УДК 631.527.581.143:633.11
DOI https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2025.31.27

СТАН ТА ПЕРСПЕКТИВИ РОЗВИТКУ ГЕТЕРОЗИСНОЇ СЕЛЕКЦІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ

ДМИТРЕНКО Ю.М. – кандидат сільськогосподарських наук, доцент
orcid.org/0000-0002-3942-9125
Національний університет біоресурсів і природокористування України
ЖЕМОЙДА В.Л. – кандидат сільськогосподарських наук, професор
orcid.org/0000-0002-4411-1592
Національний університет біоресурсів і природокористування України
БАШКІРОВА Н.В. – кандидат біологічних наук, доцент
orcid.org/0000-0001-6940-5194
Національний університет біоресурсів і природокористування України
ЗАЇКА Є.В. – кандидат сільськогосподарських наук,
orcid.org/0000-0001-8918-3824
Миронівський інститут пшениці імені В.М. Ремесла,
Національний університет біоресурсів і природокористування України
РАКОВ А.Ю. – здобувач наукового ступеня доктора філософії
orcid.org/0009-0005-4745-4995
Національний університет біоресурсів і природокористування України

Постановка проблеми. На даний час у світі гостро стоїть проблема продовольчої безпеки людства. Зміни клімату, використання земель, придатних для вирощування сільськогосподарських культур, під вирощування біоенергетичних культур, проблеми з логістикою засобів захисту рослин та добрив негативно впливають на об'єми валового збору зернових культур. Для забезпечення зростаючого попиту на пшеницю, що виникає через постійне збільшення кількості населення, споживання м'яса і молочних продуктів, а також використання біопалива та біогазу, необхідно подвоїти світовий обсяг її виробництва до 2050 року [1]. Вирішенням проблеми може стати селекція, а саме використання ефекту гетерозису в пшениці для створення інтенсивних гібридів на основі екологічно і генетично віддалених батьківських компонентів [2].

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Створення гібридів на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності в XX столітті дало змогу підвищити врожайність таких культур як кукурудза, рис, соняшник, цукровий буряк та ін. За останні 60 років селекціонерами проведена робота з вирішення основних проблем гібридної пшениці, а саме: створення донорів стерильності, підвищення відсотку запилення колосу при виробництві насіння, що викликає зменшення його собівартості та ін. [3]. Вже сьогодні можна спостерігати впровадження нових гібридів пшениці на території США, Канади та Європейського союзу [4]. Наразі гібриди пшениці займають близько 1% посівної площі пшениці у світі та ведуться наукові дослідження з метою підвищення даного показника. Тому, створення гібридів пшениці м'якої озимої є перспективним для забезпечення продовольчої та економічної безпеки України.

Концепція «гібридної сили», або «гетерозису», що вказує на підвищення значень ознак у потомства гібридів першого покоління, описана ще у XVIII ст. Проте, використовувати гетерозисні гібриди у сільському господарстві почали набагато пізніше, зокрема в регіонах вирощування кукурудзи в Сполучених Штатах Америки, починаючи з 1930-х рр. В 1935 р. гібридне насіння використовували менше ніж на 10% від площ вирощування кукурудзи в штаті Айова, але вже до 1939 р. даний показник становив понад 90% [5].

Роботи зі створення гібридів пшениці розпочалися в 20-х роках минулого століття. Позитивні результати в даному напрямі отримали вчені Ф. Гріффі, К. Е. Розенквіст, С. В. Бойс, Д. Е. Вейбель, Л. В. Бригглу, С. М. Сікка, Ф. Г. Луптон, Дж. В. Шмідт та ін..

Новий етап у розвитку селекції гібридної пшениці розпочався у 1951 р. з відкриттям цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС) у даної культури. Японський генетик Х. Кіхара методом схрещування пшениці із *Aegilops caudata* L. отримав гібриди, що мали чоловічостерильну (ЧС) плазму. Згодом японський учений Х. Фукасава повідомив про отримання ЦЧС гібридів від схрещування *Aegilops ovata* L. x *Triticum durum* L. з *Aegilops caudata* L. x *Triticum aestivum* L. Також ЧС-форми отримали американські вчені Дж. А. Вілсон, В. М. Росс, Дж. В. Шмідт, В. А. Джонсон, С. С. Манн [6].

Наприкінці минулого століття проведені дослідження для оцінки рівня ефекту гетерозису в пшениці. Гібриди і їх батьківські лінії вивчали в різних екологічних умовах за показником врожайності. Роботи В. Мерферта (1987), М. Боргі (1988), Дж. Барбоза-Нето (1996), І. Оури (2000) та П. Корбелліні (2002) сприяли розумінню природи гетерозису в пшениці [7].

Однак, незважаючи на зацікавленість науковців та дослідження, які тривають майже століття, гібридна пшениця не впроваджена у виробництво в такому масштабі як гібридна кукурудза [8].

Мета: узагальнити та систематизувати наявні наукові дані щодо становлення, сучасних досягнень і тенденцій розвитку селекції гетерозисної селекції пшениці м'якої озимої, а також визначити перспективні напрями досліджень і впровадження гібридних форм у виробництво з метою підвищення продуктивності, адаптивності та стійкості до стресових чинників.

Результати досліджень. Ефективне створення та впровадження гібридів пшениці м'якої озимої у виробництво неможливе без чітко сформованої та науково обґрунтованої системи отримання гібридного насіння. Така система має враховувати як біологічні особливості культури, так і технологічні аспекти насінництва, що забезпечують збереження гібридності, чистоту ліній та високу якість насіннєвого матеріалу. На даний час у виробництві використовують дві системи отримання гібридного насіння пшениці:

– на стерильній основі – використання чоловічої стерильності;

– на фертильній основі – використання гаметоцидної (хімічної) кастрації (СНА) під час схрещуванні батьківських компонентів. Обидві системи мають свої переваги та недоліки [9].

