

9. Ковальов М.М, Васильковська К.В., Резніченко В.П. Вплив ЕМ препаратів та систем ін'єкційного мікрозрошення при вирощуванні баклажану у відкритому ґрунті. *Зрошуване землеробство: міжвідомчий тематичний науковий збірник. Видавничий дім «Гельветика»*. 2021. Вип. 76. С. 35–39.

10. Улянич О.І. Алексейчук О.М. Сорока Л.В. Адаптивність сортів і гібридів руколи посівної і шпинату городнього в Лісостепу України. *Овочівництво і баштанництво: міжвідомчий тематичний науковий збірник*. Вип. 61. ВП «Плеяда», 2015. С. 301–310.

11. Сорока Л. В. Никитина О. В. Производственно биологическая оценка сортов Рукколы посевной и Дворятника тонколистного в весенний теплице Уманского НУС: The 12th International scientific and practical conference “Dynamics of the development of world science” (August 5-7, 2020) Perfect Publishing, Vancouver, Canada. 2020. P. 354–358.

УДК 634.1:631.527:634.861477.71

DOI <https://doi.org/10.32851/2226-0099.2022.124.9>

## УСПАДКУВАННЯ ЗАБАРВЛЕННЯ ЯГОДИ СЕРЕД НАЩАДКІВ ЧЕРВОНОЯГІДНИХ СОРТІВ ВІНОГРАДУ

*Куліджанов Е.В.* – к.с.-г.н.,

доцент кафедри польових та овочевих культур,

Одеський державний аграрний університет,

директор,

Одеська філія Державної установи «Інститут охорони ґрунтів України»

У статті наведено результати гібридологічного аналізу популяцій винограду за ознакою забарвлення. Для оцінки було відібрано популяції, в яких мінімум одна з батьківських форм має червону/рожеву ягоду. Таким чином сформовано три групи гібридних нащадків – від схрещувань типу червоні\*білі, червоні\*червоні, червоні\*чорні, за забарвленням ягоди. Аналіз літературних джерел свідчить про те, вказана ознака залишається недостатньо вивченою попри великий обсяг проведених досліджень. Думки вчених різняться як щодо кількості генів що кодують забарвлення (до 9), так і щодо їх локалізації. При цьому вказуються різні групи зчеплення (хромосоми). Проте, одна з давніх гіпотез висунута О.М. Негрулем у 1936 р, теж має під собою певну основу, та частково підтверджується експериментальними даними. За результатами проведеного гібридологічного аналізу встановлено що в частині з проаналізованих популяцій зафіксовано схеми розщеплення притаманні гіпотезі О.М. Негруля щодо дигенної природи ознаки забарвлення. Разом із тим, половина популяцій продемонструвала інші схеми розщеплення. Причиною цього може бути як недоліки в методиці обліку, що найменш ймовірним, так і існування складнішого механізму успадкування забарвлення. Це може бути більша кількість генів (локусів) або множинний алелізм, а також можлива наявність так званих МуВ або Мус факторів що впливають на експресію генів забарвлення та відповідно біосинтез антоціанів. Для підвищення інформативності досліджень запропоновано ідентифікувати фенотипові класи за ознакою забарвлення, хімічними методами. Тобто, визначати не просто факт забарвлення, а конкретний пігмент або пігменти присутні у ягоді. За результатами гібридологічного аналізу встановлено генетичні формули сортів та гібридів які було залучено до схрещувань – Чауш рожевий, Кишимш рожевий, Октябрьський, Німранг, Кардинал, 29-64, 580-64 – Ссdd. Для сортів Воскеат, Італія, Карабурну – ссdd.

