

Казахский агротехнический исследовательский университет им. С.
Сейфуллина

УДК 631.52 (043.3)

На правах рукописи

ЖИРНОВА ИРИНА АЛЕКСАНДРОВНА

**Создание перспективных глютинозных форм проса с использованием
молекулярно-генетических маркеров**

8D08101- «Генетика и селекция сельскохозяйственных культур»

Диссертация на соискание степени
доктора философии (PhD)

Научные консультанты
доктор сельскохозяйственных наук,
профессор, академик НАН РК Куришбаев А.К.
кандидат биологических наук,
ассоциированный профессор Рысбекова А.Б.

Зарубежный научный консультант
PhD, профессор Feng-Bai-Li

Республика Казахстан
Астана, 2023

СОДЕРЖАНИЕ

НОРМАТИВНЫЕ ССЫЛКИ	4
ОПРЕДЕЛЕНИЯ	5
ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ	7
ВВЕДЕНИЕ	8
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.1 История происхождения и распространения просо посевного <i>Panicum miliaceum</i>	12
1.2 Народно-хозяйственное значение проса	14
1.3 Ботаническая характеристика и биологические особенности проса	18
1.4 Использование молекулярных маркеров в селекции проса	20
1.4.1 Идентификация <i>Waxy</i> генов с помощью молекулярных маркеров в селекции проса	22
1.5 Идентификация запасных белков в коллекции проса	25
1.6 Селекция проса в Казахстане	27
2 УСЛОВИЯ МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	33
2.1 Почвенно-климатические условия Северного Казахстана	33
2.1.1 Почвенные условия места проведения исследований	34
2.2 Метеорологические условия в годы проведения исследований	34
2.3 Агротехника в опыте	37
2.4 Материалы и методы исследований	38
2.4.1 Объекты исследования	38
2.4.2 Методика оценки солеустойчивости проса	38
2.4.3 Определение устойчивости проса к холодному стрессу в лабораторных условиях	39
2.4.4 Метод определения содержания свободного пролина	39
2.4.5 Определение содержания амилозы	39
2.4.6 Выделение геномной ДНК проса	40
2.4.7 Проведение ПЦР анализа	40
2.4.8 Выделение запасных белков	41
2.4.9 Методика проведения искусственной гибридизации	43
3 ОЦЕНКА ИСХОДНЫХ КОЛЛЕКЦИОННЫХ ОБРАЗЦОВ ПРОСА ПО МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМ И ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ	45
3.1 Определение содержания пролина при различных концентрациях солей	45
3.2 Оценка коллекции проса по хозяйственно- ценным признакам	47
3.2.1 Структурный анализ урожая	47
3.3 Динамика нарастания площади листовой поверхности	54
3.4 Накопление сухого вещества и динамика изменения вегетативной массы растений	56
4 БИОХИМИЧЕСКИЙ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОРТООБРАЗЦОВ И ГИБРИДОВ ПРОСА	61
4.1 Биохимический анализ содержания амилозы в зерне проса	61
4.2 Паспортизация коллекции проса по запасным белковым маркерам	65

4.3 Идентификация <i>waxy</i> гена у сортов и образцов проса, зарегистрированных в государственном реестре Республики Казахстан	68
4.4 Оценка эффективности применения различных способов искусственной гибридизации	70
4.5 Подбор родительских пар для проведения гибридизации	74
4.6 Гибридологический анализ и оценка гибридов проса по биохимическим и молекулярным маркерам	77
4.7 Закономерность наследования гена <i>waxy</i> в комбинации Р1346946/Памяти Берсиева F ₂ -F ₄ поколений	81
4.8 Оценка хозяйственно-ценных признаков гибридов проса разных комбинаций и поколений	84
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	88
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	89
ПРИЛОЖЕНИЕ А	109
ПРИЛОЖЕНИЕ Б	111
ПРИЛОЖЕНИЕ В	112
ПРИЛОЖЕНИЕ Г	114
ПРИЛОЖЕНИЕ Д	119
ПРИЛОЖЕНИЕ Е	120

НОРМАТИВНЫЕ ССЫЛКИ

В настоящей диссертации использованы ссылки на следующие стандарты:

ГОСТ 12037-81 - чистота семян

ГОСТ 12038-84 - энергия прорастания и всхожесть

ГОСТ 12042-80 - масса 1000 зерен

ОПРЕДЕЛЕНИЯ

В настоящей диссертации применяются следующие термины с соответствующими определениями:

Амилоза - один из основных полисахаридов, составляющих крахмал. Образована линейными или слабозветвлёнными цепочками остатков альфа-глюкозы, соединённых гликозидными связями между 1-м и 4-м углеродными атомами: α -(1→4).

Амилопектин – полисахарид, один из основных составляющих крахмал. Образован разветвлёнными цепочками остатков глюкозы, соединённых гликозидными связями α -(1→4) и α -(1→6). По структуре молекул подобен амилозе и гликогену, но у амилопектина цепочки ветвятся чаще, чем у амилозы, и реже, чем у гликогена.

Белковый маркер – это наборы неокрашенных и предварительно окрашенных готовых к использованию белковых маркеров для электрофореза в денатурирующих условиях (SDS-PAGE) и вестерн-блоттинга. Рекомендованное количество для нанесения: 3-5 мкл для белкового электрофореза.

Ваксиген – рецессивный аллель вызывает снижение до определенного уровня содержание амилозы в крахмале и меняет соотношение амилоза/амилопектин в зерне, что влияет на технологические свойства муки и вкусовые качества конечной продукции.

Генотип – совокупность генов данного организма. Генотип, в отличие от понятия генофонд, характеризует особь, а не вид

Гетерозис – увеличение жизнеспособности гибридов вследствие унаследования определённого набора аллелей различных генов от своих разнородных родителей, часто характерен для первого поколения гибридов, выражающийся в лучшей приспособляемости, большей плодовитости и жизнеспособности организмов.

Гибридизация – процесс образования или получения гибридов, в основе которого лежит объединение генетического материала разных клеток в одной клетке. Может осуществляться в пределах одного вида (внутривидовая гибридизация) и между разными систематическими группами (отдалённая гибридизация, при которой происходит объединение разных геномов).

Гибридологический анализ – один из методов генетики, способ изучения наследственных свойств организма путём скрещивания его с родственной формой и последующим анализом признаков потомства.

ДНК маркеры – молекулярно-генетические маркеры, полиморфный признак, выявляемый методами молекулярной биологии на уровне нуклеотидной последовательности ДНК для определенного гена или для любого другого участка хромосомы при сравнении генотипов различных особей, пород, сортов, линий.

Запасные белки – накапливаются в клетках при созревании семян, а при их прорастании гидролизуются до аминокислот или низкомолекулярных

пептидов, которые используются потом в различных метаболических процессах.

Коллекция – сорта и линии с известными генами, и материал, представляющий специальный интерес для генетических исследований.

Крахмал – смесь полисахаридов амилозы и амилопектина, мономером которых является альфа-глюкоза.

Пролин – гетероциклическая аминокислота, в которую атом азота входит в составе вторичного, а не первичного, амина. Существует в двух оптически изомерных формах - L и D, а также в виде рацемата.

ПЦР анализ – молекулярно-биологический метод, в основе которого лежит амплификация (то есть многократное увеличение) фрагментов ДНК в материале.

Селекция – наука о методах создания новых и улучшения существующих пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов.

Солеустойчивость – способность растений произрастать на засоленных почвах. Наиболее солеустойчивы галофиты, однако и они очень чувствительны к внезапному засолению.

Сорт – группа культурных растений, полученная в результате селекции в рамках низшего из известных ботанических таксонов и обладающая определённым набором характеристик (полезных или декоративных), который отличает эту группу растений от других растений того же вида.

Урожайность – количество продукции растениеводства с единицы посевной площади.

ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ

- АДФ – аденозиндифосфата
- SNP – однонуклеотидный полиморфизм (Single Nucleotide Polymorphism)
- GBSS – granule-bound starch syntase
- QTL – локусы количественных признаков (Quantitative Trait Loci)
- ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота
- СТАВ – цетил триметил аммоний бромид
- ПЦР – полимеразная цепная реакция
- ВИР – Всероссийский институт растениеводства
- К – Каталог ВИР
- НИУ – научно-исследовательское учреждение
- г/м² – грамм на один метр квадратный
- га – гектар
- мм – единица измерения количества выпавших осадков
- кг – килограмм
- с/х год – сельскохозяйственный год
- st – стандарт
- см – сантиметр
- шт – штук
- ц – центнер
- % – процент
- °С – градусы по Цельсию
- ТАЕ – трис-ацетатный буфер
- ЭДТА – этилдиаминтетрауксусная кислота
- ddH₂O – бидистиллированная вода
- μМ – микромоль
- SDS - додецилсульфата натрия
- РААГ – полиакриламидный гель
- ICRISAT – научно-исследовательский институт сельскохозяйственных культур в полусухих тропиках (International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics)
- КОКСНВО МНВО РК – Комитет по обеспечению качества в сфере науки высшего образования Республики Казахстан

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Эволюция и диверсификация сельскохозяйственных культур на протяжении тысячелетий формировались сознательным и бессознательным человеческим отбором по широкому спектру фенотипических признаков. Выращивая растения в основном как источник углеводов человек одной из своих целей ставил изменение качества крахмала. [1].

С древнейших времен просо является важнейшим источником получения продуктов питания для многих народов Азии и Европы. Это обусловлено такими качествами растения, как высокая репродуктивность при наименьших затратах посевного материала, высокая урожайность, засухоустойчивость, солеустойчивость, устойчивость к болезням, простота технологии производства проса - основного продукта питания, пригодность в пищу, а также зеленая масса или солома как ценный корм для животных.

Рост населения увеличивает нагрузку на продовольственные системы, в связи с этим необходимо наращивать производство сельскохозяйственных культур, одной из которых можно выделить просо. Выращивание проса позволит использовать его как в пищевой, так и кормовой промышленности [2].

Мировое производство проса в структуре посевных площадей это 1,7-5 % производства от выращивания всех зерновых культур. Основные площади посевов сосредоточены в развивающихся странах Азии и Африки. Просо занимает пятое место по величине производства согласно данным ФАО после кукурузы, риса, пшеницы и ячменя. Употребление в пищу просовидных круп значительно улучшает здоровье человека и животных [3].

Выращивание просо очень долго обеспечивало пищевую стабильность многих стран. Исторические данные показывают, что просо было важным продуктом питания человека, возможность выращивания его на низкоплодородных почвах в условиях рискованного земледелия характеризует эту культуру как перспективную в условиях изменяющегося климата [4].

Важной частью эндосперма зерновых культур является крахмал, который состоит из амилозы и амилопектина. Просо с высоким содержанием амилопектина показывают адгезионную способность, за что получили высокий спрос у жителей Восточной Азии [5].

По характеру использования проса, существует два направления, которые имеют ценность: крупяные и кормовые, а также сорта специального назначения. Для специальных целей могут быть выведены сорта проса, крахмал которых состоит только из амилопектина или, наоборот, только из амилозы. Особый интерес представляют линии и сорта проса, характеризующиеся высоким содержанием качественного крахмала в ядре со 100-процентным содержанием амилопектина. Глютинозные сорта проса характеризуются высокими диетическими свойствами, востребованы в пищевой, перерабатывающей промышленности. На рынке глютинозные сорта

проса отечественной селекции полностью отсутствуют. Если цена глютинозного проса на рынке Америки и Азии составляет ~4 долл/кг, тогда как на отечественном рынке цена обычного проса составляет ~1 долл/кг.

Просо имеет историческую ценность, которую необходимо популяризировать в условиях развития как климатических, так и экономических ситуаций в стране. В Казахстане генетический фонд проса включает образцы стран СНГ, дальнего зарубежья, местные сорта, в том числе и Уилское местное белое – Берсиевское просо. В Казахстане селекция этой культуры ведется в четырех учреждениях: в ТОО «Научно производственный центр зернового хозяйства им. А.И.Бараева» (создано три сорта пищевого и кормового направления), в Актюбинской СХОС (создано 7 сортов пищевого и кормового направления, один из которых назван в честь Шаганика Берсиева - знатного просовода Актюбинской области, в годы войны собравшего рекордный урожай – более 200 ц/га., в Павлодарском НИИСХ (создано 2 сорта) и Восточно-Казахстанский НИИСХ (1 сорт). Создание новых сортов, адаптированных к условиям Западного, Центрального и Северного Казахстана, является актуальной задачей казахстанских селекционеров. Ценность проса заключается не только в универсальности его применения. В Казахстане растет спрос на просо как источник высококачественного амелопектинового крахмала, который может быть использован в различных отраслях промышленности.

Цель и задачи исследований.

Создание глютинозных форм проса на основе традиционной селекции с применением молекулярно-генетических методов.

Задачи исследований

-анализ исходных материалов проса по морфо-физиологическим и хозяйственно-ценным признакам;

-количественный анализ коллекции зарубежных и отечественных сортов и образцов проса по содержанию амилозы в зерне и генотипирование *waxy*-аллелей с помощью молекулярных маркеров для оценки полиморфизма;

-отбор родительских форм проса для гибридизации на основе биохимического и молекулярного анализа и гибридизация методом традиционной селекции подобранных родительских пар для получения предселекционных материалов;

-гибридологический анализ и идентификация глютинозных образцов проса по определению типа наследования *waxy*-аллелей в гибридных популяциях на основе биохимических и молекулярных маркеров

-сравнительная оценка показателей продуктивности полученных глютинозных образцов проса по хозяйственно-ценным признакам.

Научная новизна.

Несмотря на то, что в странах Азии глютинозное просо возделывается уже давно, в Казахстане селекция глютинозных сортов до настоящего времени не велась. На рынке глютинозные сорта проса отечественной селекции полностью отсутствуют. Научной новизной диссертации является получение

отечественных глютинозных исходных форм проса на основе традиционной селекции с применением молекулярно-генетических методов.

Теоретическая значимость исследований.

Впервые проведены работы по изучению исходного материала проса в Казахстане с использованием молекулярных маркеров. В работе использована коллекция, различного эколого географического происхождения. Данная работа включает в себя создание исходного материала с помощью как классических методов так и с использованием молекулярно-генетических маркеров.

Личный вклад соискателя. Соискатель является непосредственным участником при разработке методики исследований, закладке и проведении наблюдений в полевых опытах, проведении и оптимизации процесса гибридизации, а также при получении лабораторных данных по молекулярной генетике, биохимии и физиологии растений, также автором выполнена математическая обработка данных и в соавторстве опубликованы полученные результаты. Данные работы выполнены на базе лабораторий научно исследовательской платформы сельскохозяйственной биотехнологии КАТИУ им. С. Сейфуллина, полевые исследования проведены на полевом участке НПЦЗХ им. А. И. Бараева.

Практическая значимость исследований. В результате исследований автором собран перспективный исходный материал, созданы гибридные линии с искомым признаком и высокой продуктивностью с использованием современных методов исследований.

Апробация работы. В результате научных исследований изданы научные публикации, в том числе рекомендованные КОКШВО МНиВО РК:

Вестник Евразийского национального университета имени Л.Н. Гумилева, Серия биологические науки, 2020 - №1(130), (Нур-Султан, 2020);

Вестник науки Казахского агротехнического университета им. С.Сейфуллина (междисциплинарный), 2022 - № 4 (115), (Астана, 2022);

Вестник науки Казахского агротехнического университета им. С.Сейфуллина (междисциплинарный), 2022 - № 1(108), (Астана, 2022);

В журналах в базе данных Scopus:

-Ecology, Environment and Conservation. Eco. Env. & Cons.: 2019. - Vol. 25 (4), P. 1577-1584. Percentile-15 (Q4);

В журналах в базе данных Web of Science:

-Bulgarian Journal of Agricultural Science, 2019. - Vol. 25(5), P. 986-993. CiteScore 2022-0,7; Percentile-43 (Q4; IF 0,136);

-Chilean Journal of Agricultural research, 2021. - Vol. 81(4). P. 518-526. CiteScore 2022-3,1; Percentile- 64 (Q2; IF 0,136).

Основные результаты научных исследований доложены:

-FEBS Open Bio 11, Virtual 45th FEBS Congress (2021).

-Proceedings of the XXIX International Scientific and Practical Conference. Warsaw, Poland. 2023.

-X International Scientific and Practical Conference «Challenges and problems of modern science», October 19 – 10, 2023, London, United Kingdom.

Основные положения, выносимые на защиту:

- изучение и оценка генофонда проса по комплексу хозяйственно-ценных признаков в условиях сухостепной зоны Казахстана;
- скрининг отечественной и мировой коллекции проса на содержание амилозы в зерне и отбор глютинозных образцов проса;
- получение перспективных глютинозных форм проса на основе традиционной селекции с последующим использованием молекулярных маркеров.

Диссертация выполнена в рамках научного проекта AP05131622 «Получение перспективных низкоамилозных образцов проса для селекции на основе биохимических и молекулярно-генетических методов» (2018-2020 гг.) по приоритету «Наука о жизни» в рамках подпрограммы 101 «Грантовое финансирование научных исследований». На период 2021-2022 гг. исследования проводились по проекту «Скрининг сортового генофонда и перспективных линий проса (*Panicum miliaceum* L.) по признаку соле- и холодоустойчивости на основе физиолого-биохимических методов» выполненной в рамках программы по приоритету: 5 Устойчивое развитие агропромышленного комплекса и безопасность сельскохозяйственной продукции; по подприоритету: 5.3 Интенсивное земледелие и растениеводство; финансируемого Казахским агротехническим исследовательским университетом имени С. Сейфуллина. Молекулярные исследования были проведены в Научно-исследовательской платформе сельскохозяйственной биотехнологии (НИПСБ) при Казахском агротехническом исследовательском университете имени С. Сейфуллина, в ТОО «Казахский НИИ земледелия и растениеводства», в лаборатории биотехнологии, физиологии, биохимии растений и оценки качества продукции (Приложение А). Полевые опыты заложены в коллекционном питомнике научно-производственного центра зернового хозяйства имени А.И. Бараева расположенного в сухостепной зоне Акмолинской области.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 4 разделов, заключения, списка использованных источников и приложений. Основной текст изложен на 108 страницах компьютерного текста. Список использованных источников состоит из 281 наименования. Текст диссертации проиллюстрирован 15 таблицами, 33 рисунками.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 История происхождения и распространения проса посевного (*Panicum miliaceum* L.)