Рівень гетерозису в гібридів пшениці становить приблизно 10%. Не виявлено значущої різниці в рівнях гетерозису між гібридами створеними на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності і тими, що отримані за допомогою хімічних засобів кастрації. Проте, створення гібридів на основі ЦЧС вимагає значно більше часу [10].

Типи чоловічої стерильності пшениці

Виробництво гібридного насіння на стерильній основі у самозапильних культур передбачає створення системи, яка запобігає природному самозапиленню материнської форми, одночасно сприяючи її запиленню пилком батьківського компоненту [9]. На даний час досліджено і мають перспективи використання 5 типів (систем) чоловічої стерильності пшениці:

– цитоплазматична чоловіча стерильність;

– фоточутлива цитоплазматична чоловіча стерильність (PCMS);

– термочутлива рецесивна чоловіча стерильність (TGMS)

– ядерна чоловіча стерильність (GMS).

Цитоплазматична чоловіча стерильність. Впровадження системи ЦЧС передбачає введення генів стерильності цитоплазми та генів відновлювачів фертильності пилку в цільові генотипи [11].

В даний час відомо понад 70 різних цитоплазм, які викликають чоловічу цитоплазматичну стерильність в пшениці [12]. Система з використанням цитоплазми *T. timopheevii* вважається найкращою для виробництва гібридного насіння пшениці. Її використовують також в селекції гібридів тритикале. Однак, відновлення фертильності в ліній з цитоплазмою *T. timopheevii* часто буває частковим, тому для вирішення цього питання використовують комбінування двох і більше ядерних генів відновлення фертильності (*Rf*). Це можливо виконати завдяки використанню асоційованих молекулярних маркерів [13].

Для системи ЦЧС ідентифіковано вісім генів відновлення фертильності пилку пшениці (*Rf1–Rf8*), які розташовані на хромосомах: 1A, 7D, 1B, 6B, 6D, 5D, 7B і 2D [14]. П'ять із цих генів, а саме *Rf1*, *Rf2*, *Rf4*, *Rf5* і *Rf7* походять від *T. Timopheevii*. [15]. Ген *Rf3* виявлений у *T. spelta var. Duhamelianum [16]*, а *Rf6* і *Rf8* – в *T. Aestívum [15]* (табл. 1).

На додаток до восьми генів відновлення фертильності виявлено ген під назвою Rf_{multi}. Досліджено, що чоловіча стерильність, викликана цитоплазмами від видів *Ae. kotschyi, Ae. mutica* і *Ae. uniaristata*, проявлялася лише в тих пшениць, які не мають плеча 1BS, як у випадку пшеничних сортів із транслокацією 1BL.1RS. Відсутність плеча 1BS є характерною для пшениць з такою транслокацією [16]. Виявлення гена Rf_{multi} вказує на його роль у відновленні фертильності у пшеничних ліній з певними цитоплазмами та генетичними конфігураціями [20].

Загальною рисою всіх генів відновлення фертильності є те, що кожен з них кодує білок, який містить спільний дегенеративний мотив, відомий як повторення пентатрицепептиду (PPR [9]).

Програму виробництва гібридного насіння пшениці на основі ЦЧС називають трилінійною A-B-R системою. Вона базується на створенні трьох типів самозапильних ліній:

1. лінія A (стерильний аналог) – це чоловічостерильна лінія, яка виконує роль жіночого компонента гібрида;

2. лінія B (закріплювач стерильності) – генетично подібна лінія до лінії A. Відрізняється лише фертильною цитоплазмою за рахунок чого рослини утворюють фертильний пилок. При схрещуванні зі стерильним аналогом потомки F_1 є стерильними [9; 11].

Таблиця 1

Гени відновлення фертильності пилку пшениці

Гени відновлення фертильності пилку	Хромосома	Стерильна цитоплазма	Генетичний маркер	Відстань Rf гену від маркеру	Посилання
D2Rf1	1BS	*Ae. crassa*	E09-SCAR 865-1	9,5 cM	[17]
Rf_{multi}	1BS	*Ae. kotschyi, Ae. mutica, Ae. uniaristata*	S-6/Xucr-5	2,9 cM	[16]
Rf1	1A	*T. timopheevi*	AX-94682405, AX-94501544	–	[18]
Rf3	1BS	*T. timopheevi*	S10067637, S100069923, S3045222	3,0 cM	[11]
Rf4	6BS	*T. timopheevi*	Xksug48	–	[15]
Rf8	2DS	*T. timopheevi*	Xwmc503, Xgwm2962, Xwmc112	3,3–6.7 cM	[19]

3. лінія R (відновлювач фертильності) – це чоловічий батьківський компонент здатний відновлювати фертильність пилку в рослин F_1 за рахунок наявності в генотипі генів відновлення фертильності *Rf*.

CIMMYT (Міжнародний центр покращення кукурудзи та пшениці), спільно з Syngenta, проводять дослідження гібридів, створених з використанням стерильної цитоплазми *T. timopheevii*. Створені лінії відновників фертильності містять від 2 до 4 генів *Rf,* ідентифікованих за допомогою зв'язаних молекулярних маркерів, що належать Syngenta. Деякі лінії відновлюють фертильність F_1 на 100% в різних кліматичних умовах, включаючи Мексику та Індію [21]. Це свідчить про потенціал використання ЦЧС на основі цитоплазми *T. timopheevii* для виробництва економічно вигідного та високоякісного гібридного насіння [10].

Система фоточутливої цитоплазматичної чоловічої стерильності (PCMS). Цитоплазма *Ae. crassa* чутлива до тривалого фотоперіоду (≥15 годин), що викликає чоловічу стерильність, тому її вважають перспективною для програм зі створення гібридної пшениці [22]. У цій системі генотип, який має бути використаний як материнський компонент, буде фертильним за умов короткого світлового дня, тобто 14,5 годин і менше, але чоловічостерильним за умов тривалого дня. Таким чином, материнську лінію підтримують шляхом самозапилення за умов короткого дня, а гібридне насіння створюють за умов тривалого дня за допомогою відповідного відновлювача [23]. Система PCMS базується на двох видах систем відновлення фертильності, одна з яких включає ряд *Rf* генів, а інша контролюється одним домінантним геном відновлення фертильності (Rfd_1). Дана система використана в Китаї при створенні гібриду пшениці Spring [4].