**Ключові слова:** виноград, забарвлення ягоди, антоціани, гібридологічний аналіз.

**Kulidzhanov E.V. Inheritance of berry color in the progeny of red berry grape varieties**

The results of hybrid analysis of table grape hybrid populations, after the berry color trait, are presented in the article. The populations with at least one parent with red/rose-colored berry were studied. Thus, the three groups of hybrids were formed, as the progeny of red\*white, red\*red, red\*black type crosses. Publications on the berry color inheritance testify that this trait has not been studied enough until now despite great amount information and research provided. Different researchers' vision is varying concerning the amount of genes (loci) of berry color trait (up to 9), as well as linkage groups (LG) containing these loci. At the same time, different numbers of linkage groups (chromosomes) are specified. It was estimated that the hypothesis of O. Negrul (1936), also have certain validity, and was partially confirmed with experimental data analysis. This hypothesis presumes two-loci genetic mechanism of berry color inheritance. According to the hybrid analysis results, the segregation schemes typical for two-loci genetic mechanism proposed by O Negrul were detected for the part of populations analyzed. At the same time, half of the populations demonstrated segregation schemes different from those mentioned above. Phenotypes registration and classification is to be less probable. The most acceptable reason is the existence of another berry color loci, or multiple allelism; also, the effect of so-called Myb or Myc factors which control the expression of color genes, an anthocyanins biosynthesis respectively. To increase the research informativity, it was proposed to identify the phenotypic classes after the berry color trait, using the biochemical methods. It means not just to state the very fact of colored berry, but identify the pigment(s) present in berry. As the result of hybrid analysis, the genetical formulas of grape cultivars and hybrids used as parents were figured out, namely Chaouse rose, Sultanina rose, Otyabr'sky, Nimrang, Cardinal, and hybrids 29-64, 580-64 – Ccdd. For the cultivars Voskeat, Italy, Karaburnu (Dattier De Beyrouth) – ccdd.

**Key words:** grape, berry color, anthocyanins, hybrid analysis.

**Аналіз останніх досліджень і публікацій.** Стосовно кількості генів що контролюють забарвлення ягоди, висновки дослідників різняться, іноді суттєво. Разом із тим, Клименко В.П. наводить 9 локусів, відповідальних за вміст антоціанів у ягодах (листях) винограду [1, с. 20, 2, с. 13]. На наявність одного гену в 5-й хромосомі вказує Jianfu Jiang [3, с. 797].

За даними Guo et al [4, с. 11], за забарвлення ягоди відповідають п'ять локусів, розташованих у хромосомі 2.

Fei He et al [5, с. 9061-9062] у підсумковій роботі наводять схему біосинтезу антоціанів, у винограду згідно до якої під дією ферментів F3H та F3'5'H (*flavonoid 3 $\beta$ -hydroxylase* та *flavonoid 3'5'-hydroxylase*) утворюються відповідно антоціанідини пеларгонідин та дельфінідин. За участі інших ферментів похідні сполуки перетворюються на інші речовини. Отже, флавоноїд-гідроксилази є визначальним фактором синтезу антоціанів, а локус що відповідає цим ферментам є одним з тих що входять до механізму успадкування ознаки забарвлення ягоди. Ще два антоціанідини – петунідин та мальвідин – утворюються з дельфінідину під дією ОМТ (O-methyltransferase). Саме локус FH зумовлює появу антоціанідинів як джерела антоціанів. Вінобумовлює наявність забарвлення незалежно від того який саме антоціан або антоціани буде синтезовано у підсумку [6, с. 746, 7, с. 293-4, 8, с. 273, 9, с. 15].

Отже, червоним пігментом є ціанідин-глікозид. Він утвориться якщо в локусі FH буде наявним відповідний алель, а локус UGFT не продукує фермент що перетворює ціанідин на пеонідин. Це алель що продукує F3'H *flavonoid 3'-hydroxylase*, яка в свою чергу продукує червоний ціанідин [5, с. 9061]. Можна припустити, що локус Cc на який вказував О.М. Негруль [10, с. 88] відповідає саме за F3'H *flavonoid 3'-hydroxylase*. Тут також можна припустити наявність множинного алелізму, коли продукуються різні ферменти F3H, F3'H та F3'5'H та відповідні антоціанідини, та четвертий рецесивний стан cc в сортів з білою ягодою. Тоді, можливо, локусу DD відповідає ОМТ (O-methyltransferase) яка перетворює в тому числі червоний ціанідин на чорний пеонідин [5, с. 9062]. Алелі з локусу UGFT (*flavonoid glucosyltransferase*) впливають на те, чи будуть утворюватися моно- або диглікозидні антоціани.