Просо посевное (*Panicum miliaceum* L.) занимает важное место в истории одомашнивания растений как новаторский злак, как в хронологическом, так и в экологическом плане. Он был одним из самых ранних одомашненных злаков в мире, по древности сравнимый с пшеницей и рисом [6], и имеет короткий вегетационный период и самую высокую эффективность использования воды из всех злаковых, что позволяет как его выращивать на ранних стадиях в широком диапазоне экологических зон, так и его интеграция в экономику полумобильных агропастбищных обществ [7]. Как следствие, одомашнивание проса посевного является важным инструментом в решении ряда археологических вопросов, касающихся ранних сельскохозяйственных обществ, включая природу перехода к сельскому хозяйству в северном Китае – одном из независимых мировых центров сельскохозяйственных инноваций, а также характер и хронологию контактов между ранними сельскохозяйственными обществами в Восточной и Центральной Азии и Западной Евразии [8].

Просо является одним из древнейших продуктов питания человека и считается первым одомашненным злаком. Хотя точное происхождение проса трудно установить, широко распространено мнение, что оно было одомашнено и культивировано одновременно в Азии и Африке более 7000 лет назад в эпоху неолита, а затем распространилось по всему миру в качестве основного продукта питания [9].

Зерна проса были обнаружены в горшках для хранения зерна и семян, найденных на археологических раскопках в современном Китае, Индии, Европе и различных частях Африки. Просо составляло значительную часть основного рациона питания многих народов мира. Просо встречается в литературе, скульптурах, картинах, народных песнях и религиозных композициях разных времен и географических регионов. В традиционных кухнях можно найти множество блюд из проса, сохранившихся до наших дней в разных частях Индии, Китая, Японии, Кореи, России, Турции, Эфиопии и др. Единого мнения о происхождении проса среди археологов до сих пор нет, они в целом согласны с тем, что одомашнивание, вероятно, происходило отдельно в трех различных центрах: Северо-Западный Китай [10,11], Центральный Китай [12] и Внутренняя Монголия [13]. Из этих центров одомашнивания просо широко распространилось по всей Восточной Азии, включая высокогорные районы, такие как Тибетское нагорье. К концу II тыс. н.э. культивирование проса распространилось на остальную часть Центральной Евразии и в Восточную Европу [14]. Однако в течение 4-го тысячелетия н.э. температура в мире стала более холодной [15], что могло привести к трудностям в выращивании проса. Имеющиеся данные свидетельствуют о значительных изменениях в земледелии проса на Тибетском нагорье вплоть до отказа от его выращивания в Восточном Тибете [16]. Позже просо было в

значительной степени вытеснено пшеницей и ячменем на Тибетском нагорье, однако оно продолжало оставаться популярной культурой на низменных равнинах Северного Китая еще долгое время после своего появления [17]. Потепление температуры в Гималайском регионе сегодня может позволить фермерам снова возделывать просо в этой области. К пятому тысячелетию до нашей эры выращивание проса, по-видимому, распространилось в Казахстане и Пакистане [18], но выращивалась ли эта культура в этих странах до этого времени, неясно. Свидетельства о нескольких находках проса в этих районах относятся к периоду 8000-7000 л.н.

Просо - один из самых распространенных видов в мире; неудивительно, что оно также известно как обычное просо [19], это культура, которая, используется в качестве основного продукта питания во многих частях мира, особенно в Индии, Китае и некоторых частях Африки. В Индии существует старая поговорка на языке каннада, которая означает: "Тот, кто ест рис, всегда невесом, как птица; тот, кто ест джовар, силен, как волк; тот, кто ест раги, всегда остается свободным от болезней". Как история, так и диетические модели показывают, что просо является самой древней пищевой культурой, известной человеку, и возделывается уже тысячи лет. Возможно, просо было первым известным злаком, который использовался в пищу, поскольку в средние века павлы и римляне употребляли просо в качестве каши вместо риса [20].

В настоящее время установлено, что наиболее древние виды *Panicum* и *Setaria* происходят из Восточной Азии, упоминались и другие центры одомашнивания проса, включая Кавказ [21]. Этот регион, расположенный между Черным и Каспийским морями и пересеченный горами Большого Кавказа, был представлен либо как сухопутный мост, либо как барьер между евразийскими степями и Западной Азией. Первые земледельцы поселились на Кавказе в начале шестого тысячелетия до нашей эры (неолитическая культура Араташен-Шулавери-Шомутепе), примерно через 3500 лет после самых ранних проявлений сельского хозяйства в юго-восточной Анатолии. Они выращивали широкий спектр сельскохозяйственных культур: злаки, такие как голый и очищенный от шелухи ячмень (*Hordeum vulgare*), эммер (*Triticum turgidum* subsp. *dicoccon*), пшеница свободного обмолота (*T. aestivum/durum*) и кукуруза на зерно (*Triticum monococcum*), а также несколько зернобобовых. Археологические находки серпов и точилок из песчаника свидетельствуют о широко распространенной сельскохозяйственной деятельности и переработке зерновых культур по всему Кавказу [22].

Настоящее исследование показывает, что чешуйчатая пшеница и ячмень были завезены на Кавказ с Ближнего Востока [23]. Однако исторически Кавказ считался центром одомашнивания сельскохозяйственных культур [24]. В частности, что касается раннего доминирования голой пшеницы, редкой на неолитических стоянках в Западной Азии, генетический анализ современной хлебной пшеницы и распространение дикой *Aegilops tauschii* — все это указывает на то, что гексаплоидная пшеница возникла на Кавказе [25].

Недавно был поставлен вопрос о том, было ли просо также одомашнено на Кавказе в местных условиях [26].

Площади выращивания проса в мире насчитывают 76 млн гектар, что обеспечивает 95 млн тонн продовольственного зерна. Сорго и проса занимают 90 % площадей по производству просовидных культур.

Изучая различные источники литературы по происхождению проса посевного можно получить разные сведения появления и распространения данной культуры, но в каждом из источников отмечается популярность использования семян проса в различных образах жизни народов.

1.2 Народно-хозяйственное значение проса

Всемирный саммит по вопросу продовольственной безопасности поставил цель увеличения производства продуктов питания на 70 % к 2050, требуя ежегодных приростов 44 миллионов тонн, что на 38% выше текущих ежегодных приростов [27].

Изменения климата это дополнительные трудности, в связи с увеличением засухи во многих регионах и областях [28]. Просо это культура у которой есть потенциал, чтобы справиться с этими проблемами, учитывая их терпимость к засухе и способность вырасти при низких водных условиях. К сожалению, урожайность проса невысокая [29].

Для увеличения урожайности проса необходимо определить регионы для выращивания данной культуры, в которых растения будут реализовывать полностью свой потенциал. В условиях растущего мирового спроса на продовольствие необходимо определить взаимосвязь между растениеводством и продовольственной безопасностью, а также сохранить природные ресурсы [30].

Просо является культурой адаптированной к различным климатическим условиям и системам возделывания, что дает весомые основания для обогащения биоразнообразия, а также для диверсификации продовольственной зерновой корзины. В условиях сценария изменения климата просо является наиболее надежной продовольственной культурой человечества, особенно для бедных ресурсами фермеров засушливых районов мира поскольку оно устойчиво к изменению климата и обеспечивает устойчивое производство зерна при минимальных затратах. [31].

Просо является высокопитательной культурой и содержит значительное количество витаминов и минералов. Просо является хорошим источником энергии, пищевых волокон, медленно перевариваемого крахмала и резистентного крахмала, что обеспечивает устойчивое высвобождение глюкозы и тем самым сытость [32]. По сравнению со злаками, просо является хорошим источником белка и серосодержащих аминокислот (метионина и цистеина) и имеет лучший профиль жирных кислот [33, 34].

Просо богато витамином Е и витамином В, а также минералами, такими как кальций, фосфор, магний, марганец, калий и железо [35, 36]. Богатые питательные вещества проса обеспечивают многочисленные преимущества, такие как снижение заболеваемости раком [37, 38], ожирением и диабетом

[39], сердечно-сосудистыми заболеваниями [40,41], желудочно-кишечными проблемами [42], мигренью и астмой [43]. Употребление проса помогает справиться с гипергликемией благодаря низкому содержанию углеводов и высокому содержанию пищевых волокон, что делает просо идеальным продуктом питания для диабетиков [44]. Поэтому просо играет важную роль в современном рационе питания как потенциальный источник основных питательных веществ, особенно в слаборазвитых и развивающихся странах [45]. В ряде исследований также сообщалось, что просо богато микроэлементами и фитохимическими веществами, которые полезны для здоровья [46,47].

Углеводы в зернах проса включают крахмал, пищевые волокна и растворимые сахара [48]. Крахмал считается преобладающим компонентом эндосперма проса, который содержит глюкозу в форме амилазы и амилопектина. Различные генотипы зерна проса варьируются по составу крахмала от 62,8 до 70,5%, растворимых сахаров от 1,2 до 2,6% и амилозы от 21,9 до 28,8% [49-51].

Листье проса используется в качестве дополнительного источника белка для других зерновых культур из-за наличия незаменимой аминокислоты лизина [52-55]. Просо богато полифенолами и другими незаменимыми фитохимическими веществами [56-60], а также содержит большое количество кальция, метионина, триптофана, клетчатки и серосодержащих аминокислот [61]. Просо содержит минералы (2%), грубые волокна (4%), белок (9%) и углеводы (81%) [62, 63]. Содержание минералов и клетчатки в просе выше, чем в пшенице и рисе. Просо также содержит больше валина, треонина и лизина, чем другие виды проса [56-62]. Наличие необходимых питательных и фитохимических веществ, полезных для здоровья, делает просо отличным ресурсом для использования в пищевой промышленности [64].

Сорта с восковидным типом крахмала встречаются у многих злаков, таких как пшеница (*Triticum spp.*), кукуруза (*Zea mays*), рис (*Oryza sativa*), ячмень (*Hordeum vulgare*), сорго (*Sorghum bicolor*) и просо (*Panicum miliaceum*, *Setaria italica* и *Coix lacryma-jobi*). Эти культуры были отбраны еще в древних и современных обществах за измененную текстуру их эндосперма, которая возникает из-за отсутствия или почти отсутствия компонента крахмала - амилозы. Содержание амилозы в крахмале дикого типа составляет примерно 20-30%, амилопектин составляет остальные 70-80%. Амилопектин представляет собой разветвленную молекулу, состоящую из коротких (20-24-мерных) цепей α (1 \rightarrow 4)-связанных α -глюкозильных единиц, соединенных α (1 \rightarrow 6) разветвленными связями. Амилоза содержит очень мало разветвленных связей, а молекулы состоят из длинных цепей из нескольких тысяч α -глюкозильных единиц, соединенных α (1 \rightarrow 4)-связями. Вследствие этих биохимических различий между полимерами крахмала восковые крахмалы и крахмалы дикого типа различаются по физическим свойствам. Восковидный тип крахмала, не содержащий амилозу, желатинизируются при более низких температурах и набухают сильнее, чем крахмалы дикого типа. При варке восковой крахмал образует мягкую пасту с характерной липкой текстурой, в

то время как крахмал дикого типа образует более твердый гель, который легко отделяется от воды при варке.

У всех исследованных видов восковидный фенотип обусловлен потерей функции основной синтазы крахмала (грануло связанной синтазы крахмала [GBSS]) в крахмальных гранулах. GBSS катализирует удлинение цепи амилозы путем переноса остатков глюкозы аденозиндифосфата (АДФ) на глюконовый субстрат и является единственным ферментом, ответственным за синтез амилозы, в отличие от сложного мультиферментного пути биосинтеза амилопектина [65]. Изоформа GBSS, активная в эндосперме, кодируется геном GBSSI, который также функционирует в пыльце [66]. У функционально полиплоидных видов для получения полностью восковидных типов требуется наличие мутантных аллелей, вызывающих потерю функции во всех гомеологах гена GBSSI. Просо (*Panicum miliaceum* L.) - необычный случай среди злаков с восковыми типами: это полиплоидный вид, у которого полностью восковые типы появились до целенаправленной недавней селекции. У тетраплоидных и гексаплоидных пшениц полностью восковые линии были выведены только в течение последних 15 лет из частично восковых типов, у которых отсутствовала функция одного (или двух, у некоторых гексаплоидных линий) гомеологов GBSSI. Просо является аллотетраплоидом с $2n=4\times=36$. Его диплоидные предки неизвестны, но родственные виды *Panicum* включают дикий диплоидный *P. capillare* (ведьмина трава).

Натуральный крахмал, возобновляемый и богатый полисахарид, широко используется в производстве продуктов питания в качестве стабилизатора, влагоудерживающего агента и загустителя [67]. Однако применение натурального крахмала ограничено из-за его несовершенной и сложной структуры в функциональных и высокотемпературных областях пищевой промышленности [68]. Поэтому натуральный крахмал обычно модифицируют для устранения недостатков и улучшения свойств. Резистентный крахмал содержится в некоторых натуральных продуктах (картофель, рис, бананы) [69-71], также известный как неперевариваемый крахмал. По сравнению с натуральным крахмалом, резистентный крахмал имеет свойства, схожие с растворимой клетчаткой. Фан сообщил, что по рентгеновской дифракции резистентного крахмала в основном V-типа или B-типа с более стабильной структурой, что повышает устойчивость к α -амилазе [72]. Кроме того, удельная площадь поверхности резистентного крахмала мала, поэтому вероятность контакта резистентного крахмала с ферментами относительно мала, и резистентный крахмал не может быть легко переварен ферментами в тонком кишечнике человека [73]. Однако, как новый источник пищевых волокон, резистентный крахмал обладает лучшими свойствами, чем пищевые волокна [74]. Исследования показали, что добавление резистентного крахмала замедляет окисление липидов в продуктах питания и улучшает способность к эмульгированию [75, 76]. Резистентный крахмал имеет хорошую кристаллическую структуру, стабильность вязкости, реологические свойства и низкую водоудерживающую способность, что может удовлетворить

потребности индустрии напитков [77]. Резистентный крахмал может использоваться в качестве загустителя в молочных продуктах и супах [78]. Исследования показали, что употребление резистентного крахмала снижает постпрандиальную гликемическую и инсулинемическую реакцию, повышает сытость [79] и улучшает физическую форму. Эти свойства указывают на потенциал резистентного крахмала для разработки функциональных продуктов питания. Наночастицы резистентного крахмала могут создать новый тип функционального напитка, богатого пищевыми волокнами [80]. Резистентный крахмал имеет более высокую температуру желатинизации и пленкообразующие свойства и улучшает хрусткость покрытия продуктов [81]. Резистентный крахмал можно добавлять в хлеб в качестве модификатора текстуры, чтобы корочка имела хорошую хрусткость и мягкость [82]. Кроме того, мы используем тепло-влажностную обработку для получения пищевого резистентный крахмал, который является экологически чистым (без химического остатка) и подходит для производства продуктов питания [83, 84]. Более подробно описали физико-химические свойства другие аспекты крахмала воскового проса Чао и др. [85]. Кроме того, генетическое разнообразие и взаимосвязь признаков крахмала у сортов проса были проанализированы на основе данных о генотипе [86]. В нескольких исследованиях сообщалось о содержании резистентного крахмала в таких культурах, как пшеница и рис [87]; однако существует мало исследований по резистентномк крахмалу проса.

Различия в функциональных и физико-химических свойствах крахмала просо в основном определяют кулинарные и пищевые качества. Однако превосходные пастообразные свойства просового крахмала сделали его подходящими для использования в качестве пищевого связующего и загустителя [88]. В последнее время просо широко используется во многих безглютеновых хлебобулочных изделиях, в частности, в продуктах питания для младенцев и на основе злаков. Рост спроса на продукты с низким ГИ, низким содержанием холестерина и без глютена побуждает производителей продуктов питания использовать альтернативные источники питания. Светлый цвет, мягкий вкус и безглютеновая природа проса делают его пригодным для приготовления выпечки для пациентов с целиакией [89]. Корделино и др повторно показали, что макароны, приготовленные из проса, содержат меньше быстро перевариваемый крахмал, чем в других безглютеновых макаронных изделиях. В качестве альтернативы, такой тип крахмала также используется в качестве сырья для получения этанола на ликероводочных заводах [90]. Роуз и Сантра изучили эффективность ферментации проса и сравнили его с высокоферментируемой кукурузой; полученный результат сопоставим с результатом ферментации кукурузы. Многочисленная литература дает довольно противоречивые данные о химическом составе зерна проса в сравнении с другими зерновыми хлебами. По данным исследований ВИР содержание сырого белка в просе составляет от 13,7 %. Содержание крахмала в зерне проса как правило находится в обратном

соотношении с количеством белка. Среднее содержание крахмала в сухом веществе зерна составляет 57,6 %, а в пшене 76 %.

Исследования ВИР коллекционных образцов проса полученных из различных стран показали, что некоторые образцы из Китая отличаются более высоким содержанием ценных фракций белков- альбуминов и глобулинов, по сравнению с местными сортами. Эти так называемые клейкие сорта отличаются от неклеящих и качеством крахмала. Химический состав крахмала местных сортов представлен двумя компонентами: амилоза (20%) и амилопектин (80%), в то время как в составе восковидных сортов имеется только амилопектин, что имеет большое значение при использовании высокоамилопектиновых форм в различных областях промышленности таких как пищевая, бумажная, текстильная и спирто-водочная [91].

Продовольственный рынок требует диверсификации для удовлетворения потребностей современных людей, а просо как новый пищевой ресурс менее развит и имеет огромный потенциал для развития в качестве функционального продукта питания.

1.3 Ботаническая характеристика и биологические особенности проса

Просо относится к самой обширной трибе из семейства злаковых – просовым, содержащей 71 род с 1400 видами. Наиболее ценное в экономическое значение имеет род *Panicum* – просо. Просо обыкновенное – *Panicum miliaceum* – однолетнее травянистое растение с прямостоячим стеблем, относительно широкими листьями и соцветием в виде метелки.

Корневая система проса обыкновенного мочковатая, распространяется в глубь почвы и ширину более чем на 1 м. Мощность развития корневой системы зависит от сорта. Для благоприятного роста и развития растения для получения высоких урожаев одним из главных критериев является образование вторичной корневой системы. Только вторичная корневая система дает способность воостановить свое развитие после неблагоприятных условий.

У проса посевного есть особенности корневой системы, позволяющие ему прорасти в условиях недостатка влаги и повышенных температур, но в данный период очень медленно формируется надземная масса, тем самым снижается способность проса конкурировать с сорняками [92].