Термочутлива рецесивна чоловіча стерильність (TGMS). Деякі сорти пшениці містять гени, що викликають стерильність пилку за умов зниженої температури [24]. Спонтанний мутант TGMS BS20-T виявлений у сорті пшениці BS20 в Китаї. Лінія TGMS (B20-T) повністю стерильна за температури <10 °C і абсолютно фертильна при >13 °C. TGMS контролюється рецесивним геном *tmsBS20T*, розташованим на хромосомі 2BL між SSR локусами Xgwm403 і Xgwm374 на генетичних відстанях 2,2 і 4,5 cM, відповідно. Окрім цього, у лінії 337S ідентифікований рецесивний ген TGMS *wtms1* на хромосомі 2BL. Цей ген розташований в інтервалі 11,3 cM від маркера SSR Xgwm374 і пов'язаний з маркером AFLP E:AAG/M:CTA163. На даний час відсутні відомості про успішне використання TGMS у селекції гібридів пшениці [1].

Ядерна чоловіча стерильність (GMS). Відомо п'ять ядерних генів чоловічої стерильності пшениці: *ms1* (4BS), *Ms2* (4DS), *Ms3* (5AS), *Ms4* (4DS), *ms5* (3AL) і 6 алельних мутантів гена *ms1 [12]*. Збереження чоловічостерильної материнської форми здійснюють через гетерозиготну чоловічофертильну популяцію. Однак це не бажано, оскільки материнський компонент у насінницьких посівах не повинен розділятися за фертильністю. Проблема ускладнюється тим, що ручне видалення фертильних колосів із популяції є нерентабельним і неприйнятним для комерційного виробництва гібридного насіння [9].

Ms2 – це спонтанна мутація виявлена в лінії пшениці 233 в окрузі Taigu в Китаї [17]. Лінії пшениці, що містять ген *Ms2*, на 100% чоловічостерильні і називаються Taigu. Ген *Ms2* в минулому використовували для добору під час традиційних програм селекції пшениці в Китаї [25].

Використання гаметоцидної (хімічної) кастрації

Чоловічу стерильність у пшениці можна викликати за допомогою **хімічних засобів гібридизації** [28]. Материнські рослини обробляють спеціальними препаратами – гаметоцидами (табл. 2), зазвичай за допомогою розпилення. Виробництво комерційної кількості гібридного насіння стає відносно простим за умови відповідності гаметоциду вимогам до препаратів хімічної кастрації (повної чоловічої стерильності та ін. (рис. 1) і якщо батьківські рослини утворюють достатню кількість пилку. Це більш швидкий та практичний спосіб виробництва гібридного насіння пшениці порівняно з системою на стерильній основі, яка є більш складною і тривалою [29].

Рис. 1. Вимоги до препаратів хімічної кастрації пшениці

Гаметоцид RH-007 використовували для виробництва гібридного насіння в США та Європі. Він викликає стерильність лише окремих генотипів, а його застосування обмежене фазою розвитку пшениці (BBCH-37). Висока чутливість до опадів після обробки та залишки препарату в насінні F_1 у випадку підвищення рекомендованої дози стали причиною визнання його як комерційно-високоризикованого [33].

Гаметоцид WL84811 використовували в Європі, США, Південній Африці, Китаї, Австралії та Новій Зеландії. Застосування припинено через виявлення токсичних залишків у насінні F_1, вирощеному на оброблених рослинах [28].

Гаметоцид Genesis® використовували у комерційному виробництві гібридного насіння в США та Європі до 2007 року [35].

Регулятор росту рослин Croisor®100 – єдиний засіб хімічної кастрації, який використовують в Європі для комерційного виробництва гібридної пшениці [1].

Перевагою створення гібридів на основі хімічних засобів гібридизації є можливість безпосереднього використання самозапильних ліній існуючого селекційного генофонду. Однак обмежена кількість фертильного пилку, яку утворюють батьківські рослини та відносно короткий термін цвітіння обох батьківських компонентів ускладнюють процес отримання гібридних комбінацій [27]. Переваги створення гібридів на стерильній основі пов'язують із фітотоксичністю СНА, виявленою в жіночих репродуктивних органах, що в свою чергу знижує врожайність материнського компоненту та якість насіння F_1 [10].

Щодо використання гаметоцидів на території України, можна зазначити, що Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН України в співпраці з іншими науково-дослідними інститутами веде активну роботу по дослідженню впливу гаметоцидів на потенційні батьківські компоненти [36; 37; 38; 39].

Компанія Saaten-Union реалізує в Україні гібриди пшениці створені методом хімічної кастрації (Гіацинт, Хьюбері). Насінництво вказаних гібридів проводять на території ЄС, а насіннєвий матеріал постачають в Україну перед кожним посівним сезоном. Наразі в Україні не передбачено можливості реєстрації та промислового застосування діючих речовин гаметоцидної дії для насінницьких цілей.

Досягнення селекції гібридної пшениці

Перші дослідження зі створення гібридної пшениці переважно з використанням цитоплазматичної чоловічої стерильності розпочато в 1950-х рр. в Японії.

Вальтер Мерферт в 1965 р. в Інституті досліджень зернових культур Бернбург-Гадмерслебен у Німеччині розпочав роботу зі створення гібридів на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності. У дослідженнях отримав рівень гетерозису (середнє батьківських компонентів) в 9% для 17 гібридів, з діапазоном від 0% до 15% [40]. Вчений відзначив, що комерційний гетерозис може бути підвищений за рахунок покращення ліній відновників фертильності та використання генетично різних ЦЧС-ліній [1].

Перші гібриди пшениці з'явилися на ринку США у 1981 році (компанія Cargill). З 1986 року гібридну пшеницю почали вирощувати в Аргентині та Австралії [41].