Аналіз наведених вище гіпотез та експериментальних даних дозволяє, на наш погляд, висунути наступне узагальнення про відповідність запропонованих раніше локусів/алелів та виявлених в останні роки ферментів що відповідають за біосинтез антоціанів у ягодах винограду. Тут можливі як мінімум два припущення – або локус *FH* є поліалельним, або ці алелі розташовано в різних локусах. Схема «один локус/множинний алелізм» передбачає такі можливі генетичні формули сортів в залежності від забарвлення ягоди:

Білі ягоди – рецесив по локусу *F3H* (*fh*), а по локусу *OMT* – будь-який алель.

Червоні ягоди – алель *F3'H* гомозиготний або гетерозиготний з алелем *fh*, та при цьому рецесив за локусом *OMT* (ціанідин).

Чорні ягоди:

– алелі *F3H* та *F3'5'H* незалежно від інших алелів у локусі (*F3'H* або *fh*), з рецесивом по локусу *OMT* (пеларгонідин та дельфінідин);

- алелі *F3H* та *F3'5'H* незалежно від інших алелів у локусі (*F3'H* або *fh*), з домінантним алелем по локусу *OMT* (мальвідин, петунідин).

- *F3'H* у поєднанні з нерецесивним алелем *OMT* (пеонідин).

Або: червоне (в т.ч. рожеве) забарвлення – це ціанідин чи невеликі кількості інших пігментів, що зумовлені факторами транскрипції.

Далі можна припустити максимальну кількість антоціанів які одночасно можуть бути присутні у чорній ягоді – 5, мінімальна – 1 (пеларгонідин-глікозид).

Це дещо розходиться із положеннями О.М. Негруля та Л.П. Трошина, але частково співпадає – у тому, що половина (2 з 4 можливо існуючих) алелів *FH* забезпечують наявність чорного забарвлення.

Проте можливою є ситуація коли не всі *FH* алелі містяться в одному локусі. Якщо спів ставляти вплив цих алелів на прояв ознаки забарвлення, із баченням О.М. Негруля [9, с. 88], то можна припустити що алею *C* відповідає ціанідин, *c* – відсутність пігменту, а алелям з локусу *Dd* – дельфінідин/пеларгонідин. Тоді інші пігменти кодується ще певними локусами [11, с. 411].

Поки очевидно, що між ранніми гіпотезами та сьгоднішніми молекулярно-генетичними та біохімічними дослідженнями є деякі розбіжності. Проте, якщо гіпотеза О.М. Негруля не охоплює локуси *OMT*, то останні можуть призвести до збільшення відсотку чорно ягідних сіянцив у гібридних популяціях у порівнянні із його припущеннями. Це відбуватиметься тому що *OMT* перетворює червоний ціанідин на чорний пеонідин.

**Метою** нашої роботи є подальше вивчення характеру успадкування забарвлення ягоди у винограду, з урахуванням нових досягнень в галузі молекулярної генетики та біохімії.

**Методика досліджень.** Дослідження проводилися методом гібридологічного аналізу популяцій отриманих лабораторією виноградарства ОСГІ/ОДАУ у 60-70-х роках минулого століття (С.О.Мельник, М.О. Дудник). Основною робочою гіпотезою був механізм успадкування, запропонований О.М. Негрулем [9, с. 88]. Ознака забарвлення вивчалася у популяціях, отриманих від схрещувань де як мінімум один з батьків має червону (рожеву) ягоду. Оцінка відповідності теоретичних схем успадкування до фактичних проводилася методом Пірсона [12, с. 60-62].

**Результати досліджень.** Виноград є високо гетерозиготною культурою [5, с. 9058], отже вивчення механізмів успадкування селекційно цінних ознак є складним процесом. Тому складні ознаки вивчаються шляхом послідовних наближень, із формуванням декількох вірогідних гіпотез, та подальшим

підтвердженням якоїсь з них. Так, у минулих роботах вже були спроби проаналізувати успадкування забарвлення ягоди [13, с. 116; 14, с. 31; 15, с. 132]. Першим кроком було виявити найбільш вірогідні схеми розщеплення, із мінімальним значенням  $\chi^2$ . Зараз було проаналізовано додаткову кількість популяцій. Для популяцій проаналізованих раніше було вивчено вірогідність генетичному механізму C-D- (Табл. 1, 2).