Стебель простой или ветвистый, почти цилиндрический, полый внутри, слабо или сильно опушенный. Высота растений у различных форм от 40 -230 см в зависимости от метеорологических и почвенных условий. Отличительной особенностью проса является способность ветвиться как из верхних так и из нижних узлов. Стеблевое ветвление проса является ценным биологическим свойством при выращивании его на зеленый корм, но привозделывании на зерно является отрицательным свойством так как задерживает налив и созревание.

Листовая пластинка 18-65 см длины, 1,0-4,0 см ширины, линейно-ланцетовидная, длинно-заостренная. У листа проса хорошо развита полисадная паренхима, что способствует более интенсивной его ассимиляционной деятельности. Установлено, что крупнозерные формы проса образуют крупный первый лист, который также помогает растению всходить при глубокой посадке.

Куст сомкнутый, полуразвалистый или развалистый.

Соцветие представлено метелкой, цветки которой располагаются на цветоножках примерно одинаковой длины вдоль вытянутой оси.

Колоски двухцветковые, на ножках продолговато-яйцевидные, яйцевидные или округлые, заостренные, со спинки сжатые, 3-6 мм длиной, безостые, голые, иногда с фиолетовой пигментацией.

Плод у проса зерновка, пленчатый, со спинки сжатый, без продольной бороздки, округлый, овально-округлый и овально-удлиненный или удлиненный.

Несмотря на огромную пользу проса для человека, его урожайность ограничена множественными экологическими стрессами и надвигающимся изменением климата [93, 94].

Эффективной стратегией производства сельскохозяйственных культур в условиях дефицита воды является выращивание культур, адаптированных к засухе, вместо культур, требующих больше воды [95]. Сравнительная нетребовательность проса к влаге проявляется еще в начале прорастания семян. Для прорастания семян требуется всего 25-35 % воды от массы семени. Небольшая потребность во влаге также установлена по транспирационному коэффициенту, который составляет всего 200-250. Поскольку просо адаптировано к условиям засухи, оно может стать ключевой культурой для предотвращения нехватки продовольствия и голода [96].

Комбинированный стресс от жары и засухи представляет серьезную угрозу для продуктивности этих культур [97, 98]. Было показано, что засуха на стадии всходов [99] и термальная засуха на репродуктивной стадии приводят к потере до 60% урожая [100-101]. Засуха, сопровождаемая тепловым стрессом, оказывает значительное влияние на физиологические, клеточные и молекулярные функции растений. Фотосинтез и дыхание являются одними из основных процессов, на которые влияют эти стрессы и которые определяют урожайность и продуктивность культур [102-103]. Исследования показали, что температура выше порогового уровня (от 28 °C до 32 °C) оказывает очень вредное воздействие, например, ограничивая адаптационный потенциал культуры [103]. Повышение температуры примерно на 3-4 °C может снизить урожайность сельскохозяйственных культур на 35% [104, 105].

Просо обыкновенное существенно отличается от других зерновых хлебов рядом биологических особенностей, которые являются основой для селекции проса, семеноводства и агротехники, а также основой для организации способов хранения зерна.

Требования проса к теплу: теплолюбивое и стойкое к повышенным температурам. При наличии влаги в почве семена проса начинают прорастать

при температуре 8-10 °С, но при повышенных температурах прорастание проса проходит быстрее, ускоряется процесс прорастания корешков. Посев проса в непрогретую почву не позволит проросткам появиться на поверхности почвы, семена при наличии влаги останутся в почве набухшими до прогревания почвы, а после уже при просыхании будут ждать осадков, тем самым замедляя процесс появления всходов, есть также вероятность что к моменту появления всходов они могут сильно зарости сорняками. Поэтому для дальнейшего развития процессов роста необходимо посеять семена в хорошо прогретую почву.

Обеспечение проса оптимальными требованиями к температурному режиму будет благоприятно воздействовать на развитие корневой системы, а также на ее адсорбционную способность.

Исходя из требований проса к условиям внешней среды можно сделать заключение, что выращивание проса с применением правильной технологии возделывания способно реализовать свой потенциал, так как оно имеет ряд преимуществ по биологическим требованиям

1.4 Использование молекулярных маркеров в селекции проса

Разнообразие генетических последовательностей проса было изучено в ограниченной степени. Молекулярные маркеры в проса часто были получены на основе имеющихся данных о последовательностях родственных видов, включая проса, рис, пшеницу, ячмень и овес [106]. Маркеры AFLP показали многообещающие результаты при группировании проса на основе биотипа, но оказались недостаточными для дифференциации между дикими и культивируемыми сортами [107].

Генетические ресурсы - это фундаментальные материалы, которые играют ключевую роль в геномных и феноменологических исследованиях растений, способствующих крупным научным открытиям в передовых системах сельского хозяйства. К счастью, генетические ресурсы были собраны и сохранены многими национальными и международными банками генов по всему миру. Образцы проса были собраны и сохранены 97 банками генов (66 682 образца) по всему миру, в которых ICRISAT располагает самой большой коллекцией (~21 594 образца проса из 51 страны) [108]. Что еще более важно, в ICRISAT были разработаны коллекции, которые служат важными ресурсами для анализа аллелей для идентификации агрономических исследований, а также используются для выведения линий, устойчивых как к абиотическим, так и к биотическим стрессам. Аналогичным образом, был разработан еще один эталонный набор, основанный на генотипе, и он включает 300 образцов. В ICRISAT большинство образцов были оценены по нескольким агрономическим признакам, и они показывают степень генетического разнообразия и фенотипической дисперсии по большинству качественных и количественных признаков [109]. Очевидно, что огромная генетическая изменчивость является определяющим фактором для идентификации перспективной зародышевой плазмы по желаемому признаку [110]. В дополнение к ICRISAT, основная зародышевая плазма сохраняется в

Институте исследований в целях развития (IRD, Франция), в котором поддерживается 3968 образцов из 16 стран, и 3821 образец культивируемого *P. glaucum* и родственных видов сохраняется в Канадском центре генетических ресурсов (Саскатун, Канада). Кроме того, в Информационной сети по ресурсам зародышевой плазмы США (GRIN) собрано и сохранено 1283 активных коллекций образцов проса [111].

Количественная оценка генетического разнообразия проса с помощью геномных ДНК-маркеров позволяет селекционерам получить нужную информацию, которая помогает выводить сорта с различными желательными признаками, такими как высокая урожайность и устойчивость к стрессам. Генотипирование по последовательностям (GBS) – это широко используемый метод секвенирования следующего поколения (NGS), разработанный для одновременного обнаружения новых маркеров и генотипирования целевой зародышевой плазмы [112]. Это высокопроизводительный и экономически эффективный метод, используемый в различных культурах для различных целей [113-115]. Наиболее популярными ДНК-маркерами, генерируемыми с помощью метода GBS, являются маркеры однонуклеотидного полиморфизма (SNP). SNP-маркеры – это наиболее распространенные вариации последовательности в геноме сельскохозяйственных культур, которые подходят для анализа генетической изменчивости, структуры популяции, ассоциации маркер-черта, геномной селекции, картирования локусов количественных признаков (QTL), клонирования на основе карты и других селекционных приложений, требующих сканирования всего генома [116,117]. Анализ генетического разнообразия проса с использованием SNP-маркеров, полученных с помощью GBS, уделяется недостаточное внимание, несмотря на его потенциал для получения маркеров, полезных для генетического улучшения этой культуры.

Геном проса относительно небольшой (923 мегабазы) [118]. Однако этот вид является аллотетраплоидом с числом хромосом $2n=4\times=36$ [119]. Два подгенома проса, по оценкам, разошлись друг с другом ~5,6 млн лет назад [120]. Между субгеномами проса существует значительная генетическая избыточность, при этом частичная избыточность наблюдается между двумя дублированными копиями гена GBSSI [121].

Геномные ресурсы проса очень ограничены по сравнению с основными сельскохозяйственными культурами, так как оно в значительной степени является малоизученной и малоиспользуемой культурой [122]. Понимание популяционной структуры зародышевой плазмы сельскохозяйственных культур на основе анализа генетического разнообразия важно для генетического улучшения и исследований ассоциации маркер-трейт. У проса генетическое разнообразие имеющейся зародышевой плазмы было изучено с использованием фенотипических (морфологических, агрономических и питательных свойств семян) и генотипических данных [123]. До недавнего получения последовательности генома [124] геномные ресурсы проса были ограничены ДНК-маркерами, не основанными на последовательности (например, RAPD, AFLP и SSR) и однонуклеотидными полиморфизмами

(SNPs) [125]. После публикации полного генома несколько популяций линий проса были генотипированы на большее количество SNP с использованием либо ДНК, связанной с ограниченным участком (RAD-seq) для генотипирования 2 412 сегрегационных SNP-маркеров, либо специфически-локусного амплифицированного фрагмента (SLAF-seq) для генотипирования до 126 822 SNP-маркеров [126,127]. Boukail и соавторы определили 2412 SNPs из 494 миллионов чтений, полученных с помощью RAD-seq из 88 сортов и земных рас. Они использовали эти SNP для изучения разнообразия популяции и проведения GWAS. Они обнаружили 13 маркер-трайтовых ассоциаций (MTA) для нескольких агрономических и семенных признаков. Ли и другие недавно обнаружили 126 822 отфильтрованных SNP, используя SLAF-seq 106 сортов (9 сорняков из Китая и 97 культурных сортов, в основном из Восточной Азии и несколько из других регионов, таких как Европа, Западная Азия и Индия), для изучения генетического разнообразия и структуры популяции. Индексы генетического разнообразия, то есть наблюдаемая гетерозиготность, ожидаемая гетерозиготность и нуклеотидное разнообразие (π), у культурного проса были значительно ниже, чем у сорных видов. Сорные и дикие виды проса можно различить с помощью SNPs, а попытки оценить генетическое разнообразие различных образцов проса из Евразии с помощью ДНК-маркеров (RAPD, ISSR) не дали значимых результатов [128].

Из этого следует что, исследования генетического полиморфизма ДНК коллекции проса в основном направлена на такие маркеры, как, RAPD, ISSR, AFLP, SSR SNP и другие, которое считается инструментом массового молекулярного анализа.

1.4.1 Идентификация *Waxy* генов с помощью молекулярных маркеров в селекции проса

Как и у кодо просо (*Paspalum dilatatum*), у проса существуют воскообразные сорта зерна, которые предпочитают в некоторых районах Азии из-за их клейкой природы [129]. Кластеризация по географическому разнообразию последовательностей соответствует этому региональному предпочтению [130]. Как и другие клейкие злаки, воскообразные виды проса не содержат обнаруживаемой амилозы в эндосперме семян из-за мутации в гене воскообразности [131]. Были разработаны молекулярные маркеры для идентификации этих воскообразных генотипов и выведения клейких сортов, которые высоко ценятся потребителями [132] Просо сравнивали с кукурузой по способности производить этанол, и было обнаружено, что эффективность ферментации самая высокая у воскообразных сортов [133]. Авторы предполагают, что стимулирование ферментации проса могло бы помочь стабилизировать его цены в США, где его уже выращивают для птичьего корма. Наконец, просо было использовано в качестве модельного организма для метаболизма углерода C_4 , в частности, при изучении аспартатаминотрансферазы и транслокации малата, которые оба способствуют повышению эффективности фотосинтеза C_4 .

Амелопектиновый крахмал образует студень, который активно используется в приготовлении джемов, желе, мармеладов и т.д. Крахмал такого типа можно использовать при производстве колбасных изделий. В фармацевтике при наличии большого количества БАВ возможно применение при создании лекарственных препаратов. Просо с таким типом крахмала пользуется особой популярностью у жителей Китая [134].

В связи с высокой и увеличивающейся потребности в крахмале на основе амелопектина требуется расширить источники его производства. Одной из главных проблем использования амилопектиновых форм в производстве состоит из-за позднеспелости и низкой продуктивности.

Крахмал является основным полисахаридом, в котором накапливаются углерод и энергия в высших растениях, и является основным пищевым источником энергии для человека [135]. На долю зернового крахмала приходится более 90% мирового рынка крахмала [136] и он используется в нескольких промышленных процессах, включая производство бумаги и биоэтанола первого поколения. Крахмал представляет собой нерастворимый полукристаллический глюкан, состоящий из двух полимеров глюкозы - амилозы и амилопектина, которые связаны между собой α -1,4-D-гликозидными связями с точками разветвления, образованными α -1,6-D-гликозидными связями. Сильно разветвленный амилопектин является основным компонентом крахмала и имеет предполагаемую молекулярную массу 107-109 Да, тогда как по существу линейная амилоза меньше амилопектина (105-106 Да) [137]. Соотношение между амилозой и амилопектином в растительных крахмалах варьируется в зависимости от растительного источника, но обычно 15-30% гранул крахмала состоит из амилозы [138]. Это соотношение, по-видимому, было оптимизировано природой для оптимальной прочности крахмальных гранул, усвояемости и ремобилизации углеводов, что было продемонстрировано при выращивании рассады ячменя [139]. Воскообразные крахмалы характеризуются либо отсутствием амилозы (воскообразные), либо низким содержанием амилозы (почти воскообразные) (<5%) [140]. Содержание амилозы влияет на текстуру приготовленных крахмалов, и прозрачные крахмальные пасты с хорошей стабильностью при замораживании-оттаивании и небольшой склонностью к обратному разложению, которые образуются из воскообразных крахмалов, имеют высокую ценность во многих обработанных пищевых продуктах [141]. Кроме того, клонирование и характеристика ферментов, модифицирующих крахмал, становятся все более важными для промышленной и агробιοтехнологической модификации крахмалов и других углеводов [142].

Воскообразные сорта проса просо существуют с 1885 года [143]. Грейбош и Балтенспергер (2009) идентифицировали шесть воскообразных образцов проса просо из коллекции зародышевой плазмы Министерства сельского хозяйства США - Службы сельскохозяйственных исследований (USDA-ARS) Северо-Центральная региональная станция интродукции растений (PI), Эймс, Айова, США. На основании скрещивания двух (PI 436625 и PI 436626) воскообразных образцов и нескольких линий дикого типа было

обнаружено, что две рецессивные аллели, обозначенные как *wx-1* и *wx-2*, ответственны за воскообразный фенотип. Было обнаружено, что концентрация амилозы зернового крахмала в восковых линиях снижена в 7,2 раза. Однако в некоторых видах присутствовал низкий уровень амилозы (3,5%). Скорее всего, это связано с низким уровнем активности GBSS1, продуцируемой одним из аллелей.

Продукт воскообразного гена, названный грануло связанной крахмалсинтазой 1 (GBSS 1), является ключевым ферментом, катализирующим образование амилозы [144]. Мутации в GBSS 1 являются результатом вставок/делений (InDels), транспонируемых элементов и мутаций одной пары оснований [142, 143].

У проса было обнаружено, что ген *Wx* содержит 14 экзонов и 13 интронов (рисунок 1). Если в эндосперме обычных сортов проса присутствуют оба типа молекул крахмала, то можно сделать вывод, что доминантные аллели этих типов генов *Wx* функционируют только на определенной стадии; в работе Hunt et al. показаны два различных локуса для этих генов, обозначенных как "L-тип" и "S-тип" [145].

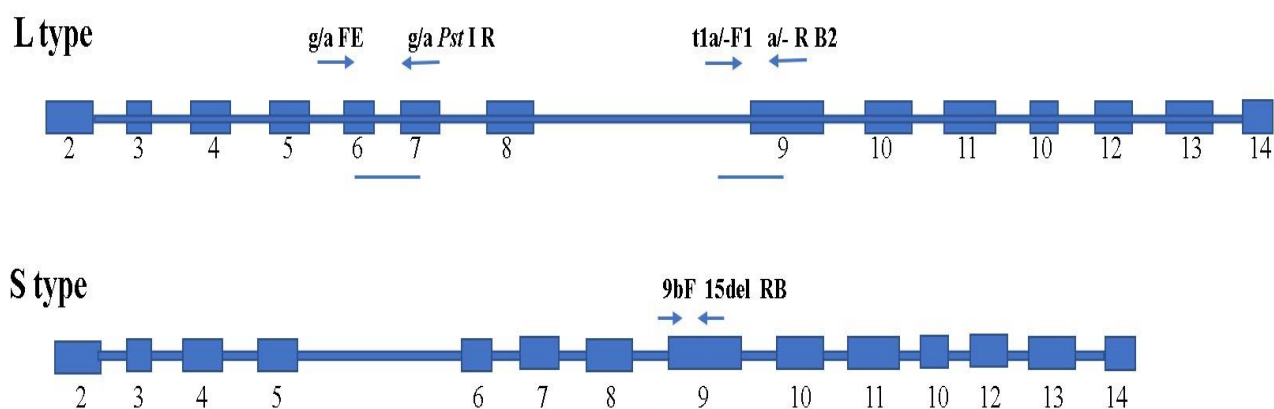


Рисунок 1 – Молекулярная структура GBSS 1 гена S типа *Panicum miliaceum* [146].

Просо из лисохвоста с воскообразными зёрнами выращивают в Японии, Тайване, на Филиппинах и в Индонезии [147]. Молекулярный анализ воскообразных ландрасов лисохвостого проса методом полимеразной цепной реакции (ПЦР), охватывающий 4006 п.н. гена *Wx*, с использованием наборов праймеров экзон–интрон (*ex1/ex2* или *ex2int1/ex4r*) выявил вставку транспонируемых элементов (транскрипционно молчащая информация (TSI)-2 и TSI-7) в интрон 1 или экзон 3. Все воскообразные фенотипы, содержащие транспонируемые элементы в локусах *Wx*, различались по географическому происхождению их одомашнивания [148]. Технология секвенирования следующего поколения ускорила повторное секвенирование различных культур для выявления нуклеотидных вариаций в масштабах всего генома [149]. Высокопроизводительный анализ генов и транскриптов с использованием генотипирования путем секвенирования, транскриптома и эпигенетического анализа был хорошо задокументирован как мощный

инструмент для выявления генетической основы питательных свойств проса [150]. Публикация черновых последовательностей генома двух сортов лисохвостого проса, Yugu1 и Zhang gu, продвинула исследования по генетическому улучшению лисохвостого проса [151, 152]. Ландрас из лисохвостого проса Shi-Li-Xiang (SLX) был повторно секвенирован с использованием технологии секвенирования Solexa и Genome Analyzer II (GA II) для изучения нуклеотидных вариаций, охватывающих гены, связанные с агрономическими признаками. Сопоставление с эталонными геномами выявило SNP (однонуклеотидные полиморфизмы), InDels и SVs (структурные варианты). Новые маркеры, полученные путем повторного секвенирования, помогли в картировании генома крахмалсинтазы, кодирующей пептид GBSS 1. Секвенирование гена GBSS 1 выявило вставку транспонируемых элементов, подтверждающих его воскообразную природу [153].