В Китаї роботу зі створення гібридів пшениці розпочали в кінці 1980-х років, яка базувалась на використанні систем цитоплазматичної чоловічої стерильності та СНА для розробки експериментальних гібридів. Створено понад 50 гібридів пшениці із підвищеною врожайністю на 10–20%. З них сім гібридів отримали сертифікацію в рамках національної програми реєстрації.

У 1988 році компанія Cargill запропонувала на ринку Японії два гібриди під брендом «Баунті» [41].

У період з 2009 по 2012 рр. гібриди пшениці вирощували на площі 66,7 тис. га у 11 провінціях Китаю для демонстраційних цілей. За результатами досліджень встановлено підвищення врожайності на 15,7% [4].

Компанія Saaten-Union Recherche була і залишається піонером у розробці та впровадженні комерційно успішних гібридних сортів пшениці як для Великої Британії, так і для інших європейських країн. Останнім часом Asur Plant Breeding, спеціалізована дослідницька та виробнича одиниця компанії Saaten-Union, реалізує гібриди пшениці, розроблені за допомогою хімічних засобів гібридизації в деяких країнах Європи, в т. ч. і в Україні [1].

Впровадження гібридної пшениці в Україні вказує на інтерес Asur Plant Breeding (Saaten Union) до нових регіонів і свідчить про те, що створення вітчизняних гібридів пшениці є актуальним завданням селекції.

Пшениця м'яка озима представлена в Державному реєстрі сортів рослин, придатних для поширення в Україні на 2025 рік [43] (в кількості 786 одиниць) (рис. 2).

Аналізуючи дані реєстрації сортів і гібридів в Україні встановлено, що з 2016 року до Державного реєстру включено 8 гібридів і 9 батьківських компонентів пшениці м'якої озимої. В Державному реєстрі сортів України представлені гібриди селекції компанії Saaten Union, створені за допомогою засобів хімічної кастрації. На даний час їх кількість складає 5 (табл. 3). Впродовж 2023 року компанією BASF було зареєстровано 2 нових гібриди пшениці з батьківськими компонентами на основі чоловічої цитоплазматичної стерильності.

Внесення гібридів пшениці м'якої озимої до Державного реєстру сортів, придатних для поширення в Україні, свідчить про їх відповідність сучасним вимогам агровиробництва та високу адаптивність до ґрунтово-кліматичних умов рекомендованих зон вирощування.

Враховуючи перші успішні приклади внесення гібридів до Державного реєстру, можна прогнозувати поступове зростання їх ролі у структурі сортового складу пшениці в Україні.

Висновки. Стабільність врожаю – це важливий фактор, який підтримує ідею гібридної селекції. У багатьох дослідженнях гетерозис у пшениці забезпечує підвищення врожайності в середньому на 10 % порівняно з інбредними лініями. Завдяки цьому забезпечується економічна доцільність у впровадженні систем насінництва гібридів, які вже розроблені й застосовуються у низці країн.

Для розвитку гетерозисної селекції озимої пшениці в Україні вченим необхідно зосередитися на таких завданнях:

1. Створити і вивчити вихідний матеріал пшениці, якому властиве перехресне запилення в польових умовах;

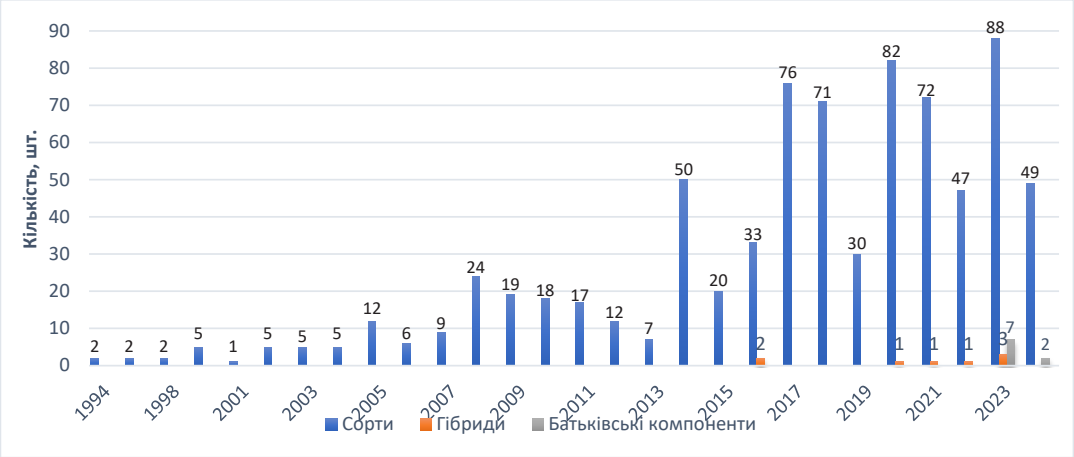

Рис. 2. Розподіл по роках реєстрації сортів, гібридів і батьківських компонентів пшениці м'якої озимої в Державному реєстрі сортів рослин, придатних для поширення в Україні

Таблиця 3

Інформація по гібридах пшениці м'якої озимої, які зареєстровані в Україні (https://sops.gov.ua/reestr-sortiv-roslin

№ з/п	Гібрид	Тип стерильності	Країна походження	Власник	Рік реєстрації	Рекомендована зона для вирощування	Якість зерна
1	БХВ20ГВ0009	CMS	DE	BASF	2023	ЛП*	цінний
2	БХВ20ГВ0010	CMS	DE	BASF	2023	ЛП*	цінний
3	ГІАЦИНТ	CHA	FR	Saaten-Union	2022	СЛП*	філер
4	ГІМАЛАЯ	CHA	DE	Saaten-Union	2021	СЛП*	цінний
5	Київська 22	–	UA	Інститут фізіології рослин і генетики НААН	2023	ЛП*	філер
6	Трубліон	CHA	FR	Saaten-Union	2020	ЛП*	цінний
7	Хюбері	CHA	FR	Saaten-Union	2016	СЛП*	цінний
8	Хюлюкс	CHA	FR	Saaten-Union	2016	СЛП*	цінний

Примітки: П – Полісся, Л – Лісостеп, С – Степ.

