипової складової формування ознаки.

Листкова пластинка рослин роду лунарія має таку морфологічну особливість, яка стосується кута відходження нижніх жилок другого порядку від центральної жилки. Цей кут справа та зліва на листковій пластинці відрізняється: з одного боку він завжди більший ніж з іншого. Це виявляється у двох вихідних видів – лунарії однорічної та лунарії оживаючої, – а також фіксується в гібридах від міжвидових схрещувань (рис. 37).

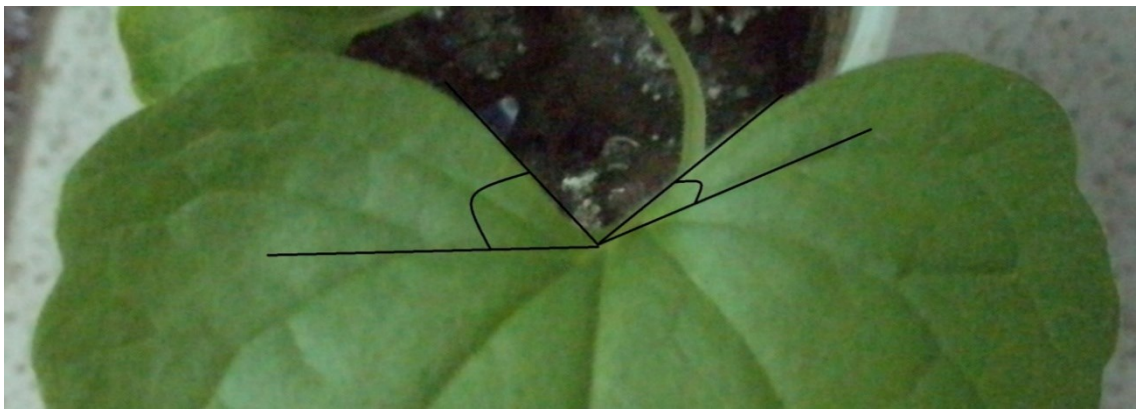


Рисунок 37. – Кути відходження нижніх жилок другого порядку на листковій пластинці рослин роду лунарія (фото авторів)

Було визначено дисперсію цих ознак для вихідних видів та для популяцій рослин другого покоління міжвидових реципрокних гібридів. Результати вимірювання представлено в таблиці 25.

Спираючись на одержані дані, було розраховано коефіцієнт успадковуваності ознак у широкому розумінні гібридами другого покоління (H^2). Отримані дані представлено в таблиці 26.

Як видно з даних таблиці 26, коефіцієнти успадковуваності кутів відходження нижніх жилок від центральної жилки перебувають на дуже високому рівні та не виявляють суттєвих відмінностей між реципрокними комбінаціями.

Таблиця 25

Дисперсія морфометричних показників кута відходження нижніх жилок листкової пластинки від центральної жилки у вихідних видів та міжвидових гібридів F_2 лунарії

Генотип	Більший кут відходження	Менший кут відходження
Lunaria annua	72,0	2,0
Lunaria rediviva	46,9	16,3
L. annua × *L. rediviva*	204,0	87,7
L. rediviva × *L. annua*	182,4	163,9

Таблиця 26

Коефіцієнт успадковуваності ознак кута відходження нижніх жилок від центральної жилки листкової пластинки в міжвидових гібридів F_2 лунарії

Комбінація схрещування	Більший кут відходження	Менший кут відходження
L. annua × *L. rediviva*	0,71	0,93
L. rediviva × *L. annua*	0,68	0,96

Однак треба зазначити, що успадкування меншого з двох кутів відходження на кожній листковій пластинці відбувається майже повністю під контролем генотипу, про що свідчать розраховані показники коефіцієнта успадковуваності, які для цього кута сягають 0,93 та 0,96. Більший із двох кутів листкової пластинки демонструє трохи більшу залежність від факторів навколишнього середовища на формування фенотипового прояву ознаки, але все одно внесок генетичної складової й у цьому випадку дуже високий (коефіцієнти успадковуваності – 0,71 та 0,68).

Отже, можна зробити висновок, що внесок генотипу у фенотиповий прояв ознак «довжина листкової пластинки» та «ширина листкової пластинки» сягає майже 50%, тоді як розміщення жилок на поверхні листкової пластинки перебуває майже повністю під генетичним контролем.

4.6.2. Успадковуваність гібридами F_2 морфометричних показників плоду

Морфометричний розмір плоду (довжина та ширина) є однією з діагностичних ознак для визначення виду всередині роду лунарія. Вихідні види відрізняються за цими показниками. Для визначення частини внеску генотипу й умов навколишнього середовища у вияв цих ознак було розраховано коефіцієнт успадковуваності в широкому розумінні (H^2).

Таблиця 27

Дисперсія морфометричних показників плоду вихідних видів та міжвидових гібридів F_2 лунарії

Генотип	Довжина плоду	Ширина плоду
Lunaria annua	0,05	0,05
Lunaria rediviva	0,09	0,03
L. annua × *L. rediviva*	0,14	0,07
L. rediviva × *L. annua*	0,27	0,16

Для визначення цього показника було проаналізовано кілька популяцій другого покоління гібридів реципрокних міжвидових схрещувань лунарії за морфометричними показниками плоду та встановлено дисперсію цих показників для вихідних видів та гібридів F_2 (табл. 27).

Із використанням отриманих даних було розраховано коефіцієнт успадковуваності ознак у широкому розумінні гібридами другого покоління (H^2). Одержані дані представлено в таблиці 28.

Таблиця 28

Коефіцієнт успадковуваності морфометричних ознак плоду в широкому розумінні в міжвидових гібридів F_2 лунарії

Комбінація схрещування	Довжина плоду	Ширина плоду
L. annua × *L. rediviva*	0,50	0,43
L. rediviva × *L. annua*	0,74	0,75

Дані, наведені в таблиці 28 свідчать, що коефіцієнт успадковуваності ознак у широкому розумінні для кожної з досліджених ознак та комбінації схрещування має свої особливості. Так, ознака «довжина плоду» успадковується з досить високим коефіцієнтом успадковуваності, який знаходиться на рівні 0,50 для гібридів F_2 з однорічним видом як материнський. Це свідчить про значний вплив генотипу на прояв цієї ознаки, що складає половину її фенотипового прояву. Реципрокна комбінація виявила вищий рівень успадковуваності цієї ознаки (0,74). Такий високий рівень свідчить про суттєвий вплив генотипу на формування ознаки «довжина плоду». Отже, ми простежуємо деяку різницю між реципрокними комбінаціями схрещування, що може вказувати на наявність цитоплазматичного впливу на прояв у гібридах ознаки «довжина плоду».

Щодо ознаки «ширина плоду», то коефіцієнт успадковуваності в широкому розумінні для гібридів другого покоління тут подібний до попередньої ознаки. Однак варто зауважити, що цей показник для ознаки «ширина плоду» в комбінації *L. annua* × *L. rediviva* виявився лише на рівні 0,43, тоді як у реципрокній комбінації він значно більший – 0,75. Тобто реципрокні гібридні комбінації характеризуються різними коефіцієнтами успадковуваності, що вказує на наявність цитоплазматичного впливу на прояв даної ознаки.

Якщо порівнювати успадковуваність морфометричних ознак листкової пластинки та плоду, можна сказати, що генотипові складові в контролі варіації

розміру плоду в гібридній комбінації *L. rediviva* × *L. annua* дуже високі (коефіцієнт успадковуваності досягає 0,75). Тоді як у варіації довжини та ширини листкової пластинки та розмірів плоду для реципрокної гібридної комбінації, де як материнський компонент було використано однорічний вид, також як і в варіації ознак розміру листка у комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua*, внесок генотипу та умов навколишнього середовища майже однаковий та значно нижчий.

Отже, можна зробити висновки, що кількісні ознаки розміру листка та плоду характеризуються високими коефіцієнтами успадковуваності, за винятком довжини крила листкової пластинки Для довжини та ширини листкової пластинки ці коефіцієнти наближаються до 0,5, тоді як варіація ознаки «розташування нижніх жилок (кут їхнього відходження) на листку» майже повністю перебуває під генетичним контролем. Морфометричні показники плоду виявили цитоплазматичний ефект при успадкуванні та більшу залежність від генетичної компоненти для комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua*.

РОЗДІЛ 5
КОРЕЛЯЦІЙНІ ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКИ ОЗНАК У РОСЛИН РОДУ ЛУНАРІЯ

Для виявлення можливих взаємозв'язків між дослідженими ознаками розмірів листкової пластинки, квітки та плоду, а також для пошуку зв'язків цих ознак з якісними ознаками – тип верхівки листкової пластинки, тип основи листкової пластинки, тип краю листкової пластинки, наявність кореневих бульб та забарвлення рослин було – визначено фенотипові кореляції між ознаками. Також було досліджено зв'язок досліджених ознак із типом розвитку рослин (однорічний чи багаторічний).

5.1. Кореляції між якісними ознаками лунарії

Серед якісних ознак, які було досліджено в кількох популяціях рослин гібридів F_2 у комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua,* були такі: «форма верхівки листкової пластинки», «форма основи листкової пластинки», «колір рослин» та «форма краю листкової пластинки». Для того, щоб мати можливість оцінити кореляційні взаємозв'язки, ці якісні ознаки було переведено за допомогою розробленої бальної шкали оцінки в цифрові показники (див. розділ 2). Після переведення даних у цифрові показники та проведення розрахунків було отримано результати, які наведено в таблиці 29.

Як бачимо з даних, наведених у таблиці 29, усі розраховані кореляції між проаналізованими ознаками виявили слабкий чи помірний взаємозв'язок.

До слабких позитивних належать зв'язки між ознаками «тип верхівки листка» – «тип основи листка», «тип основи листка» – «тип краю листка», «тип основи листка» – «колір рослин». Водночас між ознаками «тип краю листка» – «тип верхівки листка», «тип основи листка» – «наявність кореневих бульб», «тип краю листка» – «колір рослин», «наявність кореневих бульб» – «тип краю листка» виявлено негативні слабкі коефіцієнти фенотипової кореляції.

Таблиця 29

Фенотипові кореляції між якісними ознаками гібридів F_2 комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua*

Ознака	Тип основи листка	Тип краю листка	Колір рослин	Наявність кореневих бульб
Тип верхівки листка	0,02±0,13	-0,28±0,13	*0,39±0,12*	*0,35±0,16*
Тип основи листка	-	0,01±0,13	0,09±0,13	-0,15±0,16
Тип краю листка	-	-	-0,28±0,13	-0,11±0,17
Колір рослин	-	-	-	*0,45±0,15*

Примітка: курсивом позначений помірний зв'язок між ознаками

Помірні взаємозв’язки виявлено між такими якісними ознаками: «колір рослин» – «тип верхівки листка», «наявність кореневих бульб» – «тип верхівки листа» та «колір рослин» – «наявність кореневих бульб». Усі ці кореляції виявилися позитивними.

Тип верхівки листка, загальний колір рослин та наявність кореневих бульб – це контрастні ознаки вихідних видів, і тому можна висловити припущення, що вони є альтернативними у своєму прояві. Проте гени, які їх контролюють, вочевидь, не належать до однієї групи зчеплення, тобто розташовуються або в різних хромосомах, або, можливо, в одній, але на великій відстані один від одного.

Отже, можна зробити висновок, що якісні ознаки гібридів другого покоління від міжвидових схрещувань лунарії виявляють слабкі позитивні, і негативні кореляційні зв’язки, а частина ознак – навіть помірні позитивні зв’язки між собою.

5.2. Кореляції між кількісними ознаками листкової пластинки, квітки та плоду

Кореляційні взаємозв’язки між кількісними ознаками листкової пластинки наведені в таблиці 30.

Таблиця 30

Кореляційні взаємозв’язки між морфометричними ознаками листкової пластинки лунарії

Ознака	Довжина листкової пластинки	Ширина листкової пластинки	Довжина крила листкової пластинки
Довжина листкової пластинки	-	0,04±0,25	*0,37±0,23*
Ширина листкової пластинки	-	-	0,04±0,25

Примітка: курсивом позначений помірний зв'язок між ознаками

Із даних, наведених у таблиці 30, видно, що кореляція між ознаками «довжина листкової пластинки» – «довжина крила листкової пластинки» показала помірний взаємозв’язок. Зв’язки між іншими ознаками продемонстрували слабку залежність. Усі кореляційні зв’язки між морфометричними показниками листкової пластинки виявилися позитивними.

Визначені фенотипові кореляції між морфометричними ознаками квітки та плоду наведено в таблиці 31.