Сорта зерновых культур с двумя рецессивными восковидными аллелями в структуре гена GBSS обладают высокими пищевыми качествами и служат источником получения амилопектинового крахмала для промышленности.

1.5 Идентификация запасных белков в коллекции проса

Семя – это фиксированная фаза онтогенеза. Изучение запасных белков сельскохозяйственных растений представляют собой важный объект в проведении исследований по генетике и селекции [154].

Питательные свойства, включая содержание и состав белка, являются важными аспектами качества зерновых культур. Аминокислоты – это строительные блоки белков [155].

Содержание белка и аминокислотный состав являются основными атрибутами качества проса, и эти факторы также обеспечивают важные эталонные значения для пищевой промышленности, товарного рейтинга и селекции сортов [156].

Одним из главных удобств в проведении анализов с использованием запасных белков является то, что требуется лишь малая часть эндосперма, а остальная часть семени может быть использована при посеве. Получение результатов анализов по сортовой идентификации и оценки качества семян надежным способом можно признать запасные белки [157].

Среднее содержание белка в зерновых колеблется в пределах 7-17%. Наибольшее количество белка содержится в пшенице, наименьшее - в рисе и кукурузе (7-9%).

Белок неравномерно распределен по морфологическим частям зерна. Основное его количество находится в эндосперме (65-75%), 22% - в зародыше и 15,5% - в алейроновом слое.

Белок также распределен в эндосперме неравномерно, с уменьшением концентрации к центру. В центре эндосперма белка мало (7-9%). Распределение белка в различных частях зерна зависит от вида культуры, сорта, почвенно-климатических условий выращивания. Биологическая ценность белков злаков различна [158].

Пшено- продукт переработки проса по содержанию белка превышает такие крупы как ячменная, перловая и рисовая, содержит одинаковое количество с манной и кукурузной и уступает лишь гречневой и овсяной крупе.

Одним из преимуществ продуктов переработки проса является отсутствие глютена, люди, страдающие целиакией могут употреблять в пищу просо. В своем составе просо имеет генетически обусловленные аминокислоты, а содержание отдельных аминокислот в белках проса видоспецифично. В состав белка проса входит 19 аминокислот. При содержании белка 12%, суммарное количество незаменимых аминокислот – 4460 мг/100 г, заменимых – 6770 мг/100 г. Лизин является ограниченным в аминокислотном составе, как и в других зерновых культурах в составе. Однако просо богато лейцином, содержание которого превышает в три раза в таких культурах как гречиха и рис [159, 160].

Преимущество белковых маркеров заключается в том, что они сами отвечают за определенные функции в метаболизме и морфогенезе и часто могут быть фактором идентификации этих функций наряду с генами и геномными локусами. Основными преимуществами маркерных ферментов являются легкость их идентификации и простота интерпретации результатов ферментных анализов.

Современные селекционные программы, ускоряющие создание новых сортов, предполагают глубокое изучение селекционного материала как на фенотипическом, так и на генотипическом уровнях. Для реализации этих программ необходимо найти способы маркировки генотипа сортов с высокой степенью точности и эффективности. Поиск маркеров и их использование в селекции называется «маркер-опосредованной селекцией» (marker assisted selection), при которой отбор на желаемый признак или особь ведется по ее генотипу, а не по морфотипу организма [161]. Высокоэффективным маркером генотипа у мягкой пшеницы является ген резервного белка ядра глиаина. Его генетика и биохимия хорошо изучены [162].

Содержание белка в зерне изменяется от 8,8 до 19,3%, в среднем составляя 13,7%. При удалении цветочной оболочки количество белкового вещества в ядре варьирует от 11,2 до 23,5%, в среднем составляя 16,0%. Азот небелковых веществ составляет от 1 до 9% от общего количества азота, в среднем 4,3% в сухом веществе.

Основным компонентом белка является спирторастворимая фракция, которая наиболее стабильна и мало различима по количеству у разных сортов. Если сравнивать фракционный состав белка других злаков, то просо характеризуется наибольшим содержанием проламинов и наименьшим - глобулинов. Аминокислотный состав проса по сравнению с другими зерновыми культурами характеризуется высоким содержанием аланина и низким - аспаргиновой кислоты. [163].

Среди образцов проса, обнаружены формы, резко отличающиеся по химическому составу, данные образцы имеют более высокое содержание

ценных фракций белков – альбуминов и глобулинов по сравнению с сортами местной селекции.

Запасные белки семян рассматриваются как маркеры генетической изменчивости в широком диапазоне от видов до сортов, однако эта концепция основана только на исследованиях многих культурных и дикорастущих злаков и некоторых двудольных растений. В рамках этой же концепции была выдвинута идея о низкой вариабельности белковых маркеров внутри особей и линий и экологической стабильности данных маркеров из года в год [164]. Обе эти идеи означают, что идентификация особей или линий по ПМ не только быстра в любое время, но и высокоэффективна.

Метод мечения фитогенофоров с использованием запасных белков семян (проламинов у злаков и глобулинов у двудольных) давно и широко применяется в селекции, ботанике и генетике. Он рекомендован Международной ассоциацией тестирования семян (ISTA) в качестве арбитражного метода.

В настоящее время белковые маркеры геномов растений являются преобладающим методом в селекции и семеноводстве. Проламины, запасные белки семян злаковых, которые, наиболее изучены у пшеницы, ячменя, кукурузы, сорго, риса и некоторых других растений, но менее - у проса [165].

1.6 Селекция проса в Казахстане

История происхождения проса в Казахстане и во всей Центральной Азии насчитывает около 5000 тыс лет. Ученые выдают сведения, в которых указывается что просо очень долго было единственной культурой, выращиваемой жителями данных регионов и с помощью кочевников, просо появилось в Европе [167].

Ученые А.П. Окладников, а также его коллега Т. Барфилд в своих учениях сошлись ко мнению что просо получило свое распространение благодаря тому, что Китай в качестве подарков отправлял хунну зерно проса, также существует версия о распространении проса благодаря торговым отношениям просо являлось зерном, которое могли получить как обмен. Другим вариантом использования зерна была участие его в ритуальных услугах [168, 169].

В растениеводстве Казахстана просо с давних времен занимает важное место. Данные статистики 1900 года показывают, что просо занимало 25-30% посевных площадей. Наиболее распространённым просо было в Актюбинской и Костанайской областях, там были получены самые высокие урожаи. Площади посевов проса во время освоения целинных земель в 1954 году достигали 704 тыс га, в 1955 г. – 1700 тыс. га. В настоящее время посевы культуры значительно сократились, и производство испытывает острую потребность в новых сортах проса пищевого и кормового использования [170, 171, 172]

Селекция проса берет свое начало с Саратовской и Шатиловской опытных станций, с помощью методов индивидуального отбора было создано около 40 сортов [173].

Выращивание проса в Актюбинской области было возобновлено после 1937 года. Одним из самых известных просоводов Казахстана был Шыганак Берсиев, который в 1937-1944 гг. установил несколько мировых рекордов по возделыванию проса в условиях орошения [174].

Первыми сортами проса были: Саратовское 853, Уильское местное белое – Берсиевское просо, Казанское 176, 506, Омское 9, Кинельское 3121, Шатиловское 624, Орловское 92. В Казахской ССР (ныне Актюбинская область) создание новых сортов проса было прекращено в 1920-х гг, однако получило широкое распространение на Карагандинской сельскохозяйственной опытной станции.

По данным статистики 2020 года площади проса в Казахстане составляют 52,9 тыс га. Основная часть площадей находится в Павлодарской области 27,9 тыс га, в Костанайской 9,2 тыс га и Актюбинской областях 5,7 тыс га, (рисунок 2).

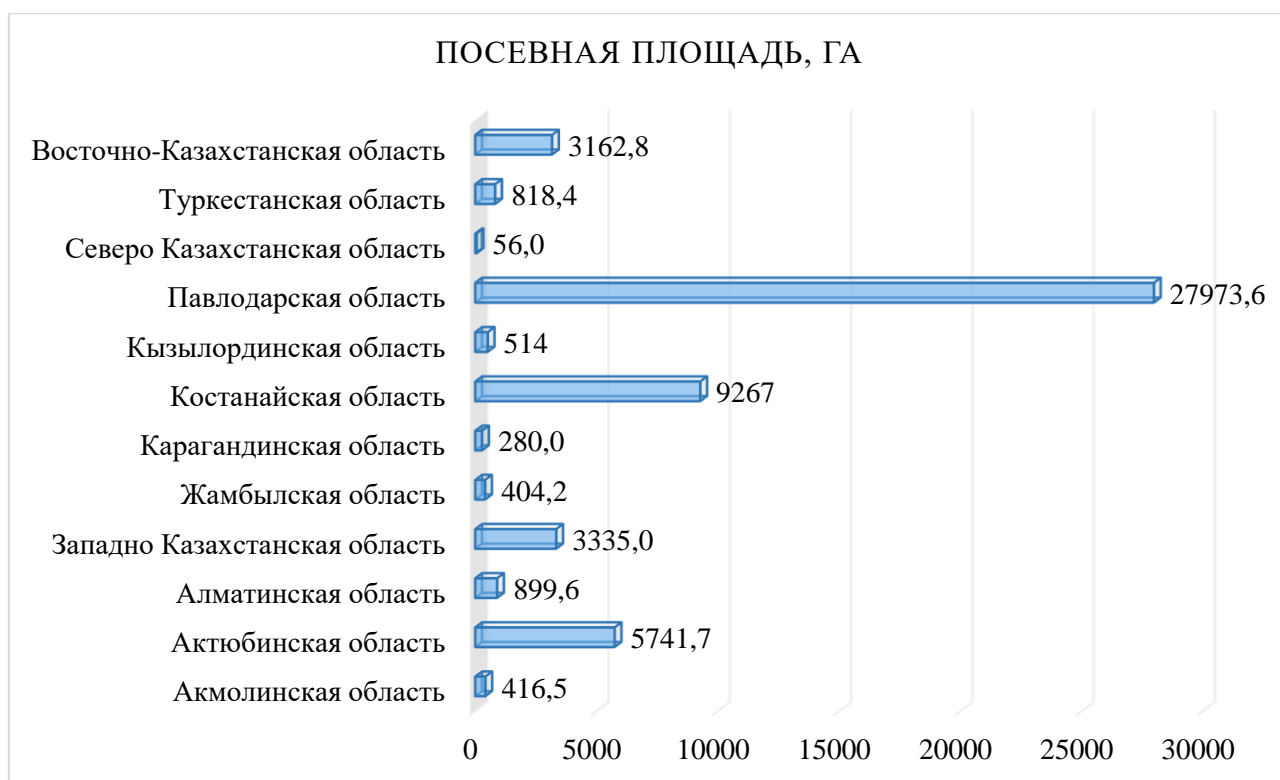


Рисунок 2 – Посевные площади проса в Республике Казахстан (2020 год)

В государственный реестр сортов допущенных к использованию в Республике Казахстан входят 21 сорт, некоторые из них имеют направление на производство зерна и как кормовая культура [175].

В сравнении с производством проса во времена 1900 г и освоения целинных земель площади проса значительно сократились, на данный момент

есть проблема в создании новых сортов кормового и пищевого направления, имеющих высокие качества и урожайность (рисунок 3).

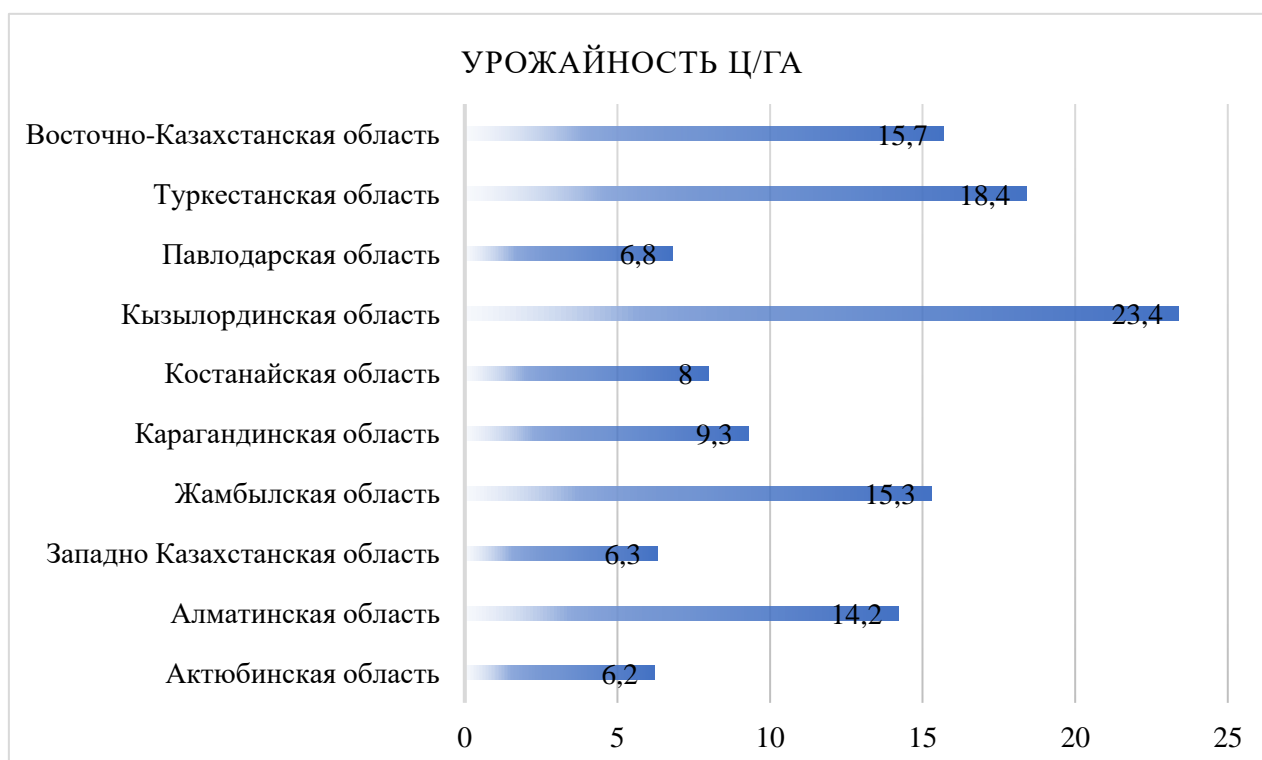


Рисунок 3 – Показатели средней урожайности проса в Казахстане по областям, ц/га

Создание сорта обладающего выюкими хозяйственно-ценными признаками, необходима организация селекционного процесса на высоком уровне, одной из главных задач селекционного процесса является наличие исходного материала как источника генетических ресурсов [176].

Гибридизация является основным и наиболее надежным способом создания новых сортов, позволяющий объединить в одном генотипе признаки свойства, имеющиеся в различных сортах, образцах, формах, а также создавать генотипы с новыми признаками и свойствами за счет перекомбинации генов.

Исходя из целей использования проса, перед селекционером ставятся определенные цели и задачи. Крупнозерные сорта должны обладать высокой продуктивностью, технологическими качествами и пищевыми достоинствами.

Для использования проса на зеленую массу, сено, монокорма необходимо получать растения с общей высокой массой растения, но одним из главных критериев будет пластичность сортов и адаптация их в условиях произрастания.

При создании модели сорта необходимо учитывать элементы структуры урожая, архитектонику строения растений, технологические качества зерна потребительские свойства крупы.

Для создания гибридов проса нужно правильно выработать методику работы с исходным материалом, так как у просо может происходить как самоопыление так и перекрестное опыление. Ряд ученых проводил

наблюдения за процессом цветения проса и выделили что цветение зависит от интенсивности инсоляции, температурного режима, влажностью воздуха, а также особенностей сорта. Так, Ежов Б.В. на Карагандинской опытной станции, Максимчук И.Х. вблизи Киева в своих исследованиях отмечают что активное цветение проса проходит в утренние часы при температуре 28-30 °С. Установленные многочисленными наблюдениями факты частичного перекрестного опыления проса во время цветения при высокой температуре и пониженной влажности дают возможность получить большое количество новых сортов. При обследовании сортов Казахстана выявлено что из 79 разновидностей проса более 40 найдено в Акмолинской и Карагандинской области.

Искусственное скрещивание проса путем кастрации и последующего его опыления проводится с особыми трудностями. Цветки проса очень мелкие, цветочные пленки легко обламываются, при попадании пинцета на рыльце часто происходит его повреждение и опадение цветка.

При разработке способов кастрации наиболее подходящими выбрали опыление молодых, хорошо развитых бутонов с предварительной их подрезкой или без. Опыление проводили в утренние часы пылью, собранной со зрелых цветков, или просто встряхивали цветущую отцовскую метелку над кастрированными цветками. Яшовский И.В. предложил вариант, когда выбранную метелку просто аккуратно разминают руками, что ускоряет процесс открытия чешуек цветков. Журавель Б.Н. использовал также метод преждевременного раскрытия цветков путем раскрытия их с помощью пожимания в руках. Использование различных методов искусственной гибридизации проса не дают высокого процента завязываемости зерновок, в некоторых случаях он достигал от 15 до 20 %, в лучшие годы скрещиваний получалось до 25 % гибридных семян.

Гибридизацию проводили для получения сортов с различной скороспелостью, разной крупностью зерна и продолжительностью вегетационного периода. В результате проведенных исследований по созданию новых гибридов в период 1920-1960 годов на территории Казахстана такими известными исследовательскими институтами как ныне Актюбинской СХОС, Карагандинской СХОС было создано огромное количество сортов, отвечающих требованиям, предъявляемым условиями произрастания культуры.