Таблиця 1

**Успадкування забарвлення ягоди у нащадків  
від схрещування червоних та білих сортів**

Комбінація схрещування	Сіянци що мають ягоди, шт				Теор. схема	Хі-квадрат	
	білі	рожеві	чорні	небілі		факт	теор
Чауш рожевий – Воскеат	9	7			1:1	0,63	3,88
Чауш рожевий – Спітак араксені	25	13	8		2:1:1	1,43	5,99
	25			21	1:1	0,35	3,88
		13	8		1:1	1,19	3,84
Чауш рожевий – Аскері	9	7			1:1	0,25	3,88
	9	6	1		2:1:1	3,38	5,99
Чауш рожевий – Кишмиш білий	8			<b>14</b>	<b>1:1</b>	<b>1,64</b>	<b>3,88</b>
	8	12	8		2:1:1	6,29	5,99
		12	8		1:1	0,80	3,84
		12	8		3:1	2,40	3,84
Італія – Кишмиш рожевий	12	3			1:1	5,4	3,88
	12	3			3:1	0,0	3,84
Карабурну – Кишмиш рожевий	12	7			1:1	1,32	3,88
	12	7			3:1	1,42	3,88
Королева – Октябрьський	27			11	1:1	6,74	3,88
	27			11	3:1	0,32	5,99
Німранг – Кишмиш круглий	8			12	1:1	0,8	3,88
	8	11	1		2:3:3	9,07	5,99
Німранг – Мускат венгерський	7	10			7:9	0,05	<b>3,84</b>
	7	10			1:1	0,53	3,84
2965–Кардинал	142	63	25		5:2:1	1,04	5,99
		63	25		1:1	16,04	3,84
		63	25		3:1	0,55	3,84

У схрещування Чауш рожевий\*Спітак араксені, Чауш рожевий\*Аскері, Чауш рожевий \*Кишмиш білий, Німранг\*Кишмиш круглий 29-65\*Кардинал виявлено сіянці із чорною ягодою. Це означає що бат-ьківські форми із білою ягодою мають гени ccDd або ccDD. Наявність серед нащадків гібридів із червоною ягодою свідчить про те, що білоягідні батьки мають формулу тільки ccDd. В усіх схрещуваннях є також і білоягідні гібриди; отже усі батьківські форми із червоною/рожевою ягодою мають генетичну формулу Ccdd.

Таким чином можна припустити схему схрещування Ccdd\* ccDd, а схема розщеплення – 2:1:1 (білі:червоні:чорні). Серед гібридів Чауш рожевий\*Аскері, Чауш рожевий\*Спітак араксені таке розщеплення є математично підтвердженим.

Таблиця 2

**Успадкування забарвлення ягоди у нащадків від схрещування  
червоних сортів із червоними та чорними**

Комбінація схрещування	Сіянци що мають ягоди, шт				Теор. схема	Хі-квадрат	
	білі	рожеві	чорні	небілі		факт	теор
Червоні – червоні							
Німранг – Кишмиш рожевий	6	1	7		2:1:1	1,93	5,99
	6		8		1:1	0,29	3,84
Червоні – чорні							
Чауш рожевий – Кишмиш чорний	27	42	36		2:3:3	0,49	5,99
		42	36		1:1	0,46	3,84
	27			78	1:3	0,03	3,84
Мускат гамбурзький – Кардинал	11	35	34		2:3:3	5,42	5,99
		35	34		1:1	0,01	3,84
	11			69	1:3	5,40	3,84
Німранг – Кишмиш чорний	43	29	4		9:6:1	0,13	5,99
	43	29	4		2:3:3	51,39	5,99
	43			33	1:1	1,32	3,84
Німранг – Мускат гамбурзький	22	2	0		2:3:3	57,11	5,99
	22	2	0		2:1:1	17,02	5,99
	22			2	3:1	1,45	3,84
Октябрський – Мускат гамбурзький	18	4	5		2:3:3	33,46	5,99
	18	4	5		2:1:1	0,08	5,99
	18			9	3:1	1,00	3,84
	18			9	1:1	3,00	3,84
		4	5		1:1	0,11	3,84
29-64 (Чауш рожевий– К-ш білий) – Кишмиш чорний	27	16	51		2:3:3	18,07	5,99
	27			67	1:3	0,7	3,84
		16	51		1:1	18,28	3,84
580-64 (Тавриз – Королева) – Мускат гамбурзький	14	6	27		3:1:4	1,27	5,99
	14	6	27		2:3:3	13,09	5,99
	14			33	1:3	0,57	3,84
		6	27		1:3	0,89	3,84