Таблиця 31

Кореляції між морфометричними ознаками квітки та плоду в лунарії

Ознака	Довжина плоду	Ширина плоду	Діаметр квітки	Довжина трубки квітки
Довжина плоду	-	**-0,61±0,19**	0,04±0,25	0,11±0,25
Ширина плоду	-	-	-0,26±0,24	-0,26±0,24
Діаметр квітки	-	-	-	0,02±0,25

Примітка: напівжирним позначений значний зв’язок між ознаками

Із даних таблиці 31 видно, що існує тісний зв'язок між ознаками «довжина плоду» та «ширина плоду». Про це свідчить значна негативна кореляція між цими ознаками. Усі інші взаємозв’язки виявилися слабкими. Цікавим є той факт, що тільки ознака «ширина плода» має негативні коефіцієнти фенотипової кореляції з усіма проаналізованими морфометричними ознаками квітки та плоду.

У таблиці 32 подано інформацію щодо зв’язків між морфометричними показниками листкової пластинки, квітки та плоду.

Таблиця 32

Кореляції між морфометричними показниками листкової пластинки, квітки та плоду лунарії

Ознака	Довжина листкової пластинки	Ширина листкової пластинки	Довжина крила листкової пластинки
Довжина плоду	-0,02±0,25	0,21±0,25	-0,05±0,25
Ширина плоду	0,04±0,25	-0,04±0,25	0,21±0,25
Діаметр квітки	0,05±0,25	-0,03±0,25	-0,11±0,25
Довжина трубки квітки	-0,12±0,25	0,29±0,25	-0,09±0,25

Із даних таблиці 32 видно, що між розмірами квітки, плоду та листка в рослин другого покоління міжвидових гібридів лунарії простежуються лише слабкі взаємозв'язки, про що свідчать розраховані показники фенотипової кореляції.

Оскільки між цими показниками не виявляється тісного зв'язку, це свідчить про розташування генів, відповідальних за фенотиповий прояв ознак, у різних хромосомах та надає рослинам роду лунарія широкої генетичної мінливості навіть без додаткового використання мутагенів. Незалежне успадкування ознак дає змогу відносно легко знаходити всередині популяції цінні комбінації ознак та використовувати їх для отримання нових генотипів для декоративного або сільськогосподарського використання.

5.3. Кореляції між кількісними та якісними ознаками лунарії

Між якісними та кількісними ознаками лунарії, прояв яких досліджувався, також було визначено коефіцієнти фенотипової кореляції. Результати розрахунків представлено в таблиці 33.

Як видно з даних таблиці 33, серед досліджених пар ознак можна знайти одну пару зі значним взаємозв'язком. Між довжиною листкової пластинки та типом її основи існує значна позитивна фенотипова кореляція (0,62).

Чотири пари ознак, таких як «тип верхівки листка» – «ширина листкової пластинки», «тип основи листка» – «довжина крила листкової пластинки», «довжина плоду» – «наявність кореневих бульб», «ширина плоду» – «тип краю листка» виявили помірний взаємозв'язок. Один із цих помірних розрахованих коефіцієнтів фенотипової кореляції був позитивним (між довжиною крила листкової пластинки та типом основи), решта – негативні.

Більшість ознак, взаємозв'язок яких було оцінено з використанням коефіцієнтів фенотипової кореляції, виявила слабку залежність одна від одної. Серед розрахованих коефіцієнтів присутні і позитивні, і негативні значення.

Таблиця 33

Коефіцієнти фенотипової кореляції між якісними та кількісними ознаками гібридів F_2 від міжвидового схрещування

Ознака	Тип верхівки листка	Тип основи листка	Тип краю листка	Колір рослин	Наявність кореневих бульб
Довжина листкової пластинки	-0,13±0,25	**0,62±0,20**	-0,01±0,25	0,26±0,24	0,06±0,25
Ширина листкової пластинки	*-0,45±0,22*	-0,09±0,25	-0,05±0,25	0,25±0,24	-0,30±0,24
Довжина крила листкової пластинки	-0,12±0,25	*0,31±0,24*	-0,01±0,25	0,24±0,24	-0,21±0,24
Довжина плоду	-0,24±0,24	-0,11±0,25	0,22±0,24	-0,09±0,25	*-0,37±0,23*
Ширина плоду	0,22±0,24	-0,08±0,25	*-0,46±0,22*	0,28±0,24	-0,19±0,25
Діаметр квітки	0,09±0,25	-0,17±0,25	0,28±0,24	0,14±0,25	-0,15±0,25
Довжина трубки квітки	-0,01±0,25	0,11±0,25	0,23±0,24	-0,22±0,24	0,15±0,24

Примітка: курсивом позначений помірний зв'язок між ознаками, напівжирним – значний зв’язок.

Наявність слабких зв’язків свідчить про непов’язане успадкування ознак у особин популяцій. Це вказує на широку генетичну мінливість рослин та можливість ефективних відборів нових комбінацій ознак для використання рослин роду лунарія з декоративною та сільськогосподарською метою.

Як наслідок слабких зв’язків між багатьма якісними та кількісними ознаками, нами було виділено нові зразки з комбінаціями ознак від обох вихідних видів, залучених до схрещування.

5.4. Кореляції між кількісними, якісними ознаками лунарії та типом розвитку рослин

Вихідні види лунарії відрізняються за типом свого розвитку, а тому в популяціях F_2 від міжвидового схрещування спостерігається розщеплення за типом розвитку. Для визначення кореляцій між кількісними, якісними ознаками та типом розвитку показник «тип розвитку» був переведений у цифровий вигляд за принципом:

1 – однорічний тип розвитку;

2 – багаторічний тип розвитку.

Після цього було розраховано коефіцієнти фенотипової кореляції між дослідженими ознаками та типом розвитку рослин. Одержані дані представлено в таблиці 34.

Як видно з даних таблиці 34, тільки ознака «наявність кореневих бульб» виявляє значний позитивний взаємозв’язок із типом розвитку рослин, що може свідчити про зумовленість прояву цієї ознаки типом розвитку рослин. Однорічний вихідний вид у більшості випадків не формує на коренях додаткових потовщень, а має звичайну стрижневу кореневу систему.

Таблиця 34

Кореляційні зв’язки кількісних та якісних ознак лунарії з типом розвитку

Ознака	Кореляція з типом розвитку
Тип верхівки листка	0,05±0,17
Тип основи листка	0,11±0,17
Тип краю листка	0,10±0,17
Колір рослин	0,18±0,16
Наявність кореневих бульб	**0,57±0,14**
Довжина листка	0,09±0,25
Ширина листка	-0,28±0,24
Довжина крила листа	-0,21±0,24
Діаметр квітки	-0,17±0,25
Довжина трубки квітки	0,13±0,25
Довжина плоду	*-0,38±0,23*
Ширина плоду	-0,17±0,25
Кількість насіння	0,07±0,25

Примітка: курсивом позначений помірний зв'язок між ознаками, напівжирним – значний зв’язок.

Інші, і якісні, і кількісні ознаки виявляють слабкий та помірний взаємозв’язок із типом розвитку рослин. Якісні ознаки («тип верхівки листка», «тип основи листка», «тип краю листка» та «колір рослин») мають слабкі позитивні зв’язки з типом розвитку в рослинах роду лунарія.

Кількісні ознаки виявляють як позитивні, так і негативні взаємозв’язки з типом розвитку. Цікавим виявився той факт, що морфометричні показники розмірів плоду (і довжина, і і ширина) мають негативний зв’язок із типом розвитку. Проте, якщо у випадку з шириною плоду цей зв’язок є слабким, то для ознаки «довжина плоду» він посилюється до помірного.

«Довжина листка», «довжина трубки квітки» та «кількість насінин» виявляють слабкий позитивний зв’язок із типом розвитку, тоді як «ширина листка», «довжина крила листка» та «діаметр квітки» мають слабкий позитивний взаємозв’язок із типом розвитку.

Отже, можна зробити висновок, що з типом розвитку найбільш пов’язаними є ознаки наявності кореневих бульб та довжини плоду.

РОЗДІЛ 6
ПЕРСПЕКТИВНІ ЗРАЗКИ ЛУНАРІЇ, ВИДІЛЕНІ СЕРЕД НАЩАДКІВ МІЖВИДОВИХ ГІБРИДІВ

6.1. Опис перспективних зразків від міжвидових схрещувань лунарії

Серед нащадків реципрокних міжвидових гібридів другого покоління деякі рослини після самозапилення виявили однорідність прояву ознак та були виділені як перспективні зразки для декоративних цілей. У комбінації схрещування *Lunaria rediviva* × *Lunaria annua* таких зразків було три (№№ 101-103), у комбінації схрещування *Lunaria annua* × *Lunaria rediviva* – чотири зразки (№№ 201-204). На рисунках 38 та 39 представлено вигляд відібраних зразків.



101 102 103

Рисунок 38. – Зразки № 101 – 103 із комбінації схрещування *Lunaria rediviva* × *Lunaria annua* (фото авторів)



202 203 204 201

Рисунок 39. – Зразки № 201 - 204 з комбінації схрещування *Lunaria annua* × *Lunaria rediviva* (фото авторів)

Усі ці зразки мають багаторічний тип розвитку, але за комбінаціями морфологічних ознак листкової пластинки, забарвленням квітки та рослини загалом відрізняються і від вихідних батьківських видів лунарії, і один від одного. Виділені зразки різняться між собою і за забарвленням віночка квітки. Один зі зразків (№ 203) має біле забарвлення квітки в поєднанні з темно-зеленим загальним забарвленням рослини та багаторічним типом розвитку. Така комбінація ознак, згідно з даними, наведеними в доступній літературі, не траплялася в природі.

6.2. Порівняння морфометричних показників листкової пластинки зразків, виділених із покоління F_3 від міжвидового схрещування лунарії

Виділені зразки було проаналізовано за морфометричними показниками листкової пластинки в порівняльному аспекті з вихідними батьківськими формами. Для визначення прояву ознак було використано розроблену нами бальну шкалу оцінки ознак (табл. 35). Було проаналізовано такі ознаки: «довжина» та «ширина листкової пластинки», «забарвлення листя», «форма верхівки листка», «наявність вушок», «крила листкової пластинки», «край листкової пластинки», «пухирчатість листкової пластинки». Ці ознаки вимірювались у другої пари справжнього листя в період їхнього максимального розвитку, в однорічного виду – під час квітнення, у багаторічного та зразків, які досліджувались, – наприкінці літа. У кожного зразка було проаналізовано по 20 листків, отримані дані було оброблено за допомогою однофакторного дисперсійного аналізу. Результати оцінки представлені в таблиці 36.

Як видно з даних таблиці 36, усі 7 відібраних зразків мають різні комбінації ознак та за тими чи іншими показниками суттєво відрізняються і від вихідних видів, і один від одного.

За ознакою «забарвлення листкової пластинки» два з відібраних зразків – №№ 101 та 201 – повторили світло-зелене забарвлення вихідного однорічного виду, а два зразки – №№ 103 та 202 – темно-зелене забарвлення багаторічної лунарії оживаючої. Інші три зразки виявили проміжні показники цієї ознаки та нагадували за забарвленням гібриди першого покоління від міжвидових схрещувань лунарії.

Таблиця 35

Шкала бальної оцінки ознак рослин роду лунарія

№	Ознака	Ступінь прояву	Бал
1	**2**	**3**	**4**
1	Гіпокотиль: наявність антоціанового забарвлення	відсутнє	1
		наявне	9
2	Гіпокотиль: інтенсивність антоціанового забарвлення	Біле забарвлення	3
		Зелене забарвлення	5
		Слабко-антоціанове	7
		Сильно-антоціанове	9
3	Листок: інтенсивність зеленого забарвлення	Світло-зелене	3
		Зелене	5
		Темно-зелене	7
4	Листок: пухирчатість	Відсутня або дуже слабка	1
		Слабка	3
		Середня	5
		Сильна	7
		Дуже сильна	9
5	Листок: край листової пластинки	Рівний край	1
		Круглі зубці	3
		Кругло-зубчастий край	5
		Зубчастий край	7
		Великі зубці	9
6	Листок: форма верхівки	Гостра (ланцентна)	1
		Вузькотрикутна	3
		Загострена	5
		Широкотрикутна	7
		Округла	9
7	Листок: наявність вушок	Відсутні або дуже дрібні (0,3-0,9 см)	1
		Дрібні (1-1,4 см)	3
		Середні (1,5-2,0 см)	5
		Великі (2,1-2,7 см)	7
		Дуже великі (>2,7 см)	9
8	Листок: крила (кут відходження жилок)	Відсутні або слабко виражені (до 20^0)	1
		Слабко виражені ($21\text{-}40^0$)	2
		Добре виражені ($41\text{-}60^0$)	3
9	Листок: форма основи листка (кут основи листка)	Дуже гострий	1
		Гострий	3
		Майже прямий	5
		Розгорнутий	7
		Дуже розгорнутий	9

Продовження таблиці 35

1	2	3	4
10	Стебло: опушеність	Волоски поодинокі або майже відсутні	1
		Слабке опушення	3
		Середнє опушення	5
		Сильне опушення	7
		Дуже сильне опушення	9
11	Час цвітіння	Один раз у перший рік життя	1
		Два рази (у перший рік життя наприкінці вегетації та навесні другого року життя)	2
		На другий рік життя	3
12	Квітка: забарвлення	Біле	1
		Біло-бузкове	3
		Бузкове	5
		Бузково-червоне	7
		Бузково-фіолетове	8
		Фіолетове	9
13	Рослини: галуження	Відсутнє	1
		Наявне	2
14	Рослини: тип галуження	Відсутнє	1
		Тільки квітконос	3
		Галузиться вся рослина	5
15	Стручок	Майже круглий	1
		Овальний	3
		Витягнуто-овальний	5
		Витягнутий	7
16	Корені: наявність потовщень	Відсутні	1
		Дрібні	3
		Середні	5
		Великі	7
		Дуже великі	9

Для розробки цієї шкали облік прояву ознак проводили наприкінці періоду вегетації. Обсяг вибірки складав, у середньому, – 20 рослин для батьківських форм, 15 рослин для гібридів першого покоління і 150–250 рослин – у F_2 та F_3. Враховували рівень кількісних ознак усіх рослин у рядку, за винятком кількох останніх, для усунення крайового ефекту.