Основной задачей селекции проса является создание сортов и гибридов, способных давать высококачественные и стабильные урожаи зерна при оптимальной технологии возделывания. Повышение урожайности зерна проса может быть достигнуто не только за счет создания и внедрения новых сортов, но и за счет совершенствования культуры земледелия. Успех в решении этой задачи во многом зависит от наличия подходящего исходного материала и вовлечение его в селекционный процесс. Выявление, отбор и создание новых исходных видов является основополагающим условием успешной селекции проса. Исследователи придают большое значение необходимости создания целевого исходного материала различных эколого-географических групп

просовидных культур, которые характеризуются различной реакцией на изменение условий окружающей среды. У многих культурных растений повышение продуктивности крупного зерна является одной из основных задач селекционной работы. Действительно, высокая и стабильная продуктивность растений является определяющей в комплексе признаков каждого конкретного сорта. Однако в районах с нестабильным и недостаточным влагообеспечением генетически обусловленная крупнозерность не только важна для получения хороших всходов, но при благоприятных условиях часто служит важным фактором повышения урожайности зерна [177-179].

Обеспечение продовольственной безопасности государства может быть решено за счет мобилизации и сохранения генетических ресурсов сельскохозяйственных растений. Используя данные источники можно получить новые высокопродуктивные сорта и гибриды, отвечающие требованиям [180- 182].

Получить высокий урожай можно реализовав потенциал растений с учетом влияния условий вегетации, устойчивости к стресс факторам и уровня агротехники. Просо имеет ареал произрастания, имеющий различные условия по осадкам, температурному режиму и почвам. Данная адаптивная пластичность сортов проса привела к образованию различных форм, которые отличаются по своему морфотипу [183].

Для создания новых сортов необходимо наличие большого разнообразия генетических источников, обладающих различными хозяйственно-ценными признаками. При проведении селекционных работ, селекционер должен иметь представление о своем будущем сорте. Модель сорта как раз выступает в виде прогноза планируемого результата. Данная модель должна сочетать в себе признаки, которые обеспечат высокий уровень продуктивности, устойчивости к тем или иным факторам внешней среды. Одним из популярных направлений селекции проса является получение крупнозерных образцов, посев проса чаще всего проводят в пересушенный верхний слой и использование наиболее крупных семян позволит проводить посев глубже [184].

Также, согласно источникам, есть корреляционная зависимость между массой 1000 зерен и пленчатостью зерна, идет уменьшение пленчатости и повышение выхода крупы. [185].

Успех проведения селекционных работ по крупности семян обоснован контролем генов *Gr1*, *Gr2*, *Gr3*, в результате рекомбинантных скрещиваний данный признак будет стабильным за счет накопления рецессивных аллелей данных генов [186].

Учитывая недостатки выращиваемых сортов и хорошо обоснованные требования товаропроизводителей к новым сортам, актуальность продолжения исследований по селекции проса в Казахстане определяется необходимостью диверсификации зернового производства в регионе с ориентацией на новые сорта проса отечественной селекции. Основой эффективной селекции является наличие разнообразного коллекционного материала.

Таким образом исходя из данных литературных источников можно сделать выводы, что выполнение работ по изучению проса имеет большое значение в области сельского хозяйства Казахстана. Просо для Казахстана является перспективной культурой исходя из биологических требований растения и имеет много преимуществ и может занять важное место в структуре посевных площадей. Литературные данные прошлых лет показывают успешность проведения селекции глютинозного проса в мире. Проведение селекционных работ с применением современных методов идентификации искомым генов позволит сократить время на получение конечного результата.

2 УСЛОВИЯ МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Почвенно-климатические условия Северного Казахстана

Северный Казахстан характеризуется резко-континентальным климатом, климатическая зона Западно-Сибирская. Самый холодный месяц – январь, температура воздуха около -22°C , июль месяц считается самым жарким $+21^{\circ}\text{C}$. Количество осадков от 300 мм до 600 с юга на север региона. Вегетационный период от 135 до 170 дней. Северный Казахстан является зоной рискованного земледелия. Сильные морозы зимой (до -57°C) в регионе затрудняют выращивание многих культур. Амплитуды температур на Западносибирской климатической зоне наиболее сильно проявляются в Акмолинской и Павлодарской областях [187].

Природные условия на территории республики очень разнообразны. В зависимости от климата, растительности, геологического строения местности меняется и почвенный покров.

Почвенный покров Северного Казахстана представлен обыкновенными и южными черноземам, темно-каштановыми, каштановыми и светло-каштановыми почвами [188].

Акмолинская область расположена в южной части Северного Казахстана. Безморозный период составляет 100-125 дней, среднесуточные температуры выше 10°C 130-140 дней, сумма активных температур в пределах 130-140 дней [189].

Среднемноголетние данные показывают что количество осадков составляет 330 мм с диапазоном от 197 до 479 мм, однако осадки выпадают в 40% случаях в конце июня, начале июля.

В регионе характерны резкие перепады суточных температур весной и осенью, что часто провоцирует заморозки, которые нежелательны для теплолюбивой культуры проса.

Количество осадков в период посева достигает в лучшем случае 50 мм, также данное время совпадает с сильным испарением, что усложняет ситуацию [190].

Распределение осадков в летний период неравномерное, составляют 120-170 мм, в отдельные годы осадки достигают 230 мм.

Максимальное количество осадков выпадает в июле, июнь характеризуется засухой, которая продолжается в августе месяце. Засухи могут сопровождаться бурями и суховеями [191].

Резкоконтинентальный климат характеризуется резкой сменой выпадающих осадков по месяцам, которые могут в максимуме быть в августе месяце, вегетационный период может быть коротким с понижением температур или наоборот длинным с повышенными температурами.

Температурный режим согласно данным Шортандинской агрометеостанции $1,3^{\circ}\text{C}$. Данный регион характеризуется согласно погодным данным как зона рискованного земледелия, это связано с разностью

температур так, максимум в июле месяце может достигать 37,2⁰С, а минимум в январе месяце достигает – 44⁰С ниже нуля.

2.1.2 Почвенные условия места проведения исследований

Почвенный профиль представлен южными черноземами, содержание гумуса в почвенном слое находится на уровне 2,8 - 3,2%. Обеспеченность подвижными элементами питания распределены следующим образом: в почве преобладает калий – содержание от 616 до 654 мг на 100 г почвы, нитратный азот 14 мг/кг почвы, содержание форм фосфора находится на низком уровне [192-194].

Почвы Северного Казахстана характеризуются недостатком фосфорных удобрений, однако были проведены все полевые работы по оптимизации питательных элементов экспериментального участка, таблица 1.

Таблица 1 - Агрохимические свойства южных карбонатных черноземов.

Почвенный горизонт, см	Гумус, %	Валовое содержание, %		Подвижные формы мг/кг почвы			Ёмкость поглощения, мг-экв. на 100 г почвы	СО ₂ карбонатов, %	рН водной вытяжки
		азота	фосфора	Нитратный азот	Фосфор по Мачигину	Калий по Мачигину			
А _{пах} (0-20)	3,2	0,23	0,12	12,0	28,0	690	30,0	1,9	7,5
В ₁ (20-32)	2,6	0,16	0,11	9,0	1,1	510	25,2	3,4	7,9
В ₂ (32-52)	2,2	0,12	0,10	4,0	0,4	392	24,0	3,9	8,1
ВС (50-90)	1,4	0,07	0,10	1,0	0,3	195	21,0	4,4	8,3
С (90-150)	-	-	-	-	-	-	-	3,9	8,1

По результатам проведенного анализа содержащиеся в почве подвижные элементы питания отличаются своей спецификой и преобладании подвижного калия (больше 690 мг/кг почвы) и нитратного азота (12 мг/кг почвы). В пределах нормы количество подвижных форм фосфора 28,0 мг/кг почвы. В процессе углубления возрастает содержание подвижных форм элементов показатель минерального питания снижается. Также чернозёмы южные карбонатные выделяются положительными физическими и химическими свойствами. В них содержится большое количество валовых и подвижных элементов питания (азота, калия) но они не обеспечены достаточно быстрым фосфором.

2.2 Метеорологические условия в годы проведения исследований

Одним из приоритетных направлений селекции растений является необходимость сочетания в сортах высокой потенциальной урожайности и устойчивости к биотическим и абиотическим факторам [195], причем чем беднее почвенно-климатические условия в конкретной сельскохозяйственной зоне, тем больше роль генетической защиты признаков потенциальной продуктивности и экологической устойчивости в сортах и гибридах, иными словами, выше роль адаптивной селекции. Известно, что экологическая адаптивность сорта (одним из важнейших факторов которой является толерантность к неблагоприятным условиям среды), если она не сочетается с другими важными для производства признаками (урожайность, качество зерна и т.д.), не гарантирует успеха сорта [196,197].

Огромный потенциал культуры позволяет сочетать в ней различные признаки, при которых можно найти искомый признак. В условиях Северного Казахстана необходимо подобрать родительские формы, которые наследуют необходимые признаки и полностью реализуют потенциал культуры в данных почвенно – климатических условиях. Скрининг коллекции проса по ценно-хозяйственным признакам позволит подобрать наиболее лучшие варианты для скрещивания.

Урожайность проса зависит от различных метеорологических факторов, наиболее важными из которых являются температура воздуха и осадки за вегетационный период

Критическим периодом по отношению к влаге Б. М. Арнольд выделил два периода всходы-кущение и кущение-выметывание [198].

А.Ф. Якименко выделил критический период 20 дней от начала выметывания до образования зерна. Другие ученые З.Н. Бокова, А.В. Пашкевич выделяют критическим периодом фазу кущения и выметывания. Отсутствие осадков в данный период приводит к снижению урожайности ниже среднего уровня [199, 200].

По метеорологическим условиям 2020-2022 годы отличались от среднеголетних показателей по температурному режиму и осадкам, (Рисунок 4-5), (Приложение Б).

Отрицательное влияние осадков наблюдалось в 2020 году, так май месяц характеризовался засушливым, что повлияло на период всходы-кущение и в дальнейшем снизило продуктивность имеющихся сортообразцов. Осадки июня месяца 2020 года были значительно выше данных за многолетний период.

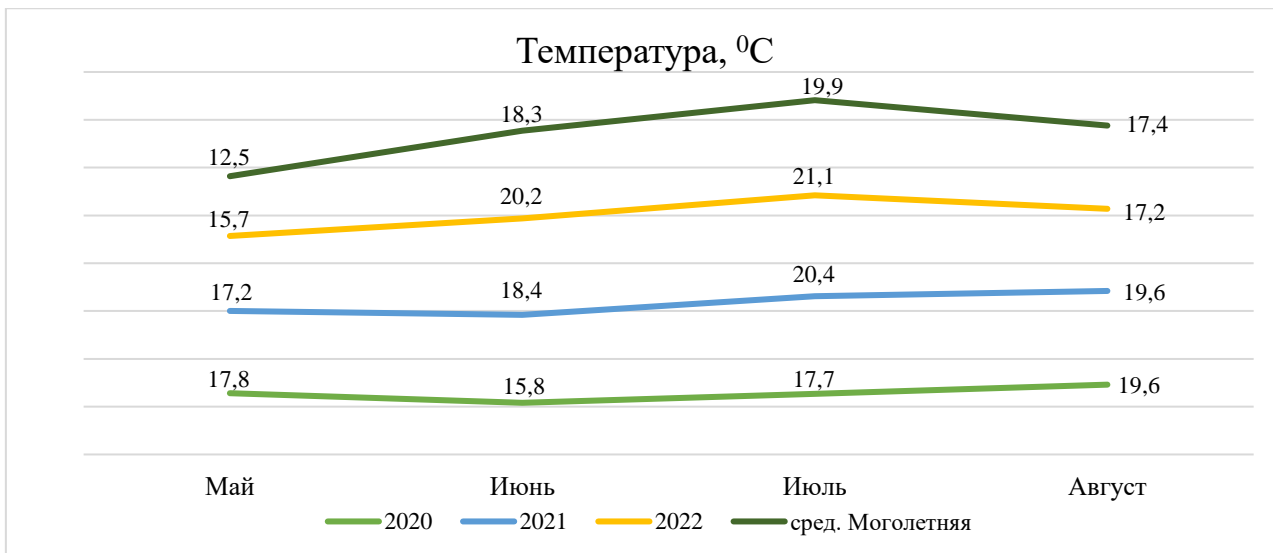


Рисунок 4 – Температурный режим за вегетационный период в условиях НПЦЗХ им. А. И. Бараева, 2020-2022 гг.

В 2021 году в условия вегетации сложились крайне неблагоприятно для всех сельскохозяйственных культур. При дефиците осадков и повышенных температурах наблюдалась острая почвенная и воздушная засуха. Растения испытывали значительный стресс от высоких положительных температур. Наблюдались значительные перепады от жары к прохладной погоде. В период всходов при наличии запасов влаги в почве отмечено быстрое прорастание семян. Затем период жары сменился холодной погодой, и заморозки в начале июня значительно повредили всходы крупяных культур, процент гибели всходов от мороза составлял от 30 до 70 %. Осадки июля месяца исправили ситуацию, растения хорошо раскустились и набрали хорошую биомассу. В августе также выпали локальные осадки и, несмотря на погодные условия растения сформировали высокий потенциал продуктивности.

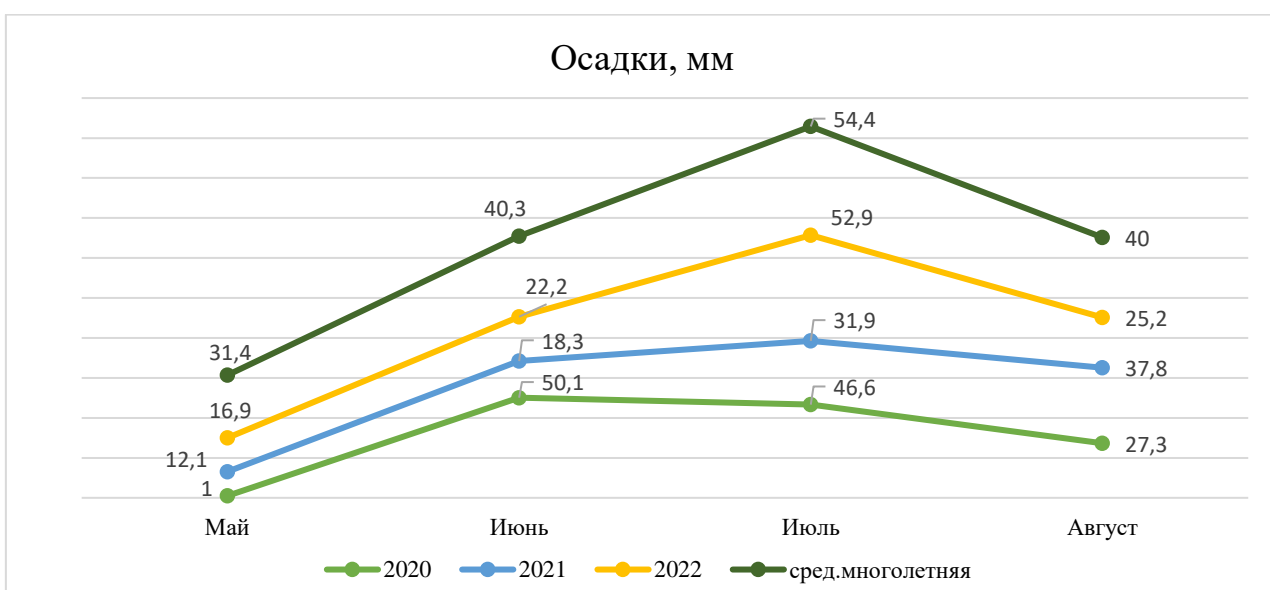


Рисунок 5 – Количество осадков за вегетационный период в условиях НПЦЗХ им. А. И. Бараева, 2020-2022 гг.

В 2022 году условия вегетации сложились неблагоприятно для роста и развития всех сельскохозяйственных культур. Дефицит осадков и повышенные температуры воздуха отмечены начиная с апреля месяца. Температура апреля была выше многолетних показателей на 5 градусов, при дефиците осадков 17,2 мм. В мае также было жарче на 3,2 градуса при недостатке осадков 15,5 мм. В июне было теплее на 1,9 градусов при дефиците осадков 17,3 мм. При повышенных температурах июня (+24,9-27,3) наблюдалась острая почвенная и воздушная засуха. Растения испытывали значительный стресс от высоких положительных температур. Наблюдались значительные перепады от жары к прохладной погоде в летние месяцы. Осадки июля месяца исправили ситуацию, растения хорошо раскустились и набрали хорошую биомассу, влаги хватило для хорошего налива зерна. В августе также выпали локальные осадки. Отрицательным моментом оказалось затягивание периода вегетации на 10-15 дней, но сухая теплая погода способствовала качественной уборке зерна.

Таким образом, в целом сложившиеся метеорологические условия, за вегетационный период 2020–2022 гг., охватили разнообразие характерных для этой зоны условий. В целом температура воздуха находилась на уровне среднемноголетних данных или была выше, а количество осадков за период вегетации по годам повлиял на формирование урожайности, снижая или компенсируя элементы структуры по фазам вегетации.

2.3 Агротехника в опыте

Для проведения исследований были выполнены все необходимые мероприятия по подготовке почвы к посеву. Предшественник чистый пар. Полевые работы начаты с 23 мая (обработаны площади под посев). Подготовлена схема размещения коллекционного питомника. Место под посев подготовлено, проведены: предварительный промер, разбивка участка, провешивание фронтальных линий, обработка проведена орудием ППП-7 агрегируемым с трактором К-744. Разбивка, маркировка и прикатывание участка проведены орудиями, агрегируемыми с трактором Т-25.

Участок поля размаркирован на ширину захвата сеялки -1,5м с длиной ярусов 50 м. для высева коллекционного питомника специализированной сеялкой ССФК-7 Точный высев семян обеспечивается предварительной настройкой сеялок на длину деленок 2 метров положением редуктора и линией начала сева. Способ посева рядовой на глубину 2,5-3,0 см, с нормой высева 2,5 млн. шт. всх. семян/га. Сорто-стандарты по основным хозяйственно ценным признакам высевали через 10 деленок. В качестве сорта стандарта определяющим продуктивность зерна, массу 1000 зерен, длину вегетационного периода использован сорт проса Саратовское 6.

Делянки располагались на ярусах длиной 2 м, ширина яруса 1,0 м, дорожки между ними 2 м. Коллекционный питомник заложен по общепринятым методикам Ильина В.А., 1979; Агафонова Н.П., 1988; Яшковского И.В., 1983.

В фазе полных всходов проведено оформление коллекционного питомника, отбивка генеральных линий, ярусов, дорожек, промер делянок (2м²).

Уборку проводили селекционным комбайном WINTERSTEIGER Classic по достижению восковой спелости зерна.