2. Акцентувати увагу на вивчення генетичного фактору відновлення фертильності;
3. Визначити вплив факторів на рівень прояву стерильності та фертильності у рослин з ЦЧС;
4. Створити аналоги сортів-ліній з цитоплазматичною чоловічою стерильністю (материнські компоненти) і сортів-ліній відновлення фертильності (батьківські компоненти);
5. Підібрати батьківські компоненти з максимальним ефектом гетерозису. Вивчити загальну і специфічну комбінаційну здатність батьківських компонентів;
6. Дослідити системи цитоплазматичної чоловічої стерильності та альтернативні системи стерильності для використання в селекції та запровадження нових рентабельних систем насінництва.

В цілому використання гібридів пшениці в промислових посівах – це лише питання часу.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Gupta, P., Balyan, H., Gahlaut, V., Gautam, S., Pal, B., Basnet, B., Joshi, A. Hybrid wheat: past, present and future. *Theoretical and Applied Genetics*. 2019. Vol. 132. 17 October.
2. Muhleisen, J., Piepho, H. P., Maurer, H. P., Longin, C., Reif, J. Yield stability of hybrids versus lines in wheat, barley, and triticale. *Theoretical and Applied Genetics*. 2014. Vol. 127. P. 309–316.
3. Kempe, K., Rubtsova, M., Gils, M. Split-gene system for hybrid wheat seed production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. Vol. 111. P. 9097–9102.
4. Changping, Z. Research and application of hybrid wheat in China. *Engineering Science*. 2013. Vol. 11. P. 19–21.
5. Мазур, О. В. Селекція та насінництво польових культур : навч. посіб. Вінниця: ТВОРИ, 2023. 348 с.
6. Рябовол, Я. С., Парій, Ф. М., Рябовол, Л. О., Заболотна, І. Р., Діордієва, І. П. Гібридна пшениця: проблеми, можливості, переваги, перспективи. *Збірник наукових праць Уманського національного університету садівництва*. 2014. Вип. 86. С. 210–214.
7. Koemel, J. E., Guenzi, A. C., Carver, B. F. Hybrid and pure line hard winter wheat yield and stability. *Crop Science*. 2004. Vol. 44. P. 107–113.
8. Aimin, Z., Xiuling, N., Dongchen, L. Advances of hybrid wheat breeding in China. *Cereal Research Communications*. 2001. Vol. 9. P. 343–350.
9. Whitford, R., Fleury, D., Reif, J., Garcia, M. Hybrid breeding in wheat: Technologies to improve hybrid