Таблиця 36.

Порівняння морфометричних показників листкової пластинки різних зразків лунарії, у балах

Ознака	*Lunaria annua*	*Lunaria rediviva*	Зразок лунарії							$НІР_{05}$
			101	102	103	201	202	203	204	
Забарвлення листя	3,0	6,5	3,0	5,5	6,5	3,0	6,4	5,7	5,6	0,07
Форма верхівки	2,1	8,7	2,5	5,0	2,2	2,6	2,9	2,7	2,6	0,09
Довжина листка	9,5	9,0	10,1	10,6	9,5	10,5	11,3	9,7	10,9	0,32
Ширина листка	10,2	11,4	11,1	14,7	11,4	8,5	8,8	6,8	8,8	0,35
Наявність крил листкової пластинки	2,6	2,2	2,3	2,1	2,8	2,7	2,3	2,5	2,1	0,07
Наявність вушок	8,6	6,2	7,5	7,2	8,9	7,6	8,9	8,4	8,4	0,19
Край листової пластинки	5,2	2,1	7,3	3,2	7,4	4,2	7,4	4,6	4,5	0,19
Пухирчатість	1,5	2,5	2,7	1,5	7,1	3,7	6,0	3,6	2,6	0,15

За ознакою «форма верхівки листкової пластинки» всі відібрані зразки, за винятком зразків №№ 101 та 103, відрізнялися від обох батьківських форм та виявили проміжне вираження цієї ознаки з відхиленням ближче до однорічного виду, який має гостру кінцівку. Зразки №№ 101 та 103 мають експресію цієї ознаки на рівні вихідного виду *Lunaria annua*.

Ознака «довжина листка» у вихідних видів проявляється схоже, проте зразки №№ 102, 201, 202 та 204 за цією ознакою відрізняються від обох вихідних видів у бік збільшення показника. Зразок № 203 перевищує показник лунарії оживаючої, але недостовірно відрізняється від однорічного виду. Інші зразки мають прояв цієї ознаки на рівні батьківських форм.

Ознака «ширина листка» експресується по-різному у вихідних видах. Багаторічний вид *Lunaria rediviva* має більш широку листкову пластинку. Цікавим виявився той факт, що три зразки, виділені з нащадків комбінації

схрещування *Lunaria rediviva* × *Lunaria annua*, так само за показниками перевищують як однорічний вид, так і зразки з реципрокної комбінації. Зразки №№ 101 та 103 не відрізняються від вихідного батьківського багаторічного виду, який був материнським компонентом такого схрещування, а зразок № 102 достовірно перевищує навіть батьківський вид.

За ознакою «наявність крил листкової пластинки», оціненої в балах, вихідні види достовірно різняться між собою. Що ж до виділених зразків, то частина з них – №№ 101, 102, 202 та 204 – за проявом цієї ознаки не відрізняється від багаторічного виду, а зразки №№ 103, 201 та 203 у прояві цієї ознаки наближаються до однорічної батьківської форми.

Ознака «наявність вушок», виражена в балах, достовірно відрізняється у батьківських формах. Усі виділені зразки відрізняються від багаторічного виду. А зразки №№ 101, 102 та 201, до того ж, відрізняються і від однорічного виду в бік зменшення ступеня прояву ознаки, яка таким чином експресується на проміжному рівні між вихідними видами.

Ознака «край листкової пластинки», що характеризує наявність та ступінь вираження зубців по краю листка, суттєво відрізняється у видів, залучених до схрещування. Зразки, відібрані з другого покоління міжвидових гібридів реципрокних комбінацій схрещування, всі також достовірно відрізняються від вихідних форм. Три зразки – №№ 101, 103 та 202 – перевищують цей показник обох батьківських видів та мають найбільш виражені та багаточисленні зубці. Інші чотири зразки проявляють цю ознаку на проміжному між вихідними видами рівні.

За ознакою «пухирчатість листкової пластинки» батьківські форми також достовірно відрізняються одна від одної. Але серед відібраних зразків спостерігається доволі широке коливання прояву цієї ознаки. Зразок № 102 повторив вихідну однорічну форму. Два зразки – №№ 101 та 204 – не відрізняються в прояві цієї ознаки від багаторічного виду. Два зразки – №№ 201 та 203 перевищують показники вихідних видів, а ще два – №№ 103 та 202 – дуже перевищують цей показник обох батьківських форм.

За результатами оцінки, два зразки №№ 203, 204 передано до Національного центру генетичних ресурсів рослин України (м. Харків) для реєстрації в генетичному фонді рослин, придатних для вирощування в Україні та впровадження у виробництво.

Отже, після аналізу та порівняння морфометричних показників листкової пластинки зразків, виділених із покоління F_2 та отриманих шляхом самозапилення рослин комбінацій схрещування *Lunaria annua* × *Lunaria rediviva* та *Lunaria rediviva* × *Lunaria annua*, можна зробити наступні висновки: вихідні види відрізнялись один від одного за всіма проаналізованими ознаками за виключенням ознаки «довжина листка». Жоден виділений зразок не повторював комбінацій ознак, властивих вихідним формам та іншим виділеним зразкам.

За деякими ознаками («довжина листкової пластинки», «ширина листкової пластинки», «край листкової пластинки» та «пухирчатість») виник ефект перевищення відібраними зразками показників обох батьківських форм (ефект гетерозису).

Інститут рослинництва
ім.В.Я.Юр'єва НААН
Національний центр генетичних
ресурсів рослин України
НЦГРРУ, Московський пр., 142
Харків, 61060, Україна
телефон: +38 0572 921033
факс: +38 057 7797763
e-mail: ncpgru@ gmail.com

Institute of Plant Production
n.a. V.J. Yurjev of NAAS
National Centre for Plant Genetic
Resources of Ukraine
NCPGRU, Moskovs'kyi ave., 142
Kharkiv, Ukraine, 61060
phone: +38 0572 921033
fax: +38 057 7797763
e-mail: ncpgru@ gmail.com

Довідка № 275

від 19 серпня 2015 р.

Видана співробітникам

Запорізького національного університету

Ляху В. О., Бойкій О. А.

про те, що зразки лунарії оживаючої Білий місяць (UJ8200002), Бузковий місяць (UJ8200001) включено до Національного генбанку рослин України.

.

Директор інституту Кириченко В. В.

УКРАЇНА ІНСТИТУТ РОСЛИННИЦТВА ІМ. В. Я. ЮР'ЄВА НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ код 00497178 МІСТО Харків

РОЗДІЛ 7
ОКРЕМІ АСПЕКТИ РОБОТИ З КУЛЬТУРОЮ

7.1. Біохімічна характеристика насіння лунарії

Вміст олії в насінні – це один з основних сільськогосподарсько важливих показників культури. Загальна олійність дозволяє передбачати економічну цінність культури та планувати можливий прибуток при вирощуванні цієї культури як олійної. Лунарія має загальну олійність на середньому рівні в порівнянні з іншими олійними культурами, проте її олія цінується, насамперед, через її біохімічний склад. До жирно-кислотного складу олії лунарії у великій кількості, порівняно з іншими представниками родини капустяних, входить дуже цінна та рідкісна нервонова кислота.

Згідно з нашими дослідженнями, вміст різних кислот, як і загальна олійність, у межах роду лунарія коливається іноді в досить значних межах та, безперечно, дуже залежить від генотипу конкретних зразків.

Дані щодо загальної олійності та жирно-кислотного складу олії рослин роду лунарії різного походження наведено в таблиці 37.

І загальний вміст олії, і співвідношення різних кислот у кожного із зразків різних генотипів відрізнялися один від одного, що вказує на залежність кількості синтезованих олії та жирних кислот у ній від конкретного генотипу особин. Із даних таблиці 37 видно, що окремі генотипи серед міжвидових гібридів F_2 обох комбінацій мають і вищу олійність, і більший вміст нервонової кислоти, ніж вихідні види.

Діапазон коливань вмісту різних кислот, представлений у таблиці 37, вказує на можливість за допомогою індивідуальних відборів створення сортів лунарії з високим вмістом потрібних кислот та підвищення загальної олійності культури.

Таблиця 37

Біохімічні показники насіння лунарії, %

Біохімічний показник	*L. annua*	*L. rediviva*	F_2 *L. annua* × *L. rediviva*	F_2 *L. rediviva* × *L. annua*
Загальна олійність	10-25	13-23	21-25	26-28
Пальметинова кислота	1,5-2,0	2,1-2,5	2,0-2,2	1,5-1,8
Олеїнова кислота	25-27	26-29	28-30	25-28
Лінолева кислота	4,5-4,7	3,1-5,1	4,2-6,0	4,9-5,2
Ліноленова кислота	2,0-2,5	1,5-3,0	3,0-5,2	3,0-4,0
Ерукова кислота	45-48	48-55	45-55	50-55
Нервонова кислота	9-17	13-15	11-26	10-23

Враховуючи здатність лунарії до самозапилення, цей процес може бути досить ефективним за умови скринінгу великих популяцій рослин щодо олійності насіння та жирно-кислотного складу олії.

7.2. Поживне середовище для пророщування пилку лунарії

Поживне середовище відноситься до галузі сільського господарства, а саме до рослинництва, і може бути використано в селекції рослин для швидкої діагностики життєздатності та стійкості пилку лунарії до факторів навколишнього середовища.

Нами було поставлено задачу розробити поживне середовище для пророщування пилку лунарії, яке шляхом удосконалення співвідношення його компонентів дозволяє підвищити ефективність пророщування пилку лунарії.

Суттєвими ознаками нашого поживного середовища є наявність сахарози, борної кислоти, трису та дистильованої води, взятих у такому співвідношенні, у мас. %:

сахароза	-	25,0
борна кислота	-	0,001
трис	-	0,01
дистильована вода	-	решта.

Поживне середовище готують так: змішують сахарозу, борну кислоту та трис згідно пропису та додають дистильовану воду у такому співвідношенні компонентів, у мас. %: сахароза – 25, борна кислота – 0,001, трис – 0,01, дистильована вода – решта. Потім поживне середовище вміщується у чашки Петрі, на яке проводиться висів пилку лунарії. Після культивування пилку впродовж чотирьох годин проводиться оцінка відсотку пилкових зерен, що проросли та вимірюється довжина пилкових трубок.

Для проведення оцінки використовувався свіже зібраний пилок лунарії однорічної, який висівали на штучне поживне середовище. Для його приготування брали 25 мг сахарози, 0,001 мг борної кислоти, 0,01 мг трису та додавали дистильовану воду до 100 мл. Культивували пилок у темряві у вологій камері при кімнатній температурі, упродовж чотирьох годин. Висновки робили, аналізуючи під світловим мікроскопом 400-500 випадково вибраних пилкових зерен та підраховуючи після цього відсоток пророслого пилку, а також

вимірюючи середню довжину пилкових трубок за допомогою окуляр-мікрометра.

У таблиці 38 наведено дані щодо пророщування пилку лунарії на різних поживних середовищах.

Склад використаних поживних середовищ, у мас. %:

1. сахароза, 25% + H_3BO_3, 0,001% + трис 0,01% +$CaCl_2$, 0,04% + KNO_3, 0,01% - аналог;
2. сахароза, 25% + H_3BO_3, 0,001% + трис 0,1% - прототип;
3. сахароза, 25% + H_3BO_3, 0,001% + трис 0,01% - заявлене середовище;
4. сахароза, 25% + H_3BO_3, 0,001% - контроль.