2.4 Материалы и методы исследований

2.4.1 Объекты исследования

В качестве исходного материала для проведения исследований использовали отечественную и мировую коллекцию проса обыкновенного (*Panicum miliaceum* L.) собранную из различных регионов в количестве 90 образцов (рисунок 6).

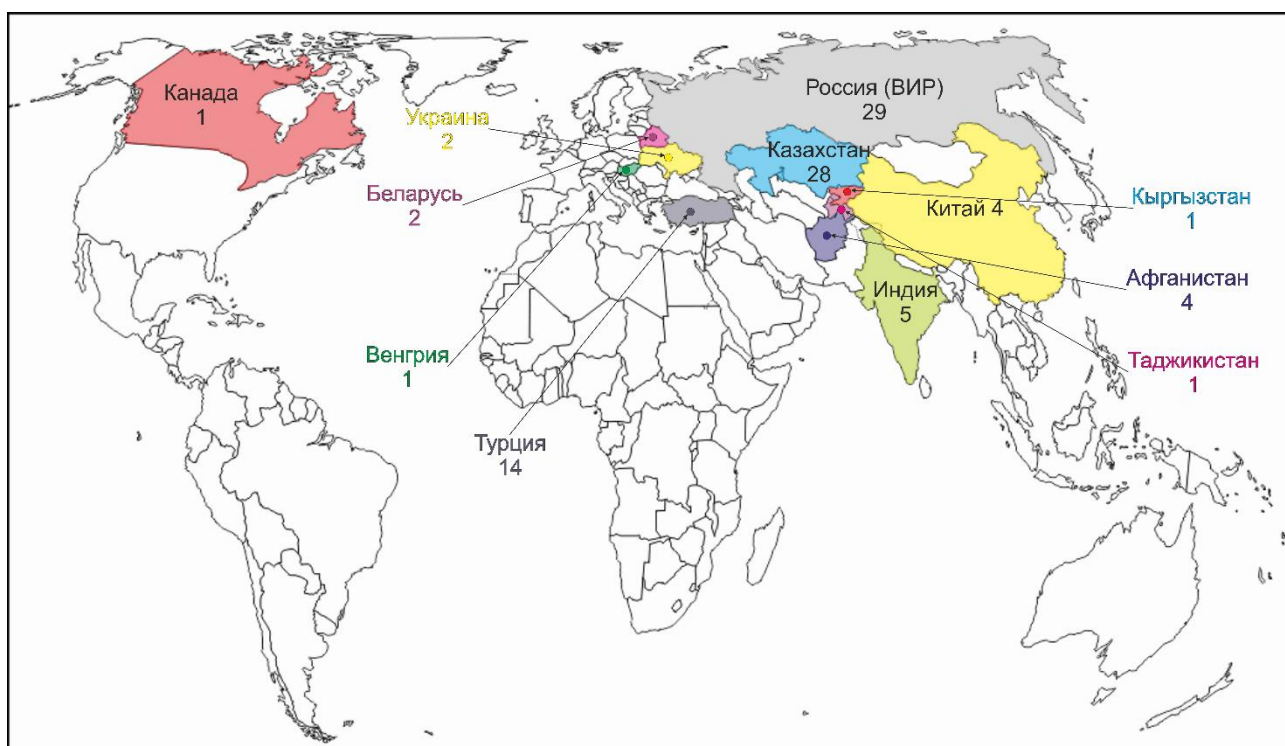


Рисунок 6 – Страны оригинаторы коллекционных сортообразцов проса

Коллекция проса включила сорта и образцы различного эколого-географического происхождения, представленный исходный материал был получен из Regional Plant Introduction Station (Айова, США), из ВИР (Санкт-Петербург, Россия), а также отечественные сортообразцы ведущих селекционных учреждений Казахстана

2.4.2 Методика оценки солеустойчивости проса в фазе прорастания семян

Скрининг сортов и образцов проса на солеустойчивость в лабораторных условиях проводили согласно методике. Для проращивания зерновокиспользовали оригинальные семена [201]. Перед началом эксперимента семена проса обыкновенного стерилизовали 90% спиртом в

течение двух минут для уничтожения на поверхности зерновок вредной микрофлоры, затем семена два раза промывали в дистиллированной воде.

Для проращивания использовали чашки Петри, фильтровальную бумагу, которая предварительно была смочена растворами хлорида натрия (NaCl) с различной концентрацией (75, 100 и 150 мМ), в качестве контроля использовали чашку Петри с дистиллированной водой, опыт проводили в трехкратной повторности

Образцы проращивали в климатической камере (GC-1000 Growth Chamber) при постоянной температуре 24 ± 1 °С в течение 7 дней

Определяли следующие показатели: всхожесть семян, сырую биомассу проростков, длину корней и проростков.

Степень солеустойчивости выраженную в процентах определяли как соотношение средней всхожести семян (%), свежей массы проростков (мг), длины проростков и корешков (мм) в опыте к соответствующим параметрам контроля. Средние значения длины coleoptily и стандартные отклонения были рассчитаны для каждого сорта и линии с использованием Microsoft Excel 6.0.

2.4.3 Определение устойчивости проса к холодовому стрессу в лабораторных условиях

Оценка сортов и образцов проса на холодостойкость проводилась с использованием оригинальных семян в фазу прорастания зерновок согласно методике при использовании следующих показателей: всхожести семян, длина coleoptily и интенсивности роста проростков при положительной пониженной температуре + 5 °С [202]. Подсчет проводился на 14-е сутки опыта. Учитывались следующие показатели: энергия прорастания семян, всхожесть семян, интенсивность роста проростков, длина coleoptily для каждого проростка и их масса.

2.4.4 Метод определения содержания свободного пролина

Содержание свободного пролина определяли с помощью кислого нингидринового реактива по методу Bates et al [203]. Растительный материал из проростков проса взвешивали, экстрагировали в 5 мл кипящей дистиллированной водой в течение 30 мин на водяной бане и охлаждали. Пробирки с 1 мл экстракта, 1 мл ледяной уксусной кислоты, 1 мл нингидринового реактива: (1,25 г нингидрина, 20мл 6М H₃PO₄, 30мл ледяной уксусной кислоты) инкубировали в течение 1 ч на кипящей водяной бане. В контрольные пробирки без растительного материала добавляли 1 мл дистиллированной воды, 1 мл нингидринового реактива и 1 мл ледяной уксусной кислоты. Пробирки переносили снова на водяную баню. В опытных образцах 1 мл растительного экстракта вносился вместо дистиллированной воды. Все образцы инкубировали при 100°C в течение 1 час и охлаждали. Оптическую плотность раствора нингидрин-пролина измеряли на

спектрофотометре (ПЭ-5400UF, Эркос, Россия) при длине волны 520 нм. Содержание пролина определяли по калибровочной кривой, построенной с использованием набора стандартных растворов пролина в 3% сульфосалициловой кислоте.

2.4.5 Определение содержания амилозы

Содержание амилозы определяли по методу Manjot Singh et al., (2016) [204]. Образец, содержащий $100,0 \pm 0,1$ мг сухого вещества, взвешивали и смешивали с 1 мл 95% этанолом и 9 мл 1 н NaOH и затем переносили в мерную колбу объемом 100 мл. В течение 10 минут колбы выдерживали при комнатной температуре, после нагревали на водяной бане при температуре 100 °С в течение 10 минут и охлаждали при комнатной температуре. Полученную смесь разбавляли до 100 мл дистиллированной водой и размешивали. Аликвоту раствора крахмала (5 мл) переносили в мерную колбу объемом 100 мл, которая содержала 50 мл дистиллированной воды. Добавляли 1 мл 1 н. уксусной кислоты и 2 мл 0,2% -ного раствора йода (I_2-KI); колбу заполняли до 100 мл, оставляли на 20 мин, после чего измеряли оптическую плотность на спектрофотометре (ПЭ-5400UF, Эркос, Россия) при длине волны 620 нм. Эксперимент проводили в трехкратной повторности, результаты обрабатывали с использованием программы Microsoft Excel.

2.4.6 Выделение геномной ДНК проса

Выделение ДНК для проведения молекулярно-генетического анализа проводили из 7-дневных бесхлорофильных проростков проса модифицированным методом СТАВ [205]. Для проращивания использовали стерильные чашки Петри, семена помещали термостат, температура 25 °С, без доступа света. В пробирки объемом 2 мл помещали 100-200 мг проростков и добавляли 400 мкл СТАВ 2%-буфера, затем измельчали с помощью палочки-измельчителя. Добавили 10 мкл РНК-азы и инкубировали 60 мин при 65 °С на водяной бане, периодически аккуратно взбалтывали. После добавили 400 мл хлороформ-изоамиловый спирт и центрифугировали 1 мин при максимальной скорости (13000 об/мин). Осторожно пипеткой отобрали верхнюю фазу, перенесли в новую пробирку и добавили 350 мл холодного изопропанола и тщательно перемешали. Центрифугировали 5 мин при максимальной скорости (13 000 об/мин), сливали спирт и ДНК оставили в открытой пробирке для сушки. ДНК растворяли дистиллированной водой, концентрацию определяли на нанодропе (Nano Drop 2 000, Thermo Scientific).

2.4.7 Проведение ПЦР анализа

ПЦР анализ проводили с использованием праймеров 9bF/15delRB, tla/-F1-a/-RB2 и g/aFE-g/aPstI (таблица 2) [206].

Таблица 2 – Молекулярные маркеры для идентификации гена вакци

Праймер	Сиквенс праймеров	Ожидаемый результат, п.н.	Эндонуклеазы рестрикции
9bF	F-CAAGGAAGCATTTAGGCCATCGCT	108/123	-
15delRB	R-TGCTCCTCCAGCCTGCCGACA		
tla/-F1	F-GGTTTGCAGGTACGAGAAGCCTCTGCA	276/245	<i>Pst</i> I
a/-RB2	R-CAGACGATTCGGCGAGCT		
g/aFE	F- GAATGAATGCTCCTGATGCAGGCAGCAC	55/73	<i>Pst</i> I
g/aPstI	R-GCCCGGTGTGCCAGTCGCTG		

Реакционная смесь ПЦР объемом 25 мкл содержала: 12,5 мкл 2X ViRed Taq Master Mix (Vivantis, Малазия), 0,25 мкл MgCl₂, 10 μM 1 мкл каждого праймера (R, F), 100-150 нг ДНК и доводим до 25 мкл ddH₂O. Амплификацию ДНК проводили с помощью амплификатора SimpliAmp™ Thermal Cycler (Thermo Fisher Scientific).

1) Режим амплификация ДНК-маркера 9bF/15delRB:

Начальная денатурация	94 °С – 4 минут	
Денатурация	94 °С – 1 минут	} 35 циклов
Отжиг	59 °С – 1 минут	
Элонгация (синтез)	72 °С – 1 минут	
Финальная элонгация	72 °С – 8 минут	
	4 °С – ∞	

2) Режим амплификация ДНК-маркера tla/-F1-a/-RB2:

Начальная денатурация	94 °С – 4 минут	
Денатурация	94 °С – 1 минут	} 35 циклов
Отжиг	61 °С – 1 минут	
Элонгация (синтез)	72 °С – 1 минут	
Финальная элонгация	72 °С – 8 минут	
	4 °С – ∞	

3) Режим амплификация ДНК-маркера g/aFE-g/aPstI

Начальная денатурация	94 °С – 4 минут	
Денатурация	94 °С – 1 минут	} 35 циклов
Отжиг	64 °С – 1 минут	
Элонгация (синтез)	72 °С – 1 минут	
Финальная элонгация	72 °С – 8 минут	
	4 °С – ∞	

После амплификации продукты ПЦР для определения аллельного полиморфизма вакци гена по вариантам tla/-F1/a/-RB2 и g/aFE/g/aPstI 10 мкл ПЦР пробы обрабатывали 20 ед. эндонуклеазы рестрикции *Pst*I с добавлением 10×Buffer с BSA фирмы Thermo Scientific (США) при 65 °С в течение 3 часов. Продукты ПЦР разделяли электрофорезом в 2%-ных агарозных гелях при

напряжении 120 В в течение 1-1,5 часов. После электрофореза результаты амплификации визуализировали с помощью системы гелевой документации (Viber, 2010). В качестве маркера молекулярной массы использовали "100 bp Ladder" (BioLabs, Англия).

2.4.8. Выделение запасных белков

Для электрофоретического анализа белки выделяли из зерновок проса. Фракционирование белков проводили в ПААГе 12% концентрации модифицированным методом Laemmli [207].

Зерновку размалывали и переносили в пробирку, далее добавляли экстрагирующий раствор 0,26 мкл. Раствор готовился из расчета на 25 образцов: фосфатный буфер, рН 6,9 - 6 мл, 2,25 мл 8,3% ного раствора ДДС Na, β-меркаптоэтанол - 0,28 мл., бромфеноловый синий – на кончике скальпеля, глицерин - 0,7 мл.

Далее образцы ставили на качалку на 2 часа, экстракцию проводили при комнатной температуре. Для остановки действия β-меркаптоэтанола пробы алкилировали и прогревали в течение 2 мин. на кипящей водяной бане. 25-30 мкл белковой пробы с помощью микрошприца переносили в карман гелевой пластины. Поскольку экстракция ведется растворителями, содержащими β-меркаптоэтанол, то все операции проводят под тягой. Белковые экстракты готовят в день нанесения, для повторного использования их следует хранить в замороженном состоянии лишь несколько дней.

Приготовление 12,0 %- ного разделяющего геля:

48% р-р акриламида и бис	10 мл
0,03 М трисHCl (рН 8,9)	5 мл
ПСА 0,1%	10 мл
ДДС Na 0,8%	5 мл
H ₂ O	10 мл
Темед	200 мкл

Гелевый раствор перемешивался и заливался в заранее приготовленные кассеты. После заливки геля поверх него аккуратно наслаивали дистиллированную воду для формирования ровной краевой поверхности геля. После полной полимеризации нижнего, разделяющего геля воду сливали и формировали концентрирующий гель.

Приготовление 3,5 %- ного концентрирующего геля:

48% р-р акриламида и бис	1,2 мл
1 М трис- HCl (рН 6,9)	2 мл
0,1 % ПСА	4 мл
ДДС Na 0,8%	5 мл
H ₂ O	6,8 мл
Темед	0,08 мкл

Составные части раствора перемешивали и заливали поверх разделяющего геля, вставляли гребенку для формирования карманов (при образовании пузырьков воздуха на краях зубчиков их следует удалить).

Осторожно вынимали гребёнку, из заполимеризовавшегося геля, промывали образовавшиеся лунки дистиллированной водой, остатки воды удаляли фильтровальной бумагой. В лунки наносили подготовленные белковые пробы.

Приготовление резервуарных буферов для проведения электрофореза

Верхний буфер

глицин	21,6 г
Трис	4,5 г
ДДС Na	0,45 г
доводим H ₂ O до	1500 мл

Нижний буфер

глицин	2,88 г
Трис	0,6 г
доводим H ₂ O до	1000 мл

Проведение электрофореза. После внесения образцов в лунки камеру заполняли соответствующими электродными буферными растворами, прибор подключали к источнику тока. Сначала сила тока устанавливали на отметке 100 мА. пластину. После того как белки входили в разделяющий гель, силу тока увеличивали до 180-200 мА.

Фиксация и окрашивание гелевых пластин. По окончании электрофореза гелевые пластины помещали в 10%- ную трихлоруксусную кислоту с красителем кумассибриллиантово синий R - 250 на 12-15 ч. Гели отмывали от избытка красителя проточной водой. Спектры фотографировали и анализировали

2.4.9 Методика проведения искусственной гибридизации

Ручная кастрация: при ручной кастрации хорошо развитые молодые соцветия собирали рано утром на второй день после начала цветения. Верхние цветки кастрировали пинцетом в момент раскрытия цветочной чешуи, после удаления недоразвитых, раскрывшихся и распутившихся цветков. Во время кастрации пинцет вводили между цветочными чешуями начавших раскрываться цветков, разжимали и раздвигали цветочные чешуи. Указательным пальцем раскрывали пленку и поочередно выщипывали три тычинки, не повреждая пестик. После удаления пыльников пинцетом снова наблюдали за кастрированным пестиком.

Для скрещивания изоляторы открывали сверху, чтобы опылить семянки. Для учета на изоляторах с родительской морфологией записывали номера. Для этого просто встряхивали цветущие отцовские метелки на кастрированных цветках. Опыленные метелки заворачивали в пергаментную бумагу.

Водно-термическая кастрация: водно-термическая кастрация проводилась путем периодического погружения метелок в воду при температуре 50-60°C на 5 мин.

Для химической кастрации использовали водный раствор 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4 D)-2,5%-ной концентрации.

Опрыскивание метелки проводилось методично на стадии полного смыва [208].

В случае гидротермической и химической кастрации опыление проводили на следующий день после кастрации и после высушивания метелок. В ходе исследований проведена оценка изучаемых сортообразцов проса в соответствии с методическими указаниями ВИР по изучению коллекционных образцов кукурузы, сорго и крупяных культур [209].

Фенологические наблюдения за развитием просо проводили по всем вариантам опытов. Начало наступления фазы отмечали когда в данную фазу вступало 10 %, а полное наступление фазы при вступлении в неё -75 % растений;

Определение элементов структуры и урожайности растений и элементы структуры продуктивности проводились по общепринятым.

Определялись следующие показатели:

- высота растений см;
- длина метелки см;
- количество семян с метелки, шт;
- масса зерна с метелки, г;
- масса 1000 зерен (г).

Степень доминирования признака рассчитывается с по формуле

$$D = (XF - XP_{\min}) / (XP_{\max} - XP_{\min}) \times 100 (\%); \text{ где:}$$

D – степень доминирования, %;

XF – среднее значение признака у гибрида n-го поколения;

XP_{min} – среднее значение признака у родителя с меньшим выражением признака;

XP_{max} – среднее значение признака с большим выражением признака [210].

Математическая обработка данных проведена в программе SNEDECOR, Past, Excel.

3 ОЦЕНКА ИСХОДНЫХ КОЛЛЕКЦИОННЫХ ОБРАЗЦОВ ПРОСА ПО МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМ И ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

3.1 Определение содержания пролина при различных концентрациях солей

Высокая засоленность является серьезной проблемой, с которой сталкиваются растения во всем мире, что приводит к серьезным метаболическим нарушениям, снижающим продуктивность и урожайность сельскохозяйственных культур. Пролин является протеогенной аминокислотой и накапливается как в стрессовых, так и в нестрессовых условиях в виде полезного растворенного вещества в растениях. В растениях пролин синтезируется двумя путями, а именно. глутаматный путь и орнитининовый путь. Глутаматный путь ответственен за значительное накопление пролина во время осмотического стресса. Пролин ключевой детерминант многих белков клеточной стенки, который играет важную роль в развитии растений. Известно, что в условиях стресса многие виды растений накапливают свободный пролин в качестве адаптивной реакции на неблагоприятные условия. Хотя четкая взаимосвязь между накоплением пролина и адаптацией к стрессу подвергается сомнению некоторыми авторами, обычно считается, что увеличение содержания пролина после стрессового повреждения полезно для растительной клетки [211].