wheat seed production. *Journal of Experimental Botany*. 2013. Vol. 64.
10. Adugna, A., Singh, K., Nanda, G. S., Bains, N. S. A comparison of cytoplasmic and chemically-induced male sterility systems for hybrid seed production in wheat (Triticum aestivum). *Euphytica*. 2004. Vol. 135. P. 297–304.
11. Wurschum, T., Leiser, W. L., Weissmann, S., Maurer, H. P. Genetic architecture of male fertility restoration of Triticum timopheevii cytoplasm and fine-mapping of the major restorer locus Rf3 on chromosome 1B. *Theoretical and Applied Genetics*. 2017. Vol. 130. P. 1253–1266.
12. Singh, S. P., Srivastava, R., Kumar, J. Male sterility systems in wheat and opportunities for hybrid wheat development. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2015. Vol. 37. P. 1713.
13. Zhou, W., Frederic, L. K., Leslie, L. D., Wang, S. SSR markers associated with fertility restoration genes against Triticum timopheevii cytoplasm in Triticum aestivum. *Euphytica*. 2005. Vol. 141. P. 33–40.
14. Castillo, A., Atienza, S. G., Martin, A. C. Fertility of CMS wheat is restored by two Rf loci located on a recombined acrocentric chromosome. *Journal of Experimental Botany*. 2014. Vol. 65. P. 6667–6677.
15. Ma, Z. Q., Sorrells, M. E. Genetic analysis of fertility restoration in wheat using restriction fragment length polymorphisms. *Crop Science*. 1995. Vol. 35. P. 1137–1143.
16. Tsunewaki, K. Fine mapping of the first multi-fertility-restoring gene, Rfmulti, of wheat for three Aegilops plasmons, using 1BS-1RS recombinant lines. *Theoretical and Applied Genetics*. 2015. Vol. 128. P. 723–732.
17. Li, X. L., Liu, L. K., Hou, N., Liu, G. Q., Liu, C. G. SSR and SCAR markers linked to the fertility-restoring gene for a D2-type cytoplasmic male-sterile line in wheat. *Plant Breeding*. 2005. Vol. 124. P. 413–415.
18. Geyer, M., Albrecht, T., Hartl, L., Mohlar, V. Exploring the genetics of fertility restoration controlled by Rf1 in common wheat (Triticum aestivum L.) using high-density linkage maps. *Molecular Genetics and Genomics*. 2018. Vol. 293. P. 451–462.
19. Sinha, P., Tomar, S. M., Vinod Singh, V. K., Balyan, H. S. Genetic analysis and molecular mapping of a new fertility restorer gene Rf8 for Triticum timopheevi cytoplasm in wheat (Triticum aestivum L.) using SSR markers. *Genetica*. 2013. Vol. 141. P. 431–441.
20. Lukaszewski, A. J. Chromosomes 1BS and 1RS for control of male fertility in wheats and triticales with cytoplasms of Aegilops kotschyi, Ae. mutica and Ae. uniaristata. *Theoretical and Applied Genetics*. 2017. Vol. 130. P. 2521–2526.
21. Geyer, M., Bund, A., Albrecht, T., Hartl, L., Mohler, V. Distribution of the fertility-restoring gene Rf3 in common and spelt wheat determined by an informative SNP marker. *Molecular Breeding*. 2016. P. 167.
22. Zhao, Y., Zeng, J., Fernando, R., Reif, J. C. Genomic prediction of hybrid wheat performance. *Crop Science*. 2013. Vol. 53. P. 802–810.
23. Murai, K. Comparison of two fertility restoration systems against photoperiod-sensitive cytoplasmic male sterility in wheat. *Plant Breeding*. 2002. Vol. 121. P. 363–365.
24. Murai, K., Ohta, H., Kurushima, M., Ishikawa, N. Photoperiod-sensitive cytoplasmic male sterile elite lines for hybrid wheat breeding, showing high cross-pollination fertility under long-day conditions. *Euphytica*. 2016. Vol. 212. P. 313–322.
25. Bonjean A. P., Angus W. J. Chinese wheat pool. *World wheat book* / ed. A. P. Bonjean, W. J. Angus. Paris, 2001. P. 667–701.
26. Ni F., Qi J., Hao Q. Wheat Ms2 encodes for an orphan protein that confers male sterility in grass species. *Nat. Commun*. 2017. Vol. 8. Art. № 15121.
27. Longin, C., Zhang, D. Future of wheat breeding is driven by hybrid wheat and efficient strategies for pre-breeding on quantitative traits. *Plant Biotechnology and Its Applications*. 2016. P. 2347–2380.
28. Hawkes, T., Pline-Smic, W., Dale, R., Friend, E., Hollinshead, T., Howe, P., Thompson, P., Viner, R., Greenland, A. D-glufosinate as a male sterility agent for hybrid seed production. *Plant Biotechnology Journal*. 2011. Vol. 9. P. 301–314.
29. Allen, E., Huang, S., Gilbertson, L. A., Houmerd, N. M., Ivashuta, S. I., & Robert, J. K. Methods for producing hybrid seed : Patent WO/2007/047016 US : IPC A01H 1/02. filed 26.10.2005 : published 26.04.2007.
30. Mizelle, M. B., Sethi, R., Ashton, M. E., Jensen, W. A. Development of the pollen grain and tapetum of wheat (Triticum aestivum) in untreated plants and plants treated with chemical hybridizing agent RH 0007. *Sexual Plant Reproduction*. 1989. Vol. 2. P. 231–252.
31. Parodi, P. C., Gaju, M. Male sterility induced by the chemical hybridizing agent clofencet on wheat, Triticum aestivum and T. turgidum var. durum. *Ciencia e Investigación Agraria*. 2009. Vol. 36. P. 267–276.
32. Мельник, В. С., Рябчун, В. К. Вплив гаметоцидів на формування чоловічої стерильності та розвиток рослин тритикале ярого. *Селекція і насінництво*. 2012. № 101. С. 90–101.
33. Міщенко, С. В., Лайко, І. М. Вплив гаметоцидів на формування чоловічої стерильності та селекційних ознак однодомних конопель. *Селекція і насінництво*. 2017. № 111. С. 88–97.
34. Міщенко, С. В. Теоретичні і практичні основи використання інбридингу та гібридизації в селекції конопель : дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05 / Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва. Харків, 2020. 215 с.
35. Білинська, О. В., Лютенко, В. С., Дульнєв, П. Г., Безпарточна, В. П. Чоловіча стерильність соняшника (Helianthus annuus L.), індукована новими гаметоцидними препаратами. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2019. Т. 24. С. 26–32.
36. Gowda, M., Kling, C., Wurschum, T., Reif, J. C. Hybrid breeding in durum wheat: heterosis and combining ability. *Crop Science*. 2010. Vol. 50. P. 2224–2230.
37. Гончаров, С. В., Костов, К. В. Селекція аутогамних видів зернових культур. У: *Реалізація потенціалу сортів зернових культур — шлях вирішення продовольчої безпеки*. Центральне, 2017.
38. Державний реєстр сортів рослин, придатних для поширення в Україні на 2025 рік. веб-сайт. URL: https://minagro.gov.ua/file-storage/reyestr-sortiv-roslin (дата звернення: 01.07.2025).

REFERENCES:

1. Gupta, P., Balyan, H., Gahlaut, V., Gautam, S., Pal, B., Basnet, B., & Joshi, A. (2019). Hybrid wheat: past, present and future. Theoretical and Applied Genetics, 132(17 October).