Таблиця 38

Відсоток проростання та довжина пилкових трубок лунарії однорічної на різних середовищах

№ п/п	Середовище	Відсоток проростання, %	Середня довжина пилкових трубок, ділення окуляр-мікрометра
1	Аналог	1,8 ± 0,56	6,8 ± 1,12
2	Прототип	3,7 ± 1,12	4,3 ± 0,61
3	Заявлене середовище	24,8 ± 2,50 ^{***1,2,4}	7,0 ± 0,69 ^{*1,4}
4	Контроль	2,8 ± 0,64	5,5 ± 0,44

Примітка: *,*** - різниця між варіантом 3 та іншими варіантами суттєва при $p < 0,05$ та 0,001, відповідно

Аналог не дав бажаних результатів проростання пилку. Відсоток проростання – 1,8%. Проте довжина пилкових трубок була задовільною (6,8).

Прототип дав кращий показник проростання пилку (3,7%). Але залишався все ж таки занадто низьким. І мав гірший показник довжини пилкової трубки порівняно з аналогом (4,3 проти 6,8). Це може бути пов’язано з більшою концентрацією трису в прототипі порівняно з аналогом.

Отже, ми бачимо, що запропоноване нами середовище дозволяє отримати найвищий відсоток проростання пилку в поєднанні з найбільшою довжиною пилкової трубки (табл. 38).

Для контролю проводилося пророщування пилку на середовищі, яке містить лише сахарозу.

Як видно з таблиці 38, найкращим за кількістю пророслих пилкових зернин виявилося середовище № 3. Водночас довжина пилкових трубок у пророслого пилку також була вищою, ніж при культивуванні на поживному середовищі № 2. Таку саму довжину пилкових трубок має і пилок, який культивувався і на середовищі № 1. Проте процент пророслих пилкових зернин на даному середовищі був низьким. Культивування на середовищі № 4 виявилося неефективним.

Розроблене нами середовище не містить жодних желеутворювальних речовин, дуже зручне в роботі та швидке в приготуванні.

Розроблене штучне поживне середовище дозволяє успішно проводити діагностику життєздатності пилку лунарії та оцінювати його стійкість до факторів навколишнього середовища при отриманні нових форм цієї культури, особливо на ранніх етапах селекції. На це поживне середовище було отримано патент на корисну модель N 27789 (Лях В.О., Сорока А.І., Бойка О.А., Бюлетень N 18 від 12.11.2007).

УКРАЇНА

(19) UA (11) 27789 (13) U

(51) МПК (2006)
A01H 1/04

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

ДЕРЖАВНИЙ ДЕПАРТАМЕНТ ІНТЕЛЕКТУАЛЬНОЇ ВЛАСНОСТІ

ОПИС
ДО ПАТЕНТУ НА КОРИСНУ МОДЕЛЬ

видається під відповідальність власника патенту

(54) ПОЖИВНЕ СЕРЕДОВИЩЕ ДЛЯ ПРОРОЩУВАННЯ ПИЛКУ ЛУНАРІЇ

(21) u200708416
(22) 23.07.2007
(24) 12.11.2007
(72) ЛЯХ ВІКТОР ОЛЕКСІЙОВИЧ, UA, БОЙКА ОЛЕНА АНАТОЛІЇВНА, UA, СОРОКА АНАТОЛІЙ ІВАНОВИЧ, UA
(73) ДЕРЖАВНИЙ ВИЩИЙ НАВЧАЛЬНИЙ ЗАКЛАД "ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ" МІНІСТЕРСТВА ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ, UA
(56)

1

Поживне середовище відноситься до галузі сільського господарства, а саме до рослинництва, і може бути використано в селекції рослин для швидкої діагностики життєздатності та стійкості пилку лунарії до факторів навколишнього середовища.

Відоме штучне поживне середовище для пророщування пилку рослин родини хрестоцвітих, зокрема для ріпака [Методы отбора ценных генотипов на уровне пыльцы. Методические рекомендации. - Запорожье, 2000. -48с., с.9], що містить компоненти у такому співвідношенні (г/л середовища):

сахароза - 0,25, борна кислота - 0,00001, трис - 0,0001, хлорид кальцію -0,0004, калій азотнокислий -0,0001.

Недоліком цього поживного середовища є низький відсоток проростання пилку лунарії, тому що це середовище містить мінеральні солі, що призводить до низького відсотку проростання.

Спільними з заявленим рішенням ознаками є наявність сахарози, борної кислоти та трису.

Відоме інше поживне середовище [Soroka A.I. Germination media for rapeseed and castorbean pollen. Proc. EUCARPIA Symp. Breeding Oil and Protein Crops. Zaporozhye, Ukrain, 1996.P.289-292.], яке має таке співвідношення компонентів (г/л середовища): сахароза - 0,25, борна кислота - 0,00001, трис -0,001.

Недоліком цього поживного середовища є наявність значної кількості трису, що призводить до низького проценту проростання та зниження довжини пилкової трубки у лунарії.

2

(57) Поживне середовище для пророщування пилку лунарії, що містить сахарозу, борну кислоту, трис та дистильовану воду, яке **відрізняється** тим, що компоненти взяті у такому співвідношенні (г/л середовища):

сахароза	0,25
борна кислота	0,00001
трис	0,0001
дистильована вода	решта.

Спільними з заявленим рішенням ознаками є наявність сахарози, борної кислоти та трису.

В основу корисної моделі поставлено задачу розробити поживне середовище для пророщування пилку лунарії, яке шляхом удосконалення співвідношення його компонентів дозволяє підвищити ефективність пророщування пилку лунарії.

Суттєвими ознаками поживного середовища, що заявляється, є наявність сахарози, борної кислоти, трису та дистильованої води, взятих у такому співвідношенні (г/л середовища):

сахароза	0,25
борна кислота	0,00001
трис	0,0001
дистильована вода	решта

Відмінними від прототипу ознаками є те, що трис додавали у кількості 0,0001г на літр середовища.

Поживне середовище готують таким чином: змішують сахарозу, борну кислоту та трис, згідно з прописом та додають дистильовану воду в такому співвідношенні компонентів (г/л середовища):

сахароза	0,25
борна кислота	0,00001
трис	0,0001
дистильована вода	решта

Потім поживне середовище поміщується у чашки Петрі, на які висівають пилок лунарії. Після культивування пилку впродовж чотирьох годин проводиться оцінка відсотку пилкових зерен, що проросли, та вимірюється довжина пилкових трубок.

(19) UA (11) 27789 (13) U

7.3. Приклади морфозів у рослин лунарії

Морфози – це зміни у фенотипі рослин через вплив певних чинників. Морфози зберігаються протягом усього життя особини, у якої виник цей морфоз, проте морфози не успадковуються.

Цікавою є фіксація морфозів у рослин певного виду чи роду та подальше спостереження за популяціями цих рослин. Слід зазначити, що окремі типи морфозів постійно виникають у рослин, і можуть бути згрупованими за певними групами.

Під час роботи з культурою лунарії ми спостерігали появу окремих типів морфозів, фіксували їх, та спробували об’єднати у кілька груп. Морфологічні зміни стосуються усіх органів рослин, тож наведемо приклади морфозів, які були зафіксовані нами під час роботи з культурою лунарії.

Видозміни, що торкнулися генеративної сфери: суцвіть та квіток. Неодноразово було зафіксовано формування суцвіть з вкороченими, стиснутими квітконіжками, у результаті чого формувалося компактне суцвіття (рис. 40).



Рисунок 40. – Компактні суцвіття: ще не розкрите (зліва) та розкрите (справа) (фото авторів)

Відмінності в розміщенні квіток у суцвітті особливо яскраво помітні, якщо помістити поряд вкорочене та звичайне суцвіття лунарії (рис. 41).



Рисунок 41. – Вкорочене (зліва) та нормальне (справа) суцвіття лунарії (фото авторів)

Час від часу простежувалося зростання разом кількох пагонів та утворення спільного «товстого» стебла, яке складалося з кількох пагонів, що зрослися. Про те, що поява такої морфологічної структури – це результат зростання кількох пагонів, свідчать розташування листків та чітко помітні конкретні пагони (рис. 42).



Рисунок 42. – Зростання пагонів лунарії (фото авторів)

Окрім зростання пагонів, у цих рослин також фіксувалося утворення зрослого (вкороченого, компактного) суцвіття на верхівці. Відомо, що вказані деформації, так звані фасціації, можуть виникати з різних причин, зокрема через пошкодження або несприятливі умови, але, як правило, не успадковуються.

Торкнулися зміни і будови та забарвлення квітки. Нами були знайдені зразки з блакитним (рис. 43) та строкатим забарвленням квітки (рис. 44). На жаль, це дійсно виявився морфоз, надалі таке забарвлення не успадковувалося нащадками.



Рисунок 43. – Блакитне забарвлення квітки (фото авторів)



Рисунок 44. – Строкате забарвлення квітки (фото авторів)

Зазнала змін і кількість пелюсток. Інколи ми спостерігали формування квітки лише з трьома пелюстками проти звичайних для лунарії чотирьох пелюсток (рис. 45). Узагалі потрібно зазначити, що будова квітки лунарії не відрізняється від типової для представників родини *Brassicaceae*.



Рисунок 45. – Трипелюсткові квітки лунарії (фото авторів)

Щодо морфозів листків, то тут варто окремо відзначити видозміни сім’ядольних листків та справжніх листків. Час від часу була зафіксована поява трьох сім’ядольних листків замість двох (рис. 46).



Рисунок 46. – Три сім’ядолі (фото авторів)

Або, навпаки, сім’ядольні листки зростались. Зростання відбувалося двома можливими шляхами: сім’ядольні листки просто зростались краями та утворювали спільну пластинку (рис. 47) або зростались в трубку (рис. 48).



Рисунок 47. – Зрослі сім’ядолі (фото авторів)



Рисунок 48. – Зростання сім’ядоль у трубку (фото авторів)

Подібно до утворення трьох сім’ядоль були зафіксовані випадки трьох справжніх листочків в одному вузлі (рис. 49 та 50). Такі видозміни було зафіксовано неодноразово.



Рисунок 49. – Три листочки в одному вузлі (фото авторів)



Рисунок 50. – Утворення трьох листків замість двох у вузлі (фото авторів)

Час від часу простежувалося зростання пари листків листковими пластинками з утворенням в одному вузлі стебла лише одного листка із суцільною листковою пластинкою, поєднаною (найчастіше) з одного боку (рис. 51). Однак були зафіксовані і випадки суцільного зростання листкових пластинок з утворенням трубки (рис. 52).



Рисунок 51. – Крайове зростання листкових пластинок у лунарії (фото авторів)



Рисунок 52. – Суцільне зростання листкових пластинок (фото авторів)

Проте видозміни листкової пластинки цим не обмежувалися. Інколи простежувалися зміни зовнішнього вигляду листкової пластинки, виникали різноманітні пухирчастості (рис. 53).



Рисунок 53. – Пухирчастість листків лунарії (фото авторів)

Окрім цього, час від часу фіксувалися зміни в забарвленні листкової пластинки. Серед них – поява окремих світліших плям (рис. 54), утворення світліших смуг на листковій пластині (рис. 55) та поява антоціанових плям на поверхні листків (рис. 56).



Рисунок 54. – Світлі плями на листковій пластині (фото авторів)



Рисунок 55. – Утворення суцільних світліших смуг на листках лунарії (фото авторів)



Рисунок 56. – Антоціанові плями на поверхні листкової пластинки лунарії (фото авторів)

Усі ці видозміни у формі, кількості листків в одному вузлі та забарвленні листкової пластинки не успадковувалися, тож дійсно були лише морфозами, спричиненими соматичними мутаціями в окремих особин.

7.4. Вплив обробки колхіцином на проростання насіння та загальний розвиток рослин лунарії однорічної

У нашій роботі основним методом обробки рослин колхіцином слугував метод колхіцинування насіння. Згідн з цією методикою насіння лунарії було оброблено в сухому вигляді розчином колхіцину з концентрацією 0,01 %. Експозиція складала 1, 3 та 6 годин. Після проходження терміну витримки насіння промивалося проточною та дистильованою водою і потім оброблене насіння переносилося до чашок Петрі з попередньо змоченим фільтрувальним папером для пророщування.

Після появи проростків було проведено їх висадку в ґрунт. Одночасно було висаджено контроль, тобто ті проростки, які не піддавалися впливу для порівняння. Результати проростання насіння та розвитку рослин фіксувалися протягом усього вегетаційного періоду. Полив, пересадка та внесення добрив здійснювалися за необхідністю та відповідно до агротехніки цієї культури.