Под воздействием абиотического стресса растения испытывают задержку роста или замедление роста. Однако экзогенное применение пролина обеспечивало осмозащиту, а также усиливало рост растений, подвергшихся солевому стрессу [212]. Однако, у таких растений как, например *Avena nuda* L, низкая положительная температура способствовала накоплению пролина [213]. При изучении адаптации земляники к холодовому стрессу также наблюдается увеличение пролина [214]. Холодостойкие образцы риса содержали меньшее количество пролина, чем у неустойчивых. [215]. Наблюдается аккумуляция пролина при засолении пролина как совместимого осмолита при засолении [216].

Хотя накопление пролина в репродуктивных органах в процессе развития неоднократно сообщалось и, по-видимому, является широко распространенным явлением среди растений, его функциональное значение все еще остается предметом дискуссий. Очевидной функцией пролина в процессе развития может быть защита развивающихся клеток от осмотических повреждений. Подобно осмотическому стрессу, вызванному факторами окружающей среды, процесс высыхания, который спонтанно происходит в репродуктивных тканях, может серьезно повредить растительную клетку, и ему, вероятно, будет противодействовать накопление пролина. Проведены исследования по влиянию хлоридного засоления и низкой положительной температуры на содержание пролина в проростках проса. (рисунок 7).

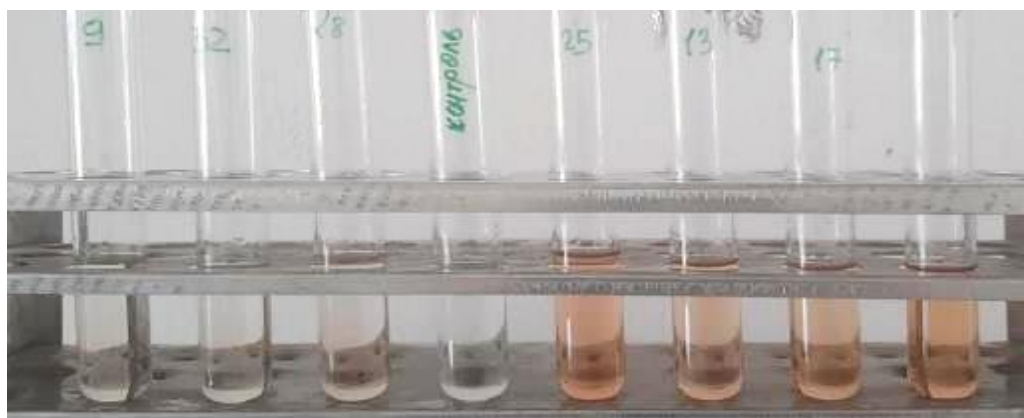


Рисунок 7 – Реакция пролина с нингидрином в экстрактах проса

Концентрация пролина при хлоридном засолении вызывает резкое увеличение концентрации пролина во всех исследуемых образцах (рисунок 8).

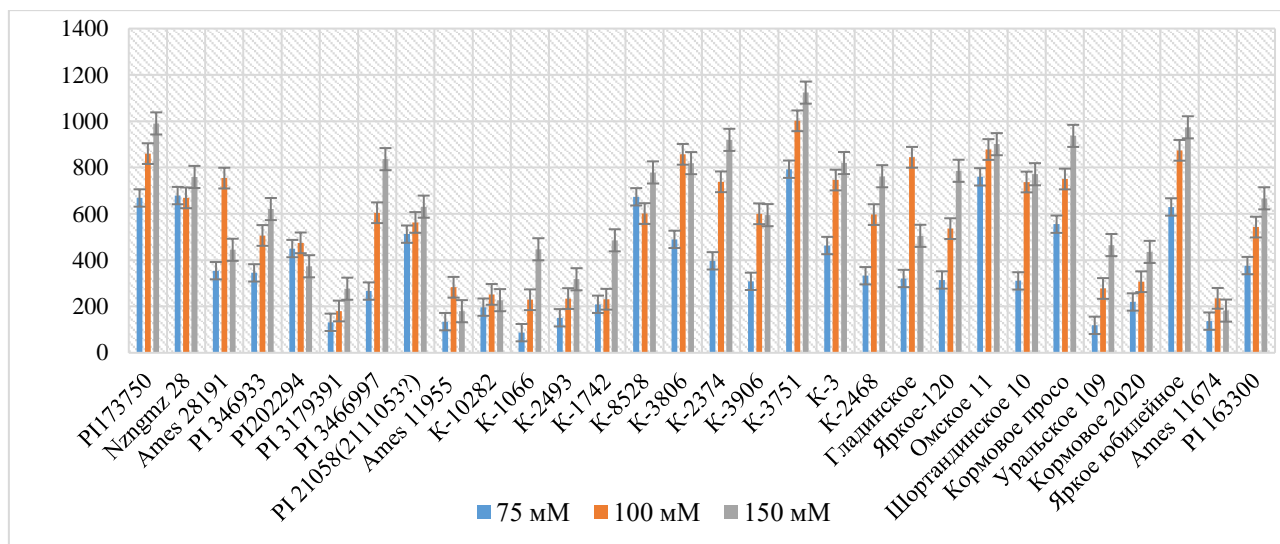


Рисунок 8 – Содержание свободного пролина в зависимости от хлоридного засоления

По результатам определения получены данные, которые свидетельствуют о повышении свободного пролина с повышением концентрации солей.

Если при концентрации 75 мМ увеличение содержания свободного пролина варьировало примерно от 135 до 759% по отношению к контролю, тогда как при 100 мМ концентрации намечается резкое повышение от 174 до 877%, при 150 мМ от 179 до 1123% по отношению к контролю в проростках. Чем выше концентрация хлоридного засоления, тем выше содержание пролина в проростках проса, В образцах: PI173750, PI 163300, Nzngmz 28, K-3806, K-2374, K-3751, K-2468, Гладинское, Омское 11, Шортандинское 10, Кормовое просо, Яркое-120 и Яркое юбилейное в условиях хлоридного засоление содержание свободного пролина достигает почти от 7 до 10 кратного увеличения по сравнению с контролем. Быстрое увеличение содержания пролина в проростках, вероятно, связано с наиболее успешной адаптацией растений к засолению. В большинстве исследований явление

накопления пролина связывают со стрессоустойчивостью. Многие исследователи считают, что пролин накапливается в результате стресса и не является маркером устойчивости. [217, 218, 219].

Исследованные генотипы: PI 3179391, Ames 11955, K-10282, K-1066, K-2493, K-1742, Уральское 109, Кормовое 2020 и Ames 11674 количество свободного пролина возросло в 2-3 раза относительно контроля.

Результаты наших исследований показали, что в ответ на низкую положительную температуру (+5°C) происходит снижение концентрации свободного пролина в проростках у всех исследуемых образцов проса по отношению с контролем (рисунок 9).

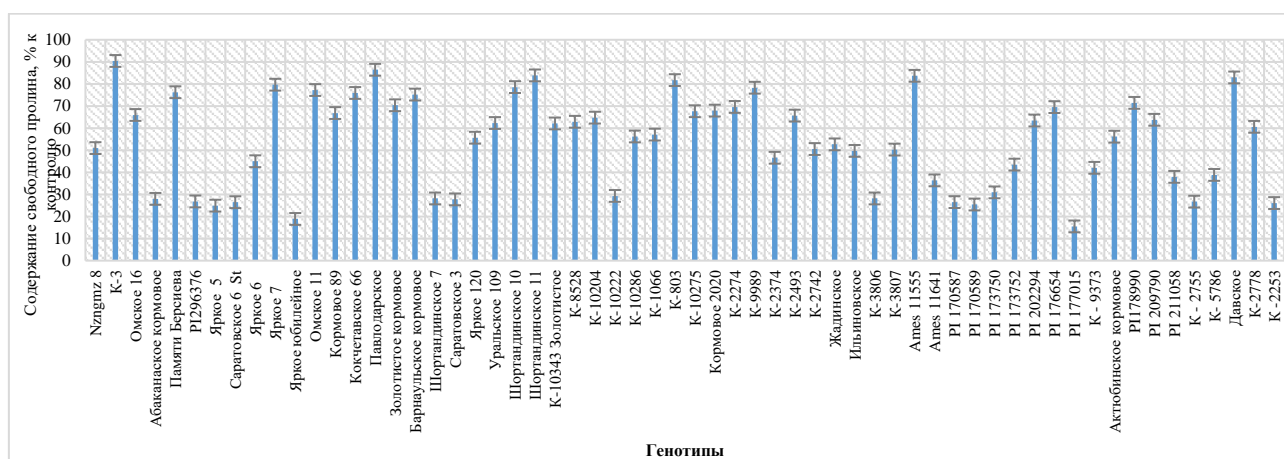


Рисунок 9 – Влияние низкой положительной температуры +5 и на содержание свободного пролина у образцов проса

Большинство образцов: Абаканское кормовое, Яркое 5, Саратовское 6 St, Шортандинское 7, K-10222, K-3806, PI 170587, PI 170589, PI 173750, K - 2755 и K -2253 при холодовом стрессе накапливали пролин в 3-4 раза меньше по сравнению с контролем, снижение колебалась от 70 до 75%. У всех перечисленных генотипов содержание свободного пролина было на уровне стандарт сорта. Из районированных сортов, сорта Омское 11, Кокчетавское 66, Павлодарское, Золотистое кормовое, Барнаульское кормовое, Давское, Шортандинское 10 и Шортандинское 11 проявили самую высокую устойчивость к низкой положительной температуре, у данных образцов отмечено небольшое снижение свободного пролина по отношению к контролю до 20%. Небольшое снижение концентрации пролина также, отмечено у зарубежных генотипов K-3, Ames 11555, K-803 и K-9989 (10, 17, 19, 22 % соответственно). При действии низкой температуры у сортов Яркое юбилейное и PI177015 концентрация пролина снижалась до 85%. У остальных исследуемых образцов в среднем снижение колебалось в пределах 50-60%.

3.2 Оценка коллекции проса по хозяйственно- ценным признакам

3.2.1 Структурный анализ урожая

В эпоху климатических изменений просо является наиболее подходящей культурой, которая хорошо вписывается в нынешний сценарий селекционного процесса по созданию новых сортов и гибридов, адаптированных к конкретным местным почвенно-климатическим условиям.

Для достижения вышеупомянутых целей селекционеры стремятся разработать генетически разнообразные родительские линии, которые позволят получить высокоурожайные гибриды, устойчивые к засухе, высокой температуре, вредителям и болезням.

В селекции проса важно иметь разнообразные исходные виды, обладающие комплексом хозяйственно и биологически ценных признаков. Отбор такого сырья возможен только при регулярном и тщательном изучении коллекций проса, включающих различные морфотипы, в том числе лучшие отечественные и зарубежные сорта [220].

Сбор, оценка, сохранение и использование исходного материала сельскохозяйственных культур один из главных приоритетов сельскохозяйственных исследований [221].

На помощь к фенотипической оценке структурных показателей пришло генотипирование в недавнем прошлом оно стало значительно дешевле и точнее, Однако полное использование геномных ресурсов возможно только при наличии быстрых, точных и экономически эффективных фенотипических данных [222, 223].

Современная селекция направлена на повышение потенциала новых полученных сортов, они должны обладать пластичностью, устойчивостью к отрицательным факторам внешней среды [224].

Ареал произрастания проса отличается по количеству осадков, температурному и световому режиму, типу почв и т.д.

Наличие пластичных сортов проса, выращивание которых позволяет использовать их от пустынь до полярных районов привело к наличию большого разнообразия сортов по хозяйственно-ценным признакам [225].

Для проведения селекционных работ необходимо наличие исходного материала, обладающего генетическим разнообразием [226].

Полученные сорта должны обладать высокими показателями важнейших ценно хозяйственных признаков при их оптимальном сбалансировании.

Для характеристики фенотипирования выделена характеристика на количественных признаков массы 1000 зерен, количество и массу семян с метелки. Эти признаки имеют высокую селекционную значимость, поскольку они отражают генетические, физиологические и экологические вариации, которые превышают морфологию семян [227]. Действительно, морфология семян может влиять на физиологию прорастания, качество питательных веществ и урожайность [228].

Признаки семян играют важную роль в жизненном цикле культур и их адаптивности к окружающей среде и могут быть связаны с признаками взрослых растений, которые являются компонентами потенциала урожайности. [229]. Компоненты урожайности являются ценной целью для

селекционной работы, особенно для малоиспользуемых культур с ограниченной историей генетического улучшения. Нацеленность на эти признаки дает несколько преимуществ, включая тот факт, что они обычно имеют более простую генетическую детерминацию, чем урожайность, их легче измерить, и на них меньше влияет окружающая среда, что приводит к более высокой наследуемости [230].

В результате изменения климата, вызывающего высокую температуру, неустойчивые осадки и экстремальные метеорологические явления. Просо (*Panicum miliaceum L.*) может стать интересной альтернативой, поскольку это относительно нетребовательная культура, очень засухоустойчивая и может использоваться, как и сорго, в севообороте, поддерживая определенное биоразнообразие и способствуя росту доходов фермеров. Более того, просо имеет очень короткий цикл, и может использоваться в качестве промежуточной культуры, когда другие культуры не удались или после их уборки.

Оценка коллекции проса по вегетационному периоду позволяет селекционеру выбрать достаточно много исходного материала для работы в местных условиях, практически все сорта и образцы вызревают в климатических условиях Северного Казахстана, но есть и образцы, в частности полученные из Китая и USDA, которые изучались в течении двух лет не дают урожай в наших условиях.

За три года исследований коллекцию проса разделили на 2 группы, растения отнесли к группе среднеспелых и позднеспелых сортообразцов, (таблица 3).

Таблица 3– Продолжительность вегетационного периода коллекции проса

Средняя продолжительность вегетационного периода	Сорта и образцы коллекции проса
80-88 суток	Омское 11, Саратовское 6, Яркое 5; Яркое 7; Саратовское 3, Яркое 120; Яркое юбилейное; Памяти Берсиева; К-9598 Кормовое 70, К-9719 Местное, К-9705 Кинельское; К-10349 Надёжное; К-35 Местное; Павлодарское; Шортандинское 10; Шортандинское 11, Кормовое 89, Павлодарское 4, Золотистое кормовое, Актюбинское кормовое, Абаканское кормовое, Шортандинское 7, Кокчетавское 66, Барнаульское кормовое, Уральское 109, К-3742, Кормовое 89, Кормовое просо, Кормовое 2020, К-10204, К-10222, К-10286, К-10299, К-1066, К-803, К-2468 К-10275, Кормовое 2020, К-2274, К-9989, К-2374, К-2493, К-2742, К-2778, К-10215
90-103 и более суток	Nzngmz 8, К-8528 Местное; К-8507 Берсиевское 18; К-10343 Золотистое, К-10286 Золотистое, К -1, К-3, PI 346946, PI 436622, PI 436623, PI 223793, Ames 11555, Ames 11641, Ames 11674, Ames 28191, PI 163298, PI 163300, PI 170587, PI 170589, PI 173750, PI 173752, PI 202294, PI 175798, PI 176654, PI 177015 К – 9373, PI 177481, PI178990, PI 209790, PI 211058, PI346942, PI 170604, PI 232929, PI 346933, PI 179391, PI 346937

Количество семян с растений является одним из основных признаков, который необходимо использовать в селекционном процессе при создании нового исходного материала. В среднем за три года изучения данного показателя наиболее продуктивными по количеству семян (682,3 -1184,1 штук в метелке) были у сорта Яркое 6, К-2468, PI 177481 и др., имея значительное превышение над стандарт сортом Саратовское 6 в среднем на 71-572,7 шт. (таблица 4).

Таблица 4 – Элементы продуктивности метелки сортообразцов проса

Наименование сортообразца	Количество семян с метелки, шт			Среднее за три года	Масса семян с метелки, г			Среднее за три года
	2020	2021	2022		2020	2021	2022	
Саратовское 6 st	632,3	589,2	612,2	611,23	2,6	2,9	2,8	2,8
PI 436626	704,5	750,0	713,5	731,7	3,2	3,6	2,6	3,1
Яркое юбилейное	704,5	539,13	624,3	581,72	3,6	3,1	3	3,2
Шортандинское 7	478,9	486,49	605,4	545,94	3,6	3,6	4,3	3,8
Саратовское 3	437,6	432,43	402,5	417,47	3,4	3,2	3,2	3,3
К-10204	586,2	609,21	579,3	594,26	2,24	4,1	3,7	3,3
К-10299	706,6	791,67	702,4	747,03	2,04	3,8	3,6	3,1
К-2468	983,2	1348,31	1020	1184,16	7,2	8,4	6,9	7,5
К-2274	371,5	546,36	516,4	531,38	2,36	3,3	3,8	3,2
К-3806	498,5	665,08	527,7	596,39	3,2	4,19	3,4	3,6
К-3807	682,3	791,67	802,4	797,03	3,6	3,8	3,6	3,7
PI 173752	506,3	444,44	530,9	487,67	3,6	3,2	3,6	3,5
PI 177481	637,8	603,17	689,2	646,19	3,4	3,8	4,4	3,9
PI 209790	443,6	477,61	406,9	442,26	3,58	3,2	2,8	3,2
PI 211058	566,2	542,37	623,5	582,94	2,86	3,2	3,8	3,3
К - 2241	597,4	515,63	681	598,31	3,6	3,3	3,9	3,6
Яркое 6	876,2	917,72	1020,9	969,31	4,8	5,8	5,4	5,3
Среднее	690,8	726,2	726,7	650,9	3,4	3,9	3,8	3,7

Одним из важных технологических признаков сортов проса является крупность зерна. Наиболее крупные семена позволяют заделывать их в почву более глубоко, это послужит гарантией получения всходов даже в весну с недостатком влаги. Крупнозерные сорта наиболее востребованы в кормопроизводстве и семеноводстве [231].