Проте у популяціях Чауш рожевий\*Кишмиш білий, Королева \*Октябрський, Німранг\*Кишмиш круглий ця схема розщеплення не підтвердилася. Втім, обґрунтоване співвідношення «червоних» та «чорних» сіянтів 1:1 підтверджене. Отже проблема може полягати в тому, що, наприклад сіянти із дуже світлою але рожевою ягодою вважаються білогідними, або в тому що є модифікуючі фактори, що впливають на експресію генів забарвлення [7, с. 290]. Це так звані фактори транскрипції – Мув, Мус, WD-40. Вони зумовлюють інтенсивність синтезу флавоноїд-гідроксилаз та/або фосфотрансфераз, тим самим впливаючи на інтенсивність забарвлення ягоди. Серед нащадків схрещувань Чауш рожевий\*Воскеат, Італія\*Кишмиш рожевий, Королева\*Октябрський, відсутні чорноягідні гібриди. Отже формула білогідних батьків – ccdd.

Наявність сіянцив із чорною ягодою в популяції Німранг\*Кишмиш рожевий відповідає іншому механізму ніж CcDd, або тим що сіянци із інтенсивним червоним забарвленням (ціанідин) могли сприйматися як чорноягідні. Частково це підтверджується тим, що теоретичне співвідношення білі:небілі 1:3 математично доведено. Цей методичний аспект роботи потребує подальшого удосконалення (Табл. 2).

В популяціях від схрещувань червоних сортів із чорними теоретичною схемою є 2:3:3 (білі:червоні:чорні). Ця схема підтвердилася в 3 із семи схрещувань (Табл. 2). Як і в попередніх схрещуваннях, серед нащадків сортів Октябрьський та Німранг переважають сіянци із білою ягодою, та теоретична сзема не підтверджується 2:3:3. Тут також можуть бути задіяні ті ж чинники що й у попередніх схрещуваннях за участю вказаних сортів. Слід зазначити що невідповідність механізму який передбачає участь локусів CcDd проявляється саме у переважанні сіянцив із білою ягодою, тобто у співвідношенні білі:небілі. Таке уточнення дозволяє схилитися до версії що має місце дія ще якогось фактору спадковості, бо суб'єктивні помилки у таких масштабах є практично неможливими.

**Висновки.** Аналіз отриманих експериментальних даних щодо успадкування ознаки забарвлення ягоди у винограду дозволяє зробити деякі висновки. Підтверджено, встановлено або уточнено генетичні формули сортів за ознакою кольору ягоди: Чауш рожевий, Кишмиш рожевий, Октябрьський, Німранг, Кардинал, 29-64, 580-64 – Ccdd. Для сортів Воскеат, Італія, Карабурну – ccdd.

Частина обстежених популяцій демонструє схеми розщеплення притаманні генетичному механізму запропонованому О.М. Негрулем [10, с. 88]. Проте у половині гібридних популяцій виявлено інші схеми, із суттєвим переважанням білоягідних гібридів.

Якщо припустити наявність ще деяких генетичних факторів що впливають на експресію забарвлення, то донорами цих факторів можна вважати сорти Німранг та Октябрьський.

Для більш глибокого, та всебічного вивчення ознаки забарвлення ягоди необхідне уточнення підходу до ідентифікації фенотипів. Тут мабуть було б доцільно проводити таку ідентифікацію шляхом біохімічного аналізу та встановлення антоціанів, фактично наявних у ягодах винограду. Тоді можна було б вивчати успадкування не просто забарвлення, а конкретних пігментів, що зробило б отримувані результати точнішими та конкретнішими.

### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Клименко В.П., Трошин Л.П., Мелконян М.В. Идентифицированные гены винограда. *Виноград и вино России*. 1997. № 1. С. 20-21.
2. Клименко В.П., Трошин Л.П. Паспортизация сортов винограда по идентифицированным генам. *Виноград и вино России*. 1994. № 1. С. 12-14.
3. Jianfu Jiang, Xiucui Fan, Ying Zhang, Xiaoping Tang, Xiaomei Li, Chonghui Liu and Zhenwen Zhang. Construction of a High-Density Genetic Map and Mapping of Firmness in Grapes (*Vitis vinifera* L.). Based on Whole-Genome Resequencing. *Int. J. Mol. Sci.* 2020. № 21. P. 797. doi:10.3390/ijms21030797.
4. Guo Da-Long, Zhao Hui-Li, Li Qiong, Zhang Guo-Hai, Jiang Jian-Fu, Liu Chong-Huai, and Yi-He Y. Genome-wide association study of berry-related traits in grape [*Vitis vinifera* L.] based on genotyping-by-sequencing markers. *Horticulture Research*. 2019. № 6. P. 11. DOI 10.1038/s41438-018-0089-z www.nature.com/hortres
5. Fei He, Lin Mu, Guo-Liang Yan, Na-Na Liang, Qiu-Hong Pan, Jun Wang, Malcolm J. Reeves and Chang-Qing Duan Biosynthesis of Anthocyanins and Their Regula-

tion in Colored Grapes. *Molecules*. 2010. № 15. P. 9057-9091. <https://doi.org/10.3390/molecules15129057>

6. Sparvoli Francesca Cathie Martin, Attilio Scienza, Giuseppe Gavazzi & Chiara Tonelli Cloning and molecular analysis of structural genes involved in flavonoid and stilbene biosynthesis in grape (*Vitis vinifera* L.). *Plant Molecular Biology*. 1994. Vol. 24. P. 743–755.

7. Springob, K.; Nakajima, J.; Yamazaki, M.; Saito, K. Recent advances in the biosynthesis and accumulation of anthocyanins. *Nat. Prod. Rep.* 2003. № 20. P. 288-303. PMID: 12828368. DOI: 10.1039/b109542k

8. Ford, C.M.; Boss, P.K.; Hoj, P.B. Cloning and characterization of *Vitis vinifera* UDPglucose:flavonoid 3-*O*-glucosyltransferase, a homologue of the enzyme encoded by the maize Bronze-1 locus that may primarily serve to glucosylate anthocyanidins *in vivo*. *J Biol. Chem.* 1998. № 273. P. 9224-9233.

9. Карбовская Р.В., Борис И. И. Идентификация антоцианов при помощи вэжх, как метод подтверждения аутентичности фруктово-ягодного сырья и готовой продукции. *Журнал Хроматографічного товариства*. 2008. Т. VIII. № 3, 4. С. 13-33.

10. Негруль А.М. Генетические основы селекции винограда. Л.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1936. 150 с

11. Wang Huiling, Yan Ailing, Sun Lei, Sun Guojun Zhang, Wang Xiaoyue, Ren Jiancheng and Xu Haiying. Novel stable QTLs identification for berry quality traits based on high-density genetic linkage map construction in table grape. *BMC Plant Biology*. 2020. № 2. P. 411. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02630-x>

12. Гершензон С.М. Основы современной генетики. Киев: Наукова думка, 1983. 560 с.

13. Кулиджанов Г.В. Характер наследования некоторых органолептических показателей в потомстве комбинации Мускат гамбургский – Кишмиш чёрный. *Проблемы современного виноградарства. Сб. науч. тр., посвящ.100-лет. со дня род. П.Т. Болгарева*. Симферополь, 1999, вып.60. С 113-116.

14. Кулиджанов Г.В. Наследование некоторых качественных признаков при скрещивании столовых сортов винограда. *Виноделие и виноградарство*. 2001. № 2. С. 30-31.

15. Кулиджанов Г.В. Наследование окраски ягоды при внутривидовых скрещиваниях винограда (*Vitis vinifera* L.) *Аграрний вісник Причорномор'я*. Вип. 29. Одеса, 2005. С. 128-132.