Аналізуючи отримані дані, можна сказати, що відсоток проростання насіння рослин лунарії після обробки колхіцином у концентрації 0,01 % при усіх експозиціях (одна, три та шість годин) коливався в межах 80% та статистично не відрізнявся між варіантами досліду. Ця величина перебуває нижче рівня контролю, і є статистично достовірно відмінним результатом при рівні значущості 5% порівняно з контролем. Тобто можна сказати, що відсоток проростання насіння лунарії після впливу колхіцину знижується, проте залишається на відносно високому рівні, тож колхіцин можна використовувати і в подальшій роботі з цією культурою. Результати проростання насіння та подальший розвиток отриманих проростків представлені в таблиці 39.

Таблиця 39

Вплив обробки розчином колхіцину 0,01% на проростання насіння лунарії однорічної та її подальший розвиток

Експозиція, год	Кількість пророслих насінин, %	Кількість рослин, що дійшла до квітнення, %	Кількість рослин, що сформували плоди, %
1 (a)	80,1±1,26[1]	30,2±1,45[1,c]	20,1±1,27[1, b, c]
3 (b)	80,0±1,26[1]	30,3±1,45[1,c]	30,3±1,45[1, a, c]
6 (c)	79,3±1,28[1]	50,2±1,58[1, a, b]	40,4±1,55[1, a, b]
Контроль (1)	90,6±0,92[a, b, c]	90,6±0,92[a, b, c]	90,6±0,92[a, b, c]

Примітка: надрядковий індекс вказує на статистично довірливу відмінність між показниками на рівні $p < 0,05$

Як видно з таблиці 39, усі рослини з контрольного варіанта (без обробки колхіцином) дійшли до квітнення та сформували плоди. А ось у дослідних варіантах спостерігалася інша картина. При експозиції одна година тільки приблизно 30% рослин від вихідної кількості насінин дійшли до квітнення. Проте і тут частина рослин квітнула, але не сформувала плодів. Плоди було отримано тільки від 20% насінин, узятих для досліду. Це найнижчий показник серед усіх дослідних варіантів. Виявляється, що нетривалий вплив розчину колхіцину призводить до більш суттєвих наслідків, ніж витримка з більшою експозицією.

При експозиції три години до квітнення теж дійшло приблизно 30% від взятої для досліду кількості насіння. Статистично відмінної різниці між цією експозицією та експозицією в одну годину не було. Але всі ці рослини успішно сформували плоди. За цим показником (кількість рослин, що сформували плоди) простежується статистично достовірна різниця не тільки з контролем, але й і з варіантом з експозицією тривалістю одна година.

Найбільші показники кількості рослин, що дійшли до квітнення та сформували плоди, були зафіксовані при обробці насіння лунарії 0,01% розчином колхіцину з експозицією у шість годин. Відсоток рослин, які досягли стадії квітнення, сягнув 50% від загальної кількості взятого для досліду насіння. Цей показник статистично достовірно більший за відсоток насінин, які розвинули рослини до стадії квітнення в інших дослідних варіантах, і так само статистично достовірно менший за кількість рослин у контрольному пророщуванні.

Кількість рослин, які сформували плоди, виявилася трохи нижчою від кількості рослин, які розвинулися до стадії квітнення. Частина рослин сформувала тільки квітки та не утворила плодів. Загалом, кількість рослин, які сформували плоди, становила 40% від вихідної кількості насіння, залученого до досліду. Цей показник статистично достовірно відрізняється від контролю (насіння без обробки) та від двох інших дослідних варіантів з експозиціями одна та три години. Він менший за контрольний показник – 90,6% та більший за інші дослідні варіанти.

Отже, можна зробити висновок, що експозиція саме шість годин виявилася найбільш вдалою і, в подальшому, слід використовувати саме цю експозицію для отримання найбільшого відсотка рослин, що формують плоди та насіння. Слід зазначити, що всі плоди, які утворилися в дослідних варіантах, мали насіння.

Але цікаво було простежити і порівняти не тільки вплив обробки 0,01% розчином колхіцину на розвиток генеративної сфери (квітнення та формування плодів), але й на загальний розвиток рослин та показники врожайності. Для цього було проаналізовано показник середньої висоти рослин та оцінено продуктивність через підрахунок середньої кількості сформованих плодів на одну рослину. Результати цих розрахунків представлено в таблиці 40.

Таблиця 40

Вплив обробки насіння 0,01% розчином колхіцину на висоту рослин та їхню продуктивність

Експозиція, год	Висота рослин, см	Кількість плодів на одну рослину, шт
1 (a)	$28,15\pm0,29^{1, b, c}$	$4.9 \pm 0,23^{c}$
3 (b)	$30,15\pm0,56^{1, a, c}$	$4,8 \pm 0,56^{c}$
6 (c)	$31,2\pm0,40^{a}$	$6,4 \pm 0,32^{1, a, b}$
Контроль (1)	$32,0\pm0,20^{a, b}$	$5,1 \pm 0,21^{c}$

Примітка: надрядковий індекс вказує на статистично довірливу відмінність між показниками на рівні $p < 0,05$

Як видно з таблиці 40, обробка насіння лунарії 0,01% розчином колхіцину викликає зменшення середньої висоти рослин порівняно з контролем. Винятком були рослини, що розвинулися з насіння, обробленого протягом шести годин. Їхня висота статистично не відрізнялася від показника контрольних рослин. Оскільки вирощування проводилось у лабораторних умовах фітотрону, усі рослини показали трохи меншу висоту порівняно з польовими умовами відкритого ґрунту.

Цікавим виявився результат підрахунку середньої кількості сформованих плодів на одну рослину. Цей показник в умовах вирощування у закритому ґрунті також був меншим за кількість плодів, що формується в умовах відкритого ґрунту.

За умов обробки насіння 0,01% розчином колхіцину протягом однієї та трьох годин кількість плодів на рослинах лунарії перебувала на рівні контрольної групи рослин та статистично не відрізнялася ані від контролю, ані між собою.

За умови обробки насіння протягом шести годин розчином колхіцину з концентрацією 0,01% кількість плодів на рослинах лунарії виявилася статистично достовірно більшою порівняно з контролем та іншими дослідними варіантами.

Підсумовуючи викладене, можна зробити висновок, що для подальшої роботи з культурою та проведення досліджень з використанням колхіцину слід використовувати для обробки насіння 0,01% розчин колхіцину з експозицією шість годин.

7.5. Вплив обробки мікрохвильовим опроміненням на проростання насіння та розвиток рослин лунарії однорічної

Мікрохвильове опромінення в наш час суттєво розповсюдилось та стало частиною нашого життя. Останнім часом інтенсифікувалися і дослідження з впливу мікрохвильового випромінювання на схожість та розвиток рослин.

Метою нашої роботи стало дослідження впливу мікрохвильового опромінення на проростання насіння та подальший розвиток рослин лунарії. Було використано методику обробки насіння лунарії мікрохвилями з частотою 1550 МГц з експозицією 60 і 90 секунд.

Після проходження терміну обробки, насіння помістили у чашки Петрі на фільтрувальний папір для пророщування в стандартних, загальноприйнятих умовах. Контролем слугували насінини, які не піддавалися впливу мікрохвиль.

Результати дослідження відсотка проростання насіння та подальшого розвитку рослин представлено в таблиці 41.

Із даних, наведених у таблиці 41, видно, що мікрохвильове опромінення з експозицією 60 секунд суттєво не вплинуло на відсоток проростання насіння. Він залишився на рівні контролю. Водночас обробка насіння мікрохвильовим опроміненням протягом 90 секунд суттєво зменшила кількість пророслого насіння (лише приблизно 60% проти приблизно 95% у контролі та іншому дослідному варіанті).

Таблиця 41

Вплив обробки мікрохвильовим опроміненням на проростання насіння лунарії однорічної та її подальший розвиток

Експозиція, с	Кількість пророслих насінин, %	Кількість рослин, що дійшла до квітнення, %	Кількість рослин, що сформували плоди, %
60 (a)	94,3±0,73[b]	64,6±1,51[1, b]	20,2±1,27[1, b]
90 (b)	60,2±1,55[1, a]	32,3±1,48[1, a]	10,3±0,96[1, a]
Контроль (1)	95,6±0,65[b]	95,4±0,66[a, b]	95,4±0,66[a, b]

Примітка: надрядковий індекс вказує на статистично довірливу відмінність між показниками на рівні $p < 0,05$

Але слід зазначити, що, якщо в контрольному варіанті кількість рослин, що дійшла до квітнення, була трохи (але не суттєво) меншою, ніж кількість пророслого насіння, то в обох дослідних варіантах спостерігається суттєве зменшення кількості рослин, що дійшли в своєму розвитку до квітнення. Це зменшення спостерігається різного ступеня. У варіанті обробки насіння протягом 60 секунд кількість рослин, що дійшли до квітнення, сягнула майже 65% від кількості взятого для роботи насіння проти 95% рослин у контрольному пророщуванні. А при обробці насіння протягом 90 секунд відсоток рослин, які дійшли до квітнення, знизився ще більш суттєво – приблизно 32% від вихідної кількості насіння.

Якщо аналізувати кількість рослин, які сформували плоди, то вплив обробки мікрохвильовим випромінюванням проявляється ще суттєвіше. Тільки третина рослин, які дійшли до квітнення, сформувала плоди. Це зменшення було схожим в обох варіантах. При обробці мікрохвильовим випроміненням з експозицією 60 секунд плоди сформували лише 20% рослин від вихідної кількості насіння (квітнення спостерігалося у майже 65% рослин). А за умови

обробки насіння мікрохвильовим опроміненням протягом 90 секунд плоди сформували лише 10% рослин від кількості вихідного насіння (квітнення спостерігалося у приблизно 30% рослин).

Отже, можна зробити висновок, що обробка мікрохвильовим опроміненням виявляється переважно на наступних стадіях розвитку рослин, аніж при проростанні насіння (принаймні на невеликій експозиції 60 секунд).

Результати аналізу таких показників розвитку, як середня висота рослин та середня кількість плодів на одну рослину, представлені в таблиці 42.

Таблиця 42

Вплив обробки мікрохвильовим опроміненням на висоту рослин та продуктивність

Експозиція, с	Середня висота рослин, см	Середня кількість плодів на одну рослину, шт
60 (a)	$20,35\pm0,10^{1, b}$	$6,5\pm 0,25^{1, b}$
90 (b)	$19,1\pm0,02^{1, a}$	$3,3 \pm 0,50^{1, a}$
Контроль (1)	$21,85\pm0,02^{a, b}$	$5,1 \pm 0,20^{a, b}$

Примітка: надрядковий індекс вказує на статистично довірливу відмінність між показниками на рівні $p < 0,05$

Як видно з поданої таблиці, середня висота рослин між усіма варіантами (два дослідні та контроль) мало відрізнялася, проте ці відмінності (незважаючи на їх невелику числову різницю) були статистично достовірними.

Аналіз середньої кількості плодів на одну рослину виявив іншу картину. Обробка насіння мікрохвильовим опроміненням протягом 60 секунд призводила до збільшення кількості плодів на одну рослину порівняно з контролем (6,5 проти 5,1), тоді як обробка мікрохвильовим опроміненням 90 секунд – зменшувала кількість плодів (3,3 проти 5,1).

Тож, ми бачимо, що обробка насіння мікрохвильовим опроміненням впливає на проростання насіння лунарії та подальший розвиток рослин. Експозиція у 60 секунд, вочевидь, викликає стимулюючий вплив (збільшується кількість плодів на одну рослину), але, враховуючи загальне суттєве зменшення кількості рослин, що сформували плоди, збільшення їхньої кількості на одну рослину не компенсує втрати врожайності через зменшення кількості квітучих та формуючих плоди рослин.

У будь-якому випадку дослідження впливу мікрохвильового опромінення на проростання та розвиток рослин лунарії потребують продовження з акцентом на зміні потужності опромінення та тривалості експозиції.

РОЗДІЛ 8
ДОСЛІДЖЕННЯ СТІЙКОСТІ ДО АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ РОСЛИН ЛУНАРІЇ

8.1 Жаростійкість рослин лунарії

Проблема постійного підвищення температури турбує всіх, хто тим чи іншим чином пов'язаний з сільським господарством та вирощуванням рослин. Зміна клімату викликає необхідність, з одного боку, досліджувати стійкість рослин, а з іншого, вимагає певних зусиль від науковців щодо адаптації рослин до умов, що виникають, та створення нових сортів, ліній та варіацій існуючих видів рослин.

Нами досліджувалася жаростійкість рослин лунарії шляхом пророщування насіння обох видів за умови підвищеної температури. Розвиток будь-якої рослини починається саме з проростання насіння, а чинники, що його блокують, впливають на життєздатність рослин та існування їх популяцій на певних територіях.