2. Muhleisen, J., Piepho, H.P., Maurer, H.P., Longin, C., & Reif, J. (2014). Yield stability of hybrids versus lines in wheat, barley, and triticale. Theoretical and Applied Genetics, 127, 309-316.
3. Kempe, K., Rubtsova, M., & Gils, M. (2014). Split-gene system for hybrid wheat seed production. Proceedings of the National Academy of Sciences, 111, 9097-9102.
4. Changping, Z. (2013). Research and application of hybrid wheat in China. Engineering Science, 11, 19-21.
5. Mazur, O.V. (2023). Selektsiia i nasinnytstvo polovykh kultur: navch. posib. [Selection and seed production of field crops: a textbook]. Vinnytsia: TVORI. [in Ukrainian]
6. Riabovol, Ya.S., Parij, F.M., Riabovol, L.O., Zabolotna, I.R., & Diordiieva, I.P. (2014). Hibrydna pshenytsia: problemy, mozhlyvosti, perevahy, perspektyvy [Hybrid wheat: problems, opportunities, advantages, perspectives]. Zbirnyk naukovykh prats Umanskoho natsionalnoho universytetu sadivnytstva, 86, 210-214. [in Ukrainian]
7. Koemel, J.E., Guenzi, A.C., & Carver, B.F. (2004). Hybrid and pure line hard winter wheat yield and stability. Crop Science, 44, 107-113.
8. Aimin, Z., Xiuling, N., & Dongchen, L. (2001). Advances of hybrid wheat breeding in China. Cereal Research Communications, 9, 343-350.
9. Whitford, R., Fleury, D., Reif, J., & Garcia, M. (2013). Hybrid breeding in wheat: Technologies to improve hybrid wheat seed production. Journal of Experimental Botany, 64.
10. Adugna, A., Singh, K., Nanda, G.S., & Bains, N.S. (2004). A comparison of cytoplasmic and chemically-induced male sterility systems for hybrid seed production in wheat (Triticum aestivum). Euphytica, 135, 297-304.
11. Würschum, T., Leiser, W.L., Weissmann, S., & Maurer, H.P. (2017). Genetic architecture of male fertility restoration of Triticum timopheevii cytoplasm and fine-mapping of the major restorer locus Rf3 on chromosome 1B. Theoretical and Applied Genetics, 130, 1253-1266.
12. Singh, S.P., Srivastava, R., & Kumar, J. (2015). Male sterility systems in wheat and opportunities for hybrid wheat development. Acta Physiologiae Plantarum, 37, 1713.
13. Zhou, W., Frederic, L.K., Leslie, L.D., & Wang, S. (2005). SSR markers associated with fertility restoration genes against Triticum timopheevii cytoplasm in Triticum aestivum. Euphytica, 141, 33-40.
14. Castillo, A., Atienza, S.G., & Martin, A.C. (2014). Fertility of CMS wheat is restored by two Rf loci located on a recombined acrocentric chromosome. Journal of Experimental Botany, 65, 6667-6677.
15. Ma, Z.Q., & Sorrells, M.E. (1995). Genetic analysis of fertility restoration in wheat using restriction fragment length polymorphisms. Crop Science, 35, 1137-1143.
16. Tsunewaki, K. (2015). Fine mapping of the first multi-fertility-restoring gene, Rfmulti, of wheat for three Aegilops plasmons, using 1BS-1RS recombinant lines. Theoretical and Applied Genetics, 128, 723-732.
17. Li, X.L., Liu, L.K., Hou, N., Liu, G.Q., & Liu, C.G. (2005). SSR and SCAR markers linked to the fertility-restoring gene for a D2-type cytoplasmic male-sterile line in wheat. Plant Breeding, 124, 413-415.
18. Geyer, M., Albrecht, T., Hartl, L., & Mohlar, V. (2018). Exploring the genetics of fertility restoration controlled by Rf1 in common wheat (Triticum aestivum L.) using high-density linkage maps. Molecular Genetics and Genomics, 293, 451-462.
19. Sinha, P., Tomar, S.M., Vinod Singh, V.K., & Balyan, H.S. (2013). Genetic analysis and molecular mapping of a new fertility restorer gene Rf8 for Triticum timopheevi cytoplasm in wheat (Triticum aestivum L.) using SSR markers. Genetica, 141, 431-441.
20. Lukaszewski, A.J. (2017). Chromosomes 1BS and 1RS for control of male fertility in wheats and triticales with cytoplasms of Aegilops kotschyi, Ae. mutica and Ae. uniaristata. Theoretical and Applied Genetics, 130, 2521-2526.
21. Geyer, M., Bund, A., Albrecht, T., Hartl, L., & Mohler, V. (2016). Distribution of the fertility-restoring gene Rf3 in common and spelt wheat determined by an informative SNP marker. Molecular Breeding, 167.
22. Zhao, Y., Zeng, J., Fernando, R., & Reif, J.C. (2013). Genomic prediction of hybrid wheat performance. Crop Science, 53, 802-810.
23. Murai, K. (2002). Comparison of two fertility restoration systems against photoperiod-sensitive cytoplasmic male sterility in wheat. Plant Breeding, 121, 363-365.
24. Murai, K., Ohta, H., Kurushima, M., & Ishikawa, N. (2016). Photoperiod-sensitive cytoplasmic male sterile elite lines for hybrid wheat breeding, showing high cross-pollination fertility under long-day conditions. Euphytica, 212, 313-322.
25. Bonjen, A.P., & Angus, W.J. (2001). Chinese wheat pool (in) the world wheat book. A history of wheat breeding. Paris: Lavoisier, 667-701.
26. Ni, F., Qi, J., & Hao, Q. (2017). Wheat Ms2 encodes for an orphan protein that confers male sterility in grass species. Nature Communications.
27. Longin, C., & Zhang, D. (2016). Future of wheat breeding is driven by hybrid wheat and efficient strategies for pre-breeding on quantitative traits. Plant Biotechnology and Its Applications, 2347-2380.
28. Hawkes, T., Pline-Smic, W., Dale, R., Friend, E., Hollinshead, T., Howe, P., Thompson, P., Viner, R., & Greenland, A. (2011). D-glufosinate as a male sterility agent for hybrid seed production. Plant Biotechnology Journal, 9, 301-314.
29. Allen, E., Huarg, S., Gilbertson, L.A., Houmerd, N.M., Ivashuta, S.I., & Robert, J.K. (2007). Methods for producing hybrid seed. *US Patent WO/2007/047016*.
30. Mizelle, M.B., Sethi, R., Ashton, M.E., & Jensen, W.A. (1989). Development of the pollen grain and tapetum of wheat (Triticum aestivum) in untreated plants and plants treated with chemical hybridizing agent RH 0007. Sexual Plant Reproduction, 2, 231-252.
31. Parodi, P.C., & Gaju, M. (2009). Male sterility induced by the chemical hybridizing agent clofencet on wheat, Triticum aestivum and T. turgidum var. durum. Ciencia e Investigación Agraria, 36, 267-276. [in English]
32. Melnyk, V.S., & Riabchun, V.K. (2012). Vplyv hametotsydiv na formuvannia cholovichoi sterylnosti ta rozvytok roslyn trytykale yaroho [The effect of gametocides on male sterility formation and development of spring triticale plants]. Selektsiia i nasinnytstvo, 101, 90-101. [in Ukrainian]
33. Mishchenko, S.V., & Laiko, I.M. (2017). Vplyv hametotsydiv na formuvannia cholovichoi sterylnosti ta selektsiinykh oznak odnodomnykh konopel [The effect