У досліді було проведено пророщування насіння в термостаті за умови +40°С та, для порівняння, здійснювалося контрольне пророщування насіння при кімнатній температурі.

Дані, отримані при пророщуванні насіння лунарії, наведено в таблиці 43. Обидва види лунарії – лунарія однорічна та лунарія оживаюча – виявили високий відсоток проростання насіння за кімнатних умов, що свідчить про високу якість насіння.

Водночас, як бачимо з таблиці 39, висока температура блокує проростання насіння рослин роду лунарія. Насіння лунарії однорічної температури оточуючого середовища на рівні + 40^0 С цілковито вбиває. У наших дослідженнях не проросла жодна насінина.

Таблиця 43

Результати пророщування насіння лунарії за умови підвищеної температури у порівнянні з контролем

Генотип	Проростання насіння в кімнатних умовах, % (контроль)	Проростання насіння при + 40^0 С, %
L. annua	94	0
L. rediviva	100	6*

* – відмінності суттєві при P = 0,99

Не важко помітити, що багаторічний вид – лунарія оживаюча – усе таки мав кілька пророслих насінин, проте відсоток проростання дуже низький – лише 6%. Зрозуміло, що такий низький відсоток не забезпечить велику популяцію рослин на територіях з підвищеними температурами на початку вегетаційного сезону, проте цей відсоток дасть змогу розвинутися хоча б декільком екземплярам рослин та сприятиме збереженню цього виду на такій території. Якщо явище підвищеної температури на початку вегетації рослин буде мати непостійний характер, то в таких місцевостях за умови повернення температури навколишнього середовища до більш комфортних можливе відновлення популяції лунарії оживаючої.

8.2 Холодостійкість рослин лунарії

У помірному кліматі та в більш північних регіонах рослини на початку свого розвитку (на початку вегетаційного сезону) дуже часто піддаються впливу низьких позитивних температур, а, тому, вивчення холодостійкості рослин є необхідною складовою роботи з будь-якою культурою.

Потрібно чітко розрізняти поняття холодостійкість, морозостійкість та зимостійкість. Холодостійкість – це стійкість до низьких позитивних температур, морозостійкість – це здатність протистояти впливу температур

нижче 0^0 С, тоді як зимостійкість – це здатність рослин протистояти комплексу чинників впродовж зимового періоду, які не обмежуються лише температурою.

Для дослідження холодостійкості рослин роду лунарія нами було проведено пророщування насіння обох видів лунарії за умови низької позитивної температури (+ 4^0С). Для порівняння як контрольні умови пророщування використовувалися стандартні кімнатні умови.

Результати проведених дослідів наведено в таблиці 44.

Таблиця 44

Результати пророщування насіння лунарії за умови низьких позитивних температур у порівнянні з контролем

Генотип	Проростання насіння в кімнатних умовах, % (контроль)	Проростання насіння при + 4^0 С, %
L. annua	94,0	86,0
L. rediviva	100	3,9$^{*, **}$

* – відмінності з контролем суттєві при P = 0,95; ** – відмінності між видами суттєві при P = 0,95

Як видно з таблиці 43, зниження температури навколишнього середовища при проростанні насіння лунарії однорічної не виявило статистично достовірної різниці з контрольним пророщуванням насіння. Це свідчить про те, що низькі позитивні температури не є обмежувальним чинником на початку розвитку рослин однорічного виду.

Дивними виявилися результати проростання насіння лунарії оживаючої. Тільки 3,9 % насіння проросло. Це суттєво відрізняється і від відсотка проростання контроля і від відсотка проростання однорічного виду. Більше того, відсоток проростання насіння лунарії оживаючої за умови впливу низьких позитивних температур навіть дещо менший від відсотку проростання при підвищених температурах.

Можливо, саме цим пояснюється не утворення міжвидових гібридів лунарії в природних умовах – насіння однорічного виду проростає набагато раніше, що призводить до неспівпадіння строків квітнення рослин двох видів, навіть за умови їх зростання на одній території. Багаторічні рослини починають свій розвиток набагато пізніше і, в перший рік, після проростання взагалі не доходять до стадії квітнення.

8.3. Солестійкість лунарії оживаючої

Ще однією актуальною та дуже важливою проблемою сьогодення є підвищення рівня засоленості ґрунтів. Зміни клімату та інтенсифікація сільського господарства на фоні підвищення температур та зменшення кількості опадів сприяють підвищенню вмісту солей у ґрунтах.

Нами було здійснено дослідження рівня солестійкості лунарії на основі проростання насіння в чашках Петрі (рис. 57) та в піску (рис. 58). Паралельно проводилося контрольне пророщування на дистильованій воді.

Ми досліджували вплив іонів Cl^-, SO_4^{2-}, CO_3^{2-}. Було використано розчини солей у 4 варіантах концентрації: 0,125%, 0,25%, 0,5% та 1%. Результати проростання насіння фіксувалися на 3-тю, 5-ту, 7-у, 10-ту та 14-ту добу.

Для приготування розчинів солей було використано NaCl, K_2SO_4 та K_2CO_3. Загальною тенденцією у порівнянні між проростанням насіння у чашках Петрі та в піску була затримка появи проростків у варіанті з пророщуванням насіння в піску.

Зведені результати визначення відсотка проростання насіння лунарії у чашках Петрі та в піску представлені у таблиці 45.



Рисунок 57. – Пророщування насіння лунарії в чашках Петрі (фото авторів)

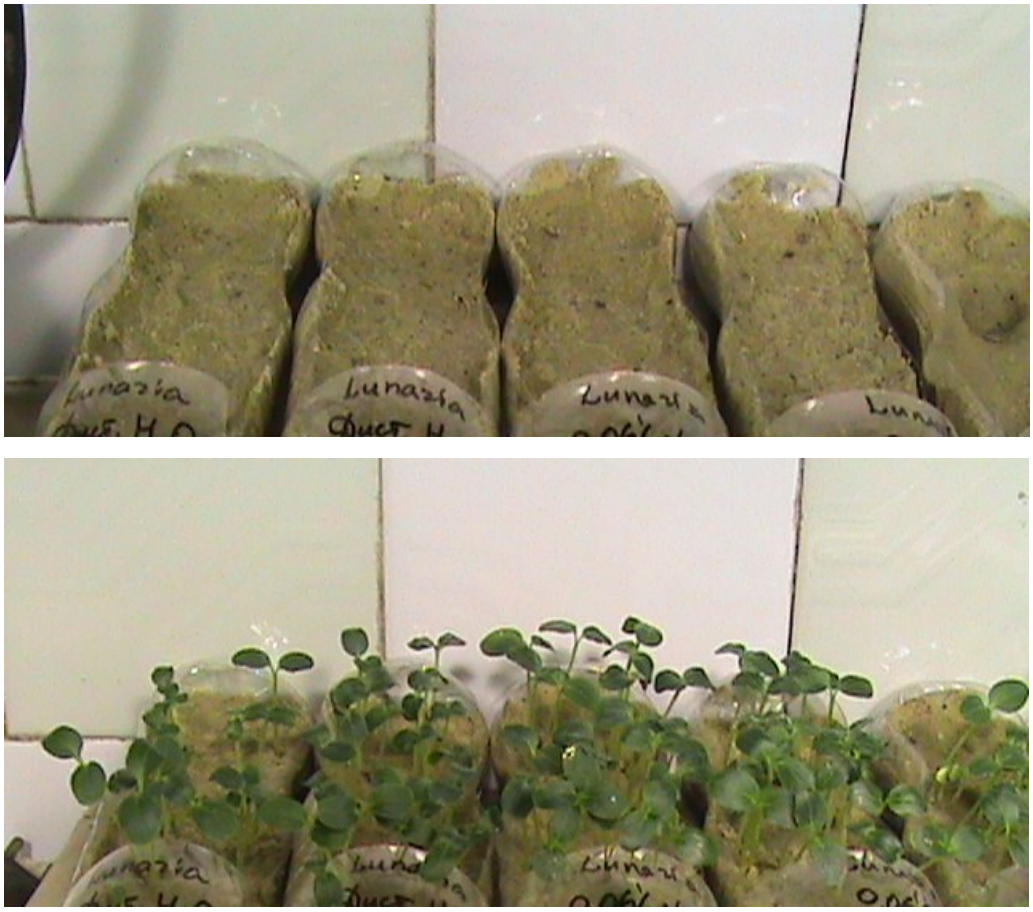


Рисунок 58. – Пророщування насіння лунарії в піску (фото авторів)

Таблиця 45

Проростання насіння лунарії на розчинах солей різної концентрації, %

	NaCl				K_2SO_4				K_2CO_3				Контроль
	0,125%	0,25%	0,5%	1%	0,125%	0,25%	0,5%	1%	0,125%	0,25%	0,5%	1%	
у чашках Петрі													
14 доба	93,3± 0,79^{2,3,4,5}	100^{1,3,4}	33,3± 1,49^{1,2,4,5}	13,3± 1,07^{1,2,3,5}	25,2± 1,37^{2,3,4,5}	11,5± 1,00^{1,4,5}	9,8± 0,94^{1,4,5}	7,0± 0,80^{1,2,3,5}	93,3± 0,79^{2,4,5}	97,7± 0,47^{1,3,4,5}	91,1± 0,90^{2,4,5}	26,6± 1,39^{1,2,3,5}	100
в піску													
14 доба	**75,9± 1,35^{3,4,5}**	**75,2± 1,36^{3,4,5}**	**20,8± 1,28^{1,2,4,5}**	**0^{1,2,3,5}**	**35,7± 1,51^{2,3,4,5}**	**20,7± 1,28^{1,4,5}**	**20,4± 1,27^{1,4,5}**	**15,2± 1,13^{1,2,3,5}**	91,1± 0,90^{2,3,4,5}	97,7± 0,47^{1,4,5}	**97,6± 0,47^{1,4,5}**	**73,3± 1,39^{1,2,3,5}**	100

Примітка: надрядковим символом позначена в межах кожної солі наявність статистично достовірної різниці $p > 0,05$: 1 – 0,125%, 2- 0,25%, 3- 0,5% l, 4 – 1%, 5 – контроль; напівжирним у варіанті в піску виділено варіанти, що статистично відрізняються від варіанта пророщування в чашках Петрі

Як видно з таблиці 45, умови пророщування (в чашках Петрі чи у піску) впливали на відсоток проростання насіння. Проте цей вплив був різним для різних солей.

У випадку дослідження впливу NaCl спостерігали суттєве зменшення відсотка пророслого насіння в піску, порівняно з пророщуванням у чашках Петрі. Особливо помітно це для концентрації 1% солі. За цих умов у піску насіння взагалі не проросло. Концентрація 0,25% при пророщуванні в чашках Петрі взагалі виявила однаковий з контролем результат – 100% пророслого насіння. За умови пророщування насіння на 0,125% розчині кількість пророслого насіння, хоча і суттєво зменшується порівняно з контролем, проте залишається на відносно високому рівні. Концентрація NaCl 0,5% викликає вже значне зниження кількості пророслого насіння (33,3%), а концентрація у 1% найбільш негативно впливає на кількість пророслого насіння. Концентрація у 1% повністю блокує проростання насіння лунарії в піску та виявляє дуже низький (13,3%) рівень проростання в чашках Петрі. Тож ми бачимо, що невеликі концентрації NaCl не дуже впливають на лунарію, і вона здатна нормально рости на подібних слабкозасолених ґрунтах.

Інша картина простежується при вивченні впливу іонів SO_4^{2-}. Тут кількість пророслого в піску насіння майже вдвічі більша за кількість насіння, пророслого в чашках Петрі. Можливо, пісок частково зв’язує ці іони та запобігає їх впливу на насінини. Однак навіть у піску відсоток проростання насіння лунарії на розчинах K_2SO_4 був найменшим серед досліджених солей та дуже низьким. Вплив розчину з концентрацією 0,0125% був найменшим. А ось вплив концентрацій 0,25% та 0,5% був практично однаковим, Статистично достовірної різниці між кількостями пророслого насіння за умови пророщування на цих концентраціях і в чашках Петрі, і на піску немає. Не дивно, що концентрація у 1% мала найбільший вплив на насіння, і тому відсоток проростання був найнижчим (у чашках Петрі лише приблизно 7%).

Коли ми аналізуємо вплив карбонатів (іони CO_3^{2-}), вимальовується цікава картина. Відмінність між умовами пророщування (на чашках Петрі та у піску)

було виявлено лише за умови пророщування на концентрації солі у 1%. При чому в піску проросло набагато більше насіння (майже 73% проти майже 27% у чашках Петрі). Концентрація солі у 0,0125%, 0,25% та 0,5% хоча і знижувала статистично достовірно відсоток проростання насіння лунарії у порівнянні з контролем, проте все одно цей відсоток був більший, ніж 90% пророслого насіння. Отже, ми можемо зробити висновок, що вплив CO_3^{2-} на проростання насіння лунарії найменший. Ця культура є стійкою до карбонатного засолення ґрунтів.

Підсумовуючи викладене, можна сказати, що стійкість лунарії відносно невелика і залежить від солей, які містяться в навколишньому розчині. На незасолених чи слабкозасолених ґрунтах ця культура може зростати цілком успішно, а ось концентрація солей вже в 1% значно впливає на виживаність рослин та проростання насіння.

УЗАГАЛЬНЕННЯ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ПОДАЛЬШОЇ РОБОТИ

Лунарія – це цінна та перспективна культура, яка останнім часом викликає все більшу зацікавленість дослідників усього світу. На початок роботи з цією культурою публікації щодо її вивчення були майже відсутні. Зараз, кожного року з'являються статті, присвячені цій культурі.

У результаті здійсненої нами наукової роботи було досліджено мінливість та особливості успадкування деяких якісних та кількісних ознак рослин роду лунарія. Серед досліджених ознак були такі якісні ознаки, як «забарвлення віночка», хлорофільна мутація типу «*albina*», «забарвлення листя рослин», «форма верхівки листкової пластинки», «наявність кореневих бульб», «тип розвитку рослин». Також було досліджено ряд кількісних ознак листкової пластинки, плоду та квітки рослин роду лунарія та отриманих вперше міжвидових гібридів. Оцінено характер домінування ознак у міжвидових гібридів, визначено коефіцієнти успадковуваності в широкому розумінні, а також коефіцієнти кореляції між дослідженими ознаками.

Було розроблено склад поживного середовища для проростання *in vitro* пилку лунарії, проаналізовано жирнокислотний склад насіння, досліджено стійкість лунарії до абіотичних чинників та реакцію рослин на обробку колхіцином та мікрохвильовим опроміненням.

Одним із найцікавіших питань щодо міжвидових гідридів лунарії стало визначення характеру успадкування типу розвитку рослин – питання домінування багаторічного чи однорічного типу розвитку. На основі проведених схрещувань у реципрокних комбінаціях між однорічним та багаторічним видами та аналізу наступного другого покоління від отриманих гібридних рослин було встановлено домінування багаторічного типу розвитку над однорічним. Усі гібриди першого покоління та біля 75 % рослин другого покоління виявляли багаторічний тип розвитку. Що, безперечно, свідчить про домінування саме цього типу розвитку над однорічним.

Однак розщеплення всередині другого покоління в реципрокних комбінаціях відрізнялося. У популяціях, отриманих від гібридних рослин, комбінації схрещування *L. annua* × *L. rediviva*, було виявлено не два класи рослин щодо їхнього біологічного типу розвитку, а три. З'явилися рослини, які мали проміжний тип розвитку. Ці рослини відрізнялися від рослин із типовим однорічним та типовим багаторічним типами розвитку строками свого квітнення. Типові однорічні рослини квітнули на початку літа. Типові багаторічні рослини – навесні другого року життя. Рослини третього класу за типом розвитку – «проміжним» – квітнули вже в перший рік життя, але наприкінці літа, майже по закінченні вегетаційного періоду цього року. Після формування плодів вони не всихали, як рослини з типовим однорічним типом розвитку, а залишалися зеленими та зберігали розетку листя протягом осінньо-зимового періоду, як і типові багаторічні рослини. Наступного року, навесні, одночасно з типовими багаторічниками, вони знов квітнули та формували плоди, але на відміну від типових багаторічників після другого квітнення вони всихали та відмирали. У зворотній комбінації схрещування з багаторічним видом у якості материнського компонента схрещування простежувалася наявність тільки типових однорічних чи багаторічних рослин. Це може свідчити про наявність впливу материнської цитоплазми на строки квітнення та тип розвитку рослин. Вочевидь, що цитоплазма однорічного виду стимулює квітнення частини рослин, які повинні були розвиватися за багаторічним типом, уже в перший рік життя та, надалі, призводить до всихання рослин після другого їхнього квітнення та формування другого врожаю насіння.

Розщеплення за класами, яке простежувалося в популяціях із трьома типами рослин, підтверджує, що при об'єднанні рослин із цим проміжним типом із багаторічними рослинами воно краще відповідає теоретичному розщепленню при домінуванні багаторічного типу над однорічним, як у іншій (реципрокній) комбінації схрещування. Однак навіть при додаванні кількості цих рослин до кількості рослин із типовим однорічним типом розвитку отримане розщеплення не суперечить висунутій гіпотезі про повне домінування

багаторічного типу розвитку над однорічним у рослинах роду лунарія. Разом із тим, варто відзначити, що у популяціях рослин F_2 комбінації схрещування *L. rediviva* × *L. annua* був помічений незначний зсув розщеплення за класами рослин у бік збільшення кількості рослин із багаторічним типом розвитку. Тобто, і в цьому випадку теж можна сказати, що цитоплазма материнського компонента гібриду F_1 впливала на тип розвитку рослин, збільшуючи в F_2 кількість рослин з багаторічним типом розвитку в популяціях. Однак розщеплення статистично відповідає очікуваній гіпотезі 3:1 із переважанням багаторічного типу розвитку.

Вихідні види рослин лунарії різко відрізняються за забарвленням листкової пластинки. Однорічний вид набагато світліший від багаторічного. Отримані міжвидові гібриди виявили середній прояв цієї якісної ознаки у порівнянні з батьківськими формами. Усі гібриди першого покоління мали проміжне зелене забарвлення, на відміну від темно-зеленого та світло-зеленого забарвлення диких видів. У другому поколінні відбулося розщеплення за забарвленням на три класи, які повністю відповідали очікуваному розщепленню всередині популяції за умови неповного домінування. Подібним виявилося і розщеплення щодо типу верхівки листкової пластинки, яке також є контрастною ознакою для батьківських видів.

Одночасно забарвлення рослин пов’язано з вмістом та співвідношенням хлорофілів *a* та *b*. Вочевидь, що однорічний та багаторічний види лунарії відрізняються між собою за вмістом хлорофілів. Однак цікавим є те, що незважаючи на різну кількість хлорофілів, їхнє співвідношення в диких видів майже не відрізняється та наближується до 3. Водночас час гібриди обох реципрокних комбінацій мають подібні між собою показники як вмісту, так і співвідношення хлорофілів, які відрізняються від обох батьківських видів. У гібридів співвідношення між хлорофілами суттєво змінилося з 3 у вихідних форм до 1,3-1,4 – у гібридів. Ця зміна пов’язана зі збільшенням вмісту обох хлорофілів у гібридах порівняно з однорічним видом та значно меншим вмістом

хлорофілу *a* в гібридах порівняно з багаторічним видом за умови майже подібного до багаторічного виду вмісту хлорофілу *b*.

Серед нащадків міжвидових схрещувань у деяких популяціях нами було виявлено рослини, які мали хлорофільну мутацію типу «*albina*», що виявляється в білому забарвленні сім'ядольних листків та завжди є летальною. Частота появи цієї мутації в популяціях вказує на моногенний та рецесивний тип її успадкування, що корелює з даними щодо подібних мутацій в інших культурах. Усередині популяції ця мутація зберігається за рахунок гетерозиготних особин.

Окрім мутацій, інколи в середині популяції були знайдені рослини з тими чи іншими видами морфозів, які не успадковувались наступними поколіннями рослин, вирощених із насіння самозапилених особин із відмінностями зовнішнього вигляду. Серед таких морфозів були зміни забарвлення (хлорози, некрози, антоціанове забарвлення як листя, так і стебла), фасціації (зростання), наявність трьох сім'ядольних листків, бічне галуження та інші.

Так само при аналізі кількісних морфометричних ознак листкової пластинки нами було виявлено ефект справжнього гетерозису в першому поколінні міжвидових гібридів. Розміри листкових пластинок гібридів на момент найбільшого їхнього розвитку переважали обидві батьківські форми.

Розміри квітки у вихідних видів та міжвидових гібридів не виявили значних відмінностей між своїми показниками.

Водночас, за розмірами плоду вихідні види значно відрізняються між собою, та нами було встановлено, що між ознаками «довжина» та «ширина плоду» існує значний кореляційний взаємозв'язок. Також значними є показники коефіцієнту успадковуваності морфометричних показників плоду (у широкому його розумінні) другим поколінням міжвидових гібридів, особливо в комбінації *L. rediviva* × *L. annua*.

Нами було проаналізовано кореляції між усіма дослідженими ознаками в рослинах роду лунарія та міжвидових гібридів лунарії. Виявлено, що всі

ознаки мають слабкі та помірні взаємозв’язки. Є тільки кілька випадків, коли взаємозв’язок посилюється до значного ступеня, тобто перевищує 50 %.

Отже, можна сказати, що рослини роду лунарія мають достатньо широку генетичну мінливість та здатність до перекомбінації ознак батьківських форм при утворенні міжвидовими гібридами нащадків. Це, так само, надає широкі можливості для створення нових ліній та сортів, особливо для декоративного використання, не застосовуючи індукованого мутагенезу, а лише використовуючи підбір батьківських пар. Нами було виділено кілька перспективних для декоративного використання зразків лунарії серед нащадків міжвидових гібридів із комбінацією ознак не властивих вихідним батьківським формам. Два такі зразки передано до Національного центру генетичних ресурсів України у м. Харків.

Отже, у наш час, коли зацікавленість у цій культурі у світі та на території України стрімко зростає, існують усі передумови для інтенсифікації селекційної роботи з нею та розширення напрямів селекції.

ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Антибактеріальна та цитостатична активність лунарії однорічної (*Lunaria Annua* L.) / Г. П. Мегалінська та ін. *Грааль науки*. 2023. № 26. С. 157–164. DOI: 10.36074/grail-of-science.14.04.2023.028.

2. Бойка О. Взаємозв'язки якісних та кількісних ознак у рослин роду лунарія. *Актуальні проблеми та перспективи розвитку природничих, медичних та фармацевтичних наук*. Запоріжжя, 2015. С. 14.

3. Бойка О. А. Мінливість морфометричних показників листків зразків покоління F_3 міжвидового гібриду лунарії. *Актуальні проблеми та перспективи розвитку природничих наук*. Запоріжжя, 2013. С. 11.

4. Бойка О. А. Порівняння морфометричних показників стручків лунарії. *Актуальні проблеми та перспективи розвитку медичних, фармацевтичних та природничих наук – 2013*. Запоріжжя, 2013. С. 34–35.

5. Бойка О. А. Успадковування та мінливість якісних і кількісних ознак рослин роду *Lunaria* L. : дис. … канд. біол. наук : 03.00.15. Запоріжжя, 2016. 151 с.

6. Бойка О. А., Колісник О. А., Лях В. О. Гібридизація лунарії у штучних умовах вирощування. *Актуальні проблеми біології, екології та хімії.* 2015. Т. 9, № 1. С. 17–24.

7. Бойка О. А., Лях В. О. Особливості реципрокних міжвидових гібридів лунарії. *Современные научные проблемы создания сортов и гибридов масличных культур и технологи их выращивания»* : сб. тезисов междунар. конф. (г. Запорожье, 4-6 августа 2009 г.). Запоріжжя, 2009. С. 11–12.

8. Бойка О. А., Лях В. О. Перші міжвидові гібриди лунарії. *Науково-технічний бюлетень ІОК УААН*. 2009. Вип. 14. С. 8–14.

9. Бойка О. А., Лях В. О. Успадкування ознаки біле забарвлення віночку в лунарії. *Вісник Донецького університету. Серія А. Природничі науки.* 2009. № 1. С. 369–370.

10. Вайло В. В., Лях В. О. Вплив летальної хлорофільної мутації типу «albina» на ознаки проростків льону олійного та її успадкування. *Актуальні питання біології, екології та хімії.* 2014. Т. 7, № 1. С. 111–116.

11. Екофлора України. Т. 5. / відп. ред. Я. П. Дідух. Київ : Фітосоціоцентр, 2007. 584 с. (С. 180–183.)

12. Ільїнська А. П. Огляд системи родини *Brassicaceae* Burnett флори України. *Український ботанічний журнал*. 1999. № 6. С. 581–587.

13. Лях В. О., Бойка О. А. Довідка № 275 від 19.08.2015. Зразки лунарії оживаючої Білий місяць (UJ8200002), Бузковий місяць (UJ8200001) включено до Національного ген банку рослин України.

14. Поживне середовище для пророщування пилку лунарії: пат. 27789 Україна : A 01H 1/04. № u 200708416 ; заявл. 23.07. 2007 ; опубл. 12. 11. 2007, Бюл. № 18.