of gametocides on male sterility formation and breeding traits of monoecious hemp]. Selektsiia i nasinnytstvo, 111, 88-97. [in Ukrainian]
34. Mishchenko, S.V. (2020). Teoretychni i praktychni osnovy vykorystannia inbrydynhu ta hibrydyzatsii v selektsii konopel [Theoretical and practical foundations of inbreeding and hybridization use in hemp breeding]. Kharkiv: Instytut roslynnytstva im. V.Ya. Yur'ieva. [in Ukrainian]
35. Bilins'ka, O.V., Liutenko, V.S., Dul'niev, P.H., & Bezpartochna, V.P. (2019). Cholovicha sterylnist soniashnyka (Helianthus annuus L.), indukovana novymy hametotsydnymy preparatamy [Male sterility of sunflower (Helianthus annuus L.) induced by new gametocidal preparations]. Faktory eksperymentalnoi evoliutsii orhanizmiv, 24, 26-32. [in Ukrainian]
36. Gowda, M., Kling, C., Wurschum, T., & Reif, J.C. (2010). Hybrid breeding in durum wheat: heterosis and combining ability. Crop Science, 50, 2224-2230.
37. Honcharov, S.V., & Kostov, K.V. (2017). Selektsiia autohamnykh vydiv zernovykh kultur [Breeding of autogamous species of grain crops]. Realizatsiia potentsialu sortiv zernovykh kultur — shliakh vyrishennia prodovolchoi bezpeky. Tsentralne. [in Ukrainian]
38. Derzhavnyi reiestr sortiv roslyn, prydatnykh dlia poshyrennia v Ukraini na 2025 rik [State register of plant varieties suitable for distribution in Ukraine for 2025]. (2025). Retrieved from https://minagro.gov.ua/file-storage/reyestr-sortiv-roslin [in Ukrainian]

Дмитренко Ю.М., Жемойда В.Л., Башкірова Н.В., Заїка Є.В., Раков А.Ю. Досягнення та перспективи розвитку гетерозисної селекції пшениці м'якої озимої

Мета. У статті висвітлено інформацію щодо актуальних проблем гетерозисної селекції пшениці м'якої озимої, аналіз сучасного стану впровадження гібридів та батьківських компонентів у виробництво, а також визначено основні наукові і практичні перспективи подальшого розвитку цього напряму в умовах України. З огляду на зростаючі виклики, пов'язані зі зміною клімату, потребою підвищення врожайності та стабільності продукції, гетерозисна селекція розглядається як стратегічно важливий інструмент для забезпечення продовольчої безпеки.

Результати. Визначено, що світові досягнення в селекції гібридної пшениці дають можливість створювати нові гібриди із підвищеним потенціалом продуктивності, стійкості до несприятливих умов середовища. Особливу увагу приділено аналізу схем отримання гібридного насіння, які ґрунтуються на використанні чоловічої стерильності або гаметоцидної (хімічної) кастрації, а також організації селекційно-насінницького процесу. Вказано досягнення та перспективи розвитку гетерозисної селекції пшениці як на фертильній основі, так і на основі ЦЧС. З'ясовано, що головними бар'єрами широкого впровадження гібридів залишаються складність технології отримання насіння.

Установлено, що в Україні вже зареєстровано в Державному реєстрі 8 гібридів пшениці м'якої озимої, що підтверджує практичне визнання їхньої цінності. Відмічено необхідність створення вітчизняних гібридів даної культури адже щороку на ринку насіння в Україні і світі реєструються нові гібриди пшениці.

Висновки. Гетерозисна селекція пшениці м'якої озимої має значний потенціал для підвищення ефективності зернового виробництва в Україні. Запровадження гібридів дозволяє отримувати більш стабільні та високі врожаї в умовах змін клімату та інтенсифікації виробництва. Подальший розвиток цього напряму в Україні потребує удосконалення методів відбору батьківських форм, оптимізації технологій гібридизації, створення аналогів сортів-ліній з цитоплазматичною чоловічою стерильністю (материнських компонентів) і сортів-ліній відновлення фертильності (батьківських компонентів гібридів) та ін. Враховуючи перші успішні приклади внесення гібридів до Державного реєстру, можна прогнозувати поступове зростання їх ролі у структурі сортового складу пшениці в Україні.

Ключові слова: гібрид, батьківські компоненти, гетерозис, чоловіча стерильність, гени, державний реєстр сортів.

Dmytrenko Yu.M., Zhemoida V.L., Bashkirova N.V., Zaika Ye.V., Rakov A.Yu. Achievements and prospects for the development of heterosis breeding in winter bread wheat

Purpose. The article presents current issues in heterosis breeding of winter bread wheat, analyzes the present state of hybrid and parental component implementation in agricultural production, and outlines key scientific and practical prospects for further development of this direction under Ukrainian conditions. Given the growing challenges related to climate change, the need to increase yield and production stability, heterosis breeding is considered a strategically important tool for ensuring food security.

Results. It has been established that global achievements in hybrid wheat breeding enable the development of new hybrids with increased productivity potential and resistance to adverse environmental conditions. Particular attention is paid to hybrid seed production schemes based on the use of cytoplasmic male sterility (CMS) or gametocidal (chemical) castration, as well as to the organization of the breeding and seed production process. Achievements and future prospects for heterosis breeding on both fertile and CMS-based systems are presented. It has been revealed that the complexity of hybrid seed production remains a major barrier to the widespread adoption of hybrids.

In Ukraine, eight hybrids of winter bread wheat have already been registered in the State Register, confirming their recognized practical value. The necessity of developing domestic hybrids is emphasized, as new wheat hybrids are annually registered on the seed market both in Ukraine and globally.

Conclusions. Heterosis breeding of winter bread wheat holds significant potential for increasing the efficiency of grain production in Ukraine. The introduction of hybrids allows for more stable and higher yields under conditions of climate change and production intensification. Further development of this field in Ukraine requires the improvement of parental line selection methods, optimization of hybridization technologies, creation of CMS-based analogs of line-varieties (female components), and fertility restorer lines (male components of hybrids), among other needs. Considering the initial successful examples of hybrid registration in the State Register, a gradual increase in their role in the varietal structure of wheat in Ukraine can be expected.

Key words: hybrid, parental components, heterosis, male sterility, genes, State Register of Varieties.