15. Методика проведення експертизи сортів соняшнику однорічного (*Helianthus annus* L.) на відмінність, однорідність і стабільність. *Методика проведення експертизи сортів рослин групи олійних на відмінність, однорідність і стабільність :* документ UPOV TG/81/6, 2000. С. 123-143. URL: https://sops.gov.ua/uploads/page/Meth_DUS/2023/Method_oil_2023.pdf (дата звернення: 21.01.2026).

16. Морозюк С. С., Протопопова В. В. Трав’янисті рослини України : навч. посіб. Тернопіль : Навчальна книга – Богдан, 2007. 216 с.

17. Мусієнко М. М., Паршикова Т. В., Славний П. С. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. Київ : Фітосоціоцентр, 2001. 200 с.

18. Ситнік І. Д. Успадкування забарвлення квітки у *Brassica napus*. *Аграрна наука і освіта*. 2003. Т. 4. № 3. С. 22–23.

19. Спеціальна селекція польових культур : навч. посіб. / [за ред. М. Я. Молоцького]. Біла Церква, 2010. 368 с.

20. Adult plant resistance to white rust in *Lunaria annua* / D. Cervantes et al. *Phytopatho logia Mediterranea.* 2021. Vol. 60(2). P. 381–385. DOI: 10.36253/phyto-12805.

21. Anand I. Mishra P. A mutable gene for flower colour in Indian mustard. *Cruciferae Newsletter*. 1985. № 10. P. 38–39.

22. Application of the Stripping Voltammetry Method for the Determination of Copper and Lead Hyperaccumulation Potential in *Lunaria annua* L. / M. Buljac et al. *Chemosensors*. 2022. Vol. 10. P. 52. DOI: https://doi.org/10.3390/ chemosensors10020052.

23. Beil G. M., Atkins R. E. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum. *Jowa J Sci.* 1965. Vol. 39, № 3. P. 345–348.

24. Bhuiyan M. S. A. Inheritance of flower colour in *Brassica juncea*. *Indian J. Genet. Plant Breeding*. 1986. Vol. 46. P. 563.

25. Blazevic I., Males T., Ruscic M. Glucosinolates of *Lunaria annua*: thermal, enzymatic, and chemical degradation. *Chemistry of Natural Compounds*. 2014. Vol. 49, No. 6. P. 1154–1157.

26. Boika O. Content of chlorophylls «a» and «b» in leaves of two species of honesty. *Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution :* Proceedings of the III International Young scientists conference dedicated to 100 anniversary from birth of famous ukrainian lichenologist Maria Makarevych (Odesa, 15-18 May, 2007). Odesa, 2007. P. 14.

27. Boika O. Resistance of *Lunaria Rediviva* to abiotic environmental factors. *Current Trends in Natural Sciences*. 2025. No. 14 (27). P. 93–98. DOI: https://doi.org/10.47068/ctns.2025.v14i27.011.

28. Boika O. A. Fatty acid content of honesty oil. *Сучасні проблеми біології, екології та хімії*. Запоріжжя, 2015. С. 141.

29. Boika O., Lyakh V. Appearance of some morphological and physiological traits in interspecific hybrids of honesty. *Cruciferae Newsletter*. 2015. Vol. 34. P. 5–7.

30. Boika O., Lyakh V. Inheritance of some traits in honesty (*Lunaria* L.). *European science review, «East West» Association for Advanced Studies and Higher Education GmbH.* 2015. No. 9-10 (5). P. 9–12.

31. Boyka O., Lyakh V. Honesty species and their interspecific hybrids. *Abstracts book Mechanisms of plant speciation (9-13 June 2015, Akersberga, Sweden)*. Akersberga, Sweden, 2015. P. 48.

32. Camele I., Mang S. M., Rana G. L. First Report of Albugo candida Causing White Rust on Lunaria annua in Italy. *APS Journals*. 2011. Vol. 95, No. 1. P. 72. DOI: https://doi.org/10.1094/PDIS-07-10-0513.

33. Chen B. Y., Heneen W. K. Independent inheritance of flower colour and male-fertility restorer characters in *Brassica napus* L. *Plant Breeding*. 1990. Vol. 104. P. 81–84.

34. Chen B. Y., Jonsson R. Monogenic dominant white flower (petal) in resynthesized *Brassica napus*. *Cruciferae Newsletter*. 1987. No. 12. P. 25.

35. Cook C., Barnett J., Coupland K., Sargent J. Effects of Feeding *Lunaria* Oil Rich in Nervonic and Erucic Acids on the Fatty Acid Compositions of Sphingomyelins from Erythrocytes, Liver, and Brain of the Quaking Mouse Mutant. *Lipids*. 1998. Vol. 33, No. 10. P. 993–1000.

36. Coombes Allen J. The A to Z of plant names. USA : Timber Press, 2012. 312 p.

37. Cultivated Winter-Type *Lunaria annua* L. Seed: Deciphering the Glucosinolate Profile Integrating HPLC, LC-MS and GC-MS Analyses, and Determination of Fatty Acid Composition / G. R. De Nicola et al. *Molecules.* 2024. Vol. 29. P. 3803. DOI: https://doi.org/10.3390/ molecules29163803.

38. Dvorak. F., Dadakova B. Chromosome Counts and Chromosome Morphology of Some Selected Species. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 1984. Vol. 19. P. 41–70.

39. Exploring the potential of underrated yet versatile crop *Lunaria annua* L.: New insights into honesty plant / J. Petrovic et al. *Heliyon*. 2025. Vol. 11. [12 p.]. DOI: https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2025.e42248.

40. Genetics of qualitative traits in Indian mustard (*Brassica juncea*) / B. K. Brar et al. *Cruciferae Newsletter*. 1991. No. 14/15. P. 54–55.

41. Genimic changes in resintezed *Brassica napus* and their effects on gene expression and phenotype / R. T. Gaeta et al. *Plant Cell*. 2007. Vol. 19. P. 1–15.

42. Getinet A., Rakow G., Downey R. K. Inheritance of a cream petal mutant in Ethiopian mustard. *Can. J. Plant Sci*. 1993. Vol. 73. P. 1075–1076.

43. Jambhulkar S. J., Raut R. N. Inheritance of flower colour and leaf waxiness in *Brassica carinata* A. Br. *Cruciferae Newsletter*. 1995. No. 17. P. 66–67.

44. James R. V., Williams P. H. Clubroot resistance and linkage in *Brassica campestris*. *Phytopathology*. 1980. Vol. 70. P. 776–779.

45. Jenczewski E., Cherve A. M., Alix K. Chromosomal and gene expression in *Brassica* allopolyploids. *Polyploides and hybrid genomics* / ed. Z. J. Chen, J. A. Bicher. Amas, 2013. P. 171–186.

46. Kianian S. F., Quiros C. F. Trait inheritance, fertility, and genomic relationships of some n = 9 *Brassica* species. *Genet. Res. Crop Evol.*. 1992. Vol. 39. P. 165–175.

47. Krahulcova A. Selected Chromosome Counts of the Czechoslovak Flora III. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 1991. Vol. 26, No. 3. P. 369–377.

48. Lyakh V., Soroka A., Vasin V. Influence of mature and immature sunflower seed treatment with ethylmethanesulphonate on mutation spectrum and frequency. *Helia*. 2005. Vol. 43. P. 87–98.

49. Lysak M., Mandakova T. Genome evolution in crucifers: genome stasis, polyploidy and dysploidy. *Proceedings of a Workshop (9-13 June, 2015 at Akersberga, Sweden)*. Akersberga, Sweden, 2015. P. 44.

50. Martin R., Porter N., Deo B. Initial studies on seed oil composition of *Calendula* and *Lunaria*. *Agronomy N.Z.* 2005. No. 35. P. 129–137.

51. Masterbroek H., Marvin H. Breeding prospects of *Lunaria annua* L. *Industrial Crops and Products*. 2000. No. 11. P. 139–143.

52. McGrath J. M. Simple inheritance of flower colour in *Brassica hirta*. *Cruciferae Newsletter*. 1988. No. 13. P. 26.

53. Meier zu Beerentrup H., Rδbbelen G. Screening for European production of oilseeds with unusual fatty acids. *Angew. Botanik*. 1987. No. 61. P. 287–303.

54. Microwave-Assisted versus Conventional Isolation of Glucosinolate Degradation Products from *Lunaria annua* L. and Their Cytotoxic Activity / Ivica Blaževic´ et al. *Biomolecules.* 2020. Vol. 10. P. 215. DOI: 10.3390/biom10020215.

55. Moysiyenko *et al.* Notes to vascular plants in Ukraine I. *Chornomorski Botanical Journal. 2023.* Vol. 19 (1). P. 76–93. DOI: 10.32999/ksu1990- 553X/2023-19-1-3.

56. Orakwue F. C., Crowder L. V. Inheritance of variegation in *Brassica campestris* L. *J. Hered.* 1983. Vol. 74. P. 65–67.

57. Photonic paper: Multiscale assembly of reflective cellulose sheets in *Lunaria annua* / Guidetti et al. *Sci. Adv.* 2020.Vol. 6. [7 p.]

58. Princen L., Rothfus J. Development of new crops for industrial raw materials. *Journal of the American Oil Chemists' Society*ю 1984. No. 61. P. 281–289.

59. Quazi M. H. Interspecific hybrids between *Brassica napus* L. and *B. oleracea* L. developed by embryo culture. *Theor. Appl. Genet.* 1988. Vol. 75. P. 309–318.

60. Ramsey J., Schemske W. Neopolyploidy in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2002. Vol. 33. P. 589–639.

61. Rawat D. S., Anand I. J. Inheritance of flower colour in mustard mutant. *Indian J. Agric. Sci.* 1986. Vol. 56. P. 206–208.

62. Reyaz Ahmad Bhat et al. Effect of Potassium Nitrate and Calcium Chloride Priming on Germination and Seedling Growth of Honesty (*Lunaria annua* L.). *Environment and Ecology*. 2023. Vol. 41 (1C). P. 599–605.

63. RHS A-Z encyclopedia of garden plants. United Kingdom, 2008. P. 1136.

64. Seguin-Swartz G. Inheritance of a pale yellow petal mutant of summer rape. *Cruciferae Newsletter*. 1988. No. 13. P. 24–25.

65. Seguin-Swartz G., Warwick Suzanne I., Scarth Rachael. Cruceferae: compendium of trait genetics. Canada : Agriculture and Agri-Food Canada, 1997. 210 p.

66. Sheppard A. J., Fritz J. C., Rudolf T. S. Efect of Dietary *Lunaria* Oil on Chick Growth and Organ Lipid Content. *Poultry Science*. 1980. No. 59. P. 1455–1459.

67. Snogerup S. Gustaffson M., Von Bothmer R. *Brassica* sect. *Brassica* (*Brassicaceae*). *Taxonomy and variation.* 1990. Vol. 19. P. 271–365.

68. Stanton M. L., Snow A. A., Handel S. N. Floral evolution: attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science.* 1986. Vol. 232. P. 1625–1627.

69. The qualitative composition and comparative biological potential of *Lunaria annua* L. (Brassicaceae) extracts / Jelena S. Katanić Stanković et al. *Kragujevac J. Sci*. 2022. Vol. 44. P. 75–89. DOI: 10.5937/KgJSci2244075K.

70. Trigenomic bridges for *Brassica* improvement / S. Chen et al. *Critical Rev. Plant. Sci.* 2011. Vol. 30. P. 524–547.

71. Van Soest L. Alternative crop developments in the Netherlands. Alternative Oilseed and Fibre Crops for Cool and Wet Regions of Europe. *Proceedings of a Workshop (7-8 April, 1994 at Wageningen, the Netherlands).* Wageningen, 1994. P. 14–20.

72. Yeast hybrids and polyploides as model in evolutionary studies / A. A. Levy et al. *Polyploides and hybrid genomics* / ed. Z. J. Chen, J. A. Bicher. Amas, 2013. P. 3–14.

73. Yiming Guo et al. Increase in nervonic acid content in transformed yeast and transgenetic plants by introduction of a *Lunaria annua* L 3-ketoacyl-CoA synthase (KCS) gene. *Plant Molecular Biology*. 2009. No. 69. P. 565–580.

Наукове видання

Бойка Олена Анатоліївна

Лях Віктор Олексійович

БОТАНІЧНІ ТА ГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ РОСЛИН РОДУ *LUNARIA* L.

монографія

Технічний редактор *О. М. Міхєєва*

Науковий редактор *В. О. Лях*

Підписано до друку 22.04.2026. Формат 60x90/16.
Папір офсетний. Друк цифровий. Гарнітура Times.
Умовн. друк. арк. 4,6. Тираж 300 прим. Зам. № 51.

Запорізький національний університет
69011, м. Запоріжжя, МСП-41
вул. Університетська, 66.

Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників
і розповсюджувачів видавничої продукції
ДК № 5229 від 11.10.2016.