Более крупные семена легче обрушиваются, дают больший выход пшена и оказывают влияние на формирование более высокого урожая. Оценка крупности семян была проведена в сравнении количество семян с метелки – крупность семян, так у образцов PI 209790 количество зерен 442,26, при этом масса составляет 3,2 г., такая же ситуация наблюдается у PI 173752 при 487,6

г масса зерна 3,5 г., у Саратовского 3 количество семян 417,4 масса 3,3 в среднем за три года.

Полученные данные дают возможность выделить образцы для проведения селекционных работ по данным признакам.

Одним из важнейших количественных признаков сельскохозяйственных культур является масса 1000 зерен. По данному признаку были выделены сорта и образцы, (таблица 5).

Таблица 5 – Масса 1000 зерен у различных сортообразцов проса

Сортообразец	Годы				Отклонение от стандарта, +/-
	2020	2021	2022	среднее за три года	
Саратовское 6, st	5,2	5,2	4,8	5,1	0
К – 3	6,9	7,8	6,9	7,2	+2,1
Абаканское кормовое	7,5	7,7	7,3	7,5	+2,4
PI296376	7,2	8,2	6,8	7,4	+2,3
Барнаульское кормовое	6,9	7,3	6,9	7,0	+1,9
Шортандинское 7	7,5	7,4	6,7	7,2	+2,1
Саратовское 3	7,8	7,4	7,2	7,5	+2,4
Уральское 109	8,9	6,7	6,4	7,3	+2,2
Шортандинское 10	8,2	6,9	7,0	7,4	+2,3
К-10286	7,2	8,0	6,8	7,4	+2,3
К – 2778	6,9	7,9	6,9	7,2	+2,1
PI 289324	7,2	7,5	6,9	7,2	+2,1
К – 10122	6,9	7,4	7,2	7,2	+2,1
Среднее	7,3	7,3	6,8	7,1	+2,0

В оптимальные по метеорологическим условиям (2020, 2021) годы масса 1000 зерен варьировала от 5,2 до 8,9 г. Образцы превышали стандарт сорт на 1,9-2,4 г. Выделились сорта местной селекции Шортандинское 10, Уральское 109, а также образцы полученные из коллекции ВИР К-10286 и США PI296376

Резкоконтинентальные условия климата Северного Казахстана сильно влияют на изменчивость такого признака как урожайность. [232, 233, 234]

Представленные данные в таблице 6 свидетельствуют о больших возможностях проса формировать высокую урожайность зерна.

Оценка урожайности сортов и образцов проса показала, что значение стандарта Саратовское 6 превысили в большей степени образцы К- 2468 из коллекции ВИР, сорт местной селекции Шортандинское 7, образцы PI 177481, PI 211058. Полученные результаты показали широкий диапазон полученной урожайности в разные годы исследований, это дает возможность выбора лучших из имеющихся образцов для привлечения их в селекционный процесс (таблица 6), (Приложение В).

Таблица 6 – Урожайность выделившихся сортообразцов проса, г/м²

Наименование сортообразца	Урожайность			Среднее за три года	Отклонение от стандарта
	2020	2021	2022		
Саратовское 6, st	418,1	512,3	531,44	487,3	0
Шортандинское 7	743,0	598,3	827,75	723,0	+ 235,8
Давское	839,0	660,6	590,72	696,8	+ 209,5
Яркое 6	720,0	233,1	1069,2	674,1	+186,8
Саратовское 3	592,3	625,3	591,36	603,0	+ 115,7
К-2468	1330,6	986,3	1426,23	1247,7	+ 760,4
К - 2241	665,3	501,5	770,64	645,8	+ 158,5
К-803	611,5	549,6	572,13	577,8	+ 90,5
PI 177481	675,9	651,3	789,36	705,5	+ 218,2
PI 211058	648,6	679,1	798,0	708,6	+ 221,3
Среднее	724,43	599,74	796,68	706,96	219,67
НСР ₀₅	2,34	62,5	5,53		

Все полученные данные имеют количественные расхождения, оценить данные различия можно, используя коэффициент вариации.

При коэффициенте вариации меньше 10 %, вариационная изменчивость считается незначительной, 10-20 % изменчивость средняя, в пределах 20-33 % коэффициент значительный.

Коэффициент вариации должен быть менее 33 %, такую вариацию можно считать количественно однородной (таблица 7) [235]

Таблица 7 – Коэффициент вариации структурных показателей коллекции проса

Показатели	Отклонение			Коэффициент вариации, V%
	минимальное	максимальное	среднее	
Количество семян в главной метелке, шт	215,2	1184,0	460,7	29,5
Масса 1000 зерен, г	4,0	7,3	5,6	15,8
Продуктивная кустистость	1,0	1,6	1,2	5,8
Масса семян с одной метелки, г	1,4	7,5	2,6	24,2
Урожайность, г/м ²	225,3	1247,6	455,5	24,0

Определение коэффициента вариации показало что по всем показателям результаты можно считать количественно однородными, так как вариация по различным структурным показателям находится в пределах 33 %.

Анализ корреляций и регрессионных зависимостей между признаками может быть широко использован в селекции. Для одного и того же признака могут быть получены разные значения корреляции. В связи с этим важно изучать корреляции между различными признаками и выявлять признаки, по которым возможен отбор в гибридных популяциях [236].

Анализ коэффициентов корреляции позволяет выявить диагностические признаки для ранней и трудосберегающей селекции. Коэффициенты корреляции также могут быть использованы для оценки взаимосвязей между параметрами генотипов и фенотипов, изучить влияние факторов внешней среды, а также взаимосвязь родительских форм и их потомства [237].

Разброс коэффициента корреляции (r) колеблется в пределах от $-0,01$ до $1,00$. Положительные значения указывают на совместное увеличение значений, а отрицательные - на противоположную связь [238].

Корреляция, равная $r < 0,3$, средней – при $r=0,3-0,7$, сильной – при $r > 0,7$, считается слабой. Использование коэффициентов корреляции в селекционной работе целесообразно при наличии почти линейной зависимости между признаками и при значительных значениях коэффициента корреляции (табл. 8) [239].

Таблица 8 - Корреляционная связь между урожайностью и хозяйственно-ценными признаками коллекции проса

Признак	2020	2021	2022	Среднее
Количество семян с метелки, шт	0,38	0,27	0,51	0,38
Масса семян с метелки, г	0,75	0,39	0,84	0,66
Масса 1000 зерен, г	0,06	0,05	0,03	0,04
Продуктивная кустистость	0,04	0,01	0,10	0,05
Сохранность растений, %	0,20	0,03	0,14	0,12

Установлена средняя положительная взаимосвязь урожайности проса с количеством зёрен в метелке ($r = 0,38$). Сильная положительная связь урожайности обнаружена с массой семян с метелки ($r = 0,66$). Слабую корреляционную зависимость урожайности от продуктивной кустистости ($r = 0,04 \dots 0,10$), массы 1000 зерен ($r = 0,03 \dots 0,06$) и сохранности растений ($r = 0,03 \dots 0,20$). Таким образом, на формирование урожайности зерна оказали влияние количество зёрен и масса семян с метелки.

3.3 Динамика нарастания площади листовой поверхности

Листья играют важную роль в жизни растений. Они выполняют такие важные функции, как фотосинтез и транспирация. [240].

Большинство исследователей установили прямую зависимость урожайности зерна хлебных злаков и ассимилированной площадью листьев растений. [241, 242, 243].

Повышение площади листьев зерновых до 20-30 тыс. кв. м на гектар увеличивает урожайность почти пропорционально. Увеличение площади листьев сверх этого, как правило, менее эффективно. Поэтому для получения высоких урожаев целесообразно как можно быстрее увеличить площадь листьев до 30-35 тыс. кв. м на гектар и поддерживать ее практически до конца вегетационного периода [244].

Поскольку работа листового аппарата в основном зависит от периода вегетации растения, то при благоприятных условиях выращивания наиболее продуктивными в принципе являются позднеспелые сорта, которые могут созревать на определенной площади. [245]. Однако в условиях Северного Казахстана, характеризующихся ранней летней засухой и ранними осенними заморозками, преимущество отдается ранним и среднеспелым сортам зерновых культур.

Роль отдельных органов растений в формировании урожая изучено в основном у зерновых культур. По просу такие данные практически отсутствуют. Мнения исследователей о процентном участии листьев в формировании урожая довольно противоречивы, но в разделе по ярусам существует единое мнение о главной роли верхних листьев в питании колоса [246, 247].

Хорошо известно, что виды растений с типом фотосинтеза C4 легче переносят неблагоприятные последствия высокой температуры, нехватки воды и солености, кроме того, такие культуры обладают потенциалом для повышения продуктивности в полузасушливых и аридных регионах. Просо особенно набирает популярность благодаря своей высокой устойчивости к последствиям изменения климата.

Как отмечают многие исследователи, развитие листьев и интенсивность их фотосинтетической деятельности зависят от сортовых особенностей и условий произрастания, причем в засушливых регионах наибольшее значение имеет влагообеспеченность растений [248].

Важную роль в решении задач повышения продуктивности играет управление фотосинтетической деятельностью растений. Фотосинтез является одним из важных процессов, и понимание его изменчивости может стать одним из подходов к повышению продуктивности сельскохозяйственных культур. Однако связь между фотосинтезом и общей продуктивностью растительного организма, и даже урожайностью, не является простой; Л.А. Иванов (1941) предложил следующее уравнение, характеризующее связь между накоплением сухого вещества (биологическим урожаем) и интенсивностью фотосинтеза растений. При этом следует учитывать, что фотосинтез происходит только в зеленых клетках, а дыхание - во всех без исключения. Кроме того, время, в течение которого происходит фотосинтез, короче, чем время, в течение которого происходит дыхание. Поэтому для накопления сухого вещества интенсивность фотосинтеза должна быть примерно в 10 раз больше, чем дыхания. Более подробно вопрос о взаимосвязи фотосинтеза и урожайности растений рассмотрен в работе А.А. Ничипоровича. А. А. Ничипорович предложил, что накопление сухой биомассы за сутки в сумме за вегетационный период дает биологическую урожайность [249].

Измеряя динамику формирования площади листьев, можно сравнивать характеристики культур. Поскольку площадь листовой поверхности является одним из основных условий получения высоких урожаев, мы измерили площадь листьев у образцов *Panicum miliaceum* на наиболее критических

стадиях развития. Для измерения площади листьев мы выделили четыре ключевых этапа развития проса:

- 12-16 июля-конец кущения-выход в трубку;
- 23-29 июля-начало выметывания (колошение);
- 17-23 августа-цветение-молочная спелость;
- 1-5 сентября-полная спелость;

На каждом этапе отбиралось по 10 образцов растений. Растения собирались с участков площадью 1 м². Для определения площади листовой поверхности использовался линейный метод измерения.

Изучение формирования площади листовой поверхности за период исследования показало, что наибольший суточный прирост наблюдался у образцов средней спелости. Показана динамика формирования площади листьев сортообразцов проса по группам спелости, рассчитанная методом линейных измерений. Из рисунка 10 видно, что прирост площади листьев на разных стадиях развития этой культуры различен.

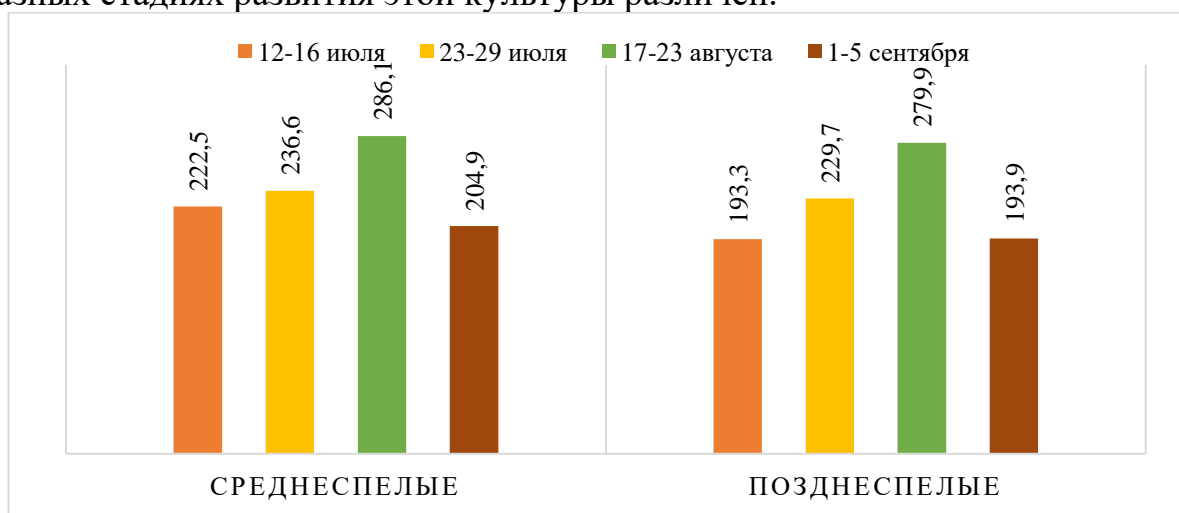


Рисунок 10 – Формирование площади листьев проса в зависимости от вегетационного, см²

У среднеспелых образцов наблюдалось постепенное увеличение (222,5-286,1 см²) от фазы кущения до фазы выметывания. Максимальная площадь листовой поверхности составила 286,1 см², а к полной спелости площадь листьев уменьшилась до 204,9 см². В позднеспелой группе площадь листьев увеличивалась до фазы цветения и молочной спелости, достигнув максимального значения 279,9 см². После этого значение площади листьев уменьшилось и достигло того же значения, что и на стадии кущения.

3.4 Накопление сухого вещества и динамика изменения вегетативной массы растений

В большинстве регионов, где выращиваются кормовые культуры, просо кормового типа обеспечивает наибольшую биомассу по сравнению с другими видами проса.

Химический состав зеленой массы проса содержит в среднем 3,4% протеина, 2,3% белка, 0,7% жира, 6,6% клетчатки, 2% золы и 11% безазотистого экстрактивного вещества. Содержание сахаров в зеленой массе проса колеблется в пределах 3,5-8,5% в зависимости от сорта. По данным Пермского НИИ сельского хозяйства, содержание сахара в просе с одного гектара посева составляет 400-500 кг, переваримого протеина-290-350кг, при соотношении сахара и протеина 1,3-1,6:1,0 [250]. При оптимальном содержании протеина затраты на корма снижаются в 1,5-1,6 раза [251, 252, 253].

Для изучения динамики изменения урожайности проса в различных условиях выращивания и влияния сроков уборки на качество корма были произведены три отбора.

Так по результатам исследований, в фазу выхода в трубку, по урожайности зеленой массы сорта проса распределились в следующем порядке.: К-803, Яркое 6, PI211058– 2948, 2950, 2578 г/м². В фазу выметывания лучшими по продуктивности были: К-803, Яркое 6, Давское – 3005, 3000, 2940, 2560 г/м². По всем трем фазам выделились образцы К-803, Яркое 6, наименьшую массу имел образец Шортандинское 7 1920 г/м² (рисунок 11).

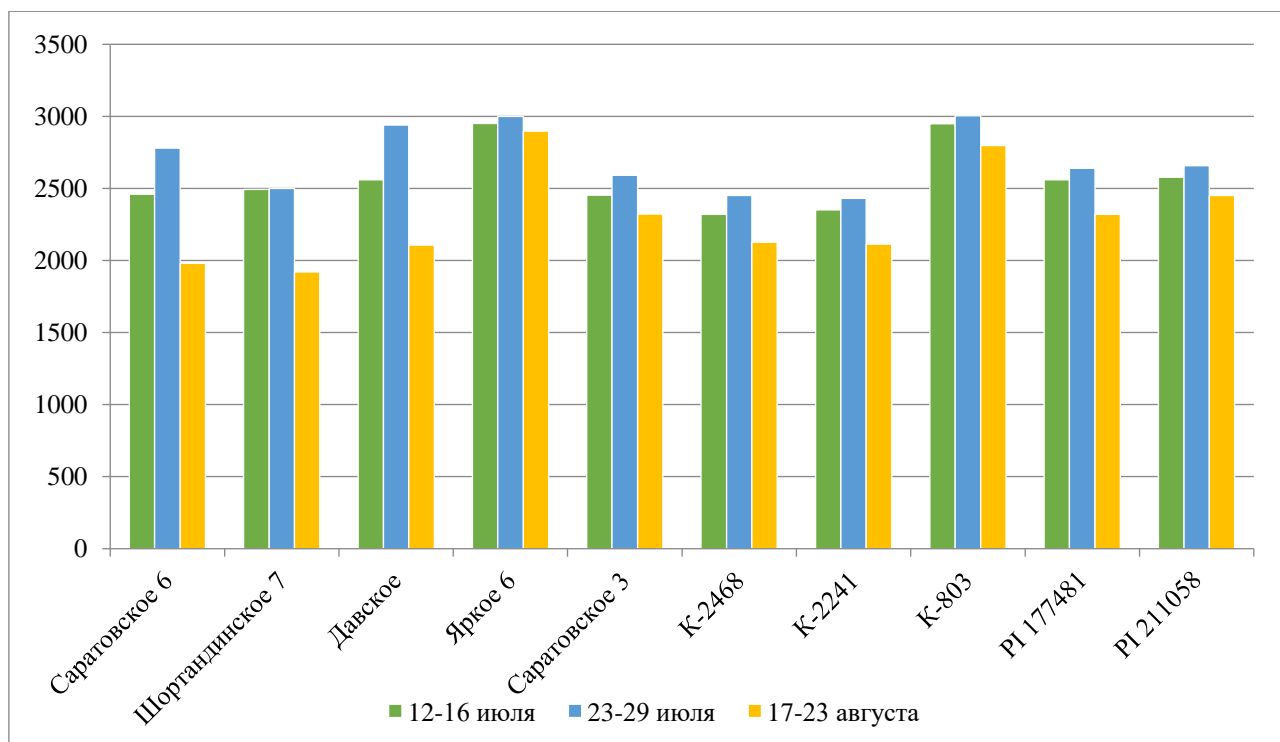


Рисунок 11 - Урожайность зеленой массы сортообразцов проса, г/м²

Накопление сухого вещества растениями и кумулятивная транспирация обычно хорошо коррелируют, поскольку как поглощение CO₂, так и испарение происходят через устьица [254].

При оптимальных температурных и водных условиях для выращивания накопление сухого вещества происходило с увеличением в каждой фазе.

Результаты трехлетнего исследования показали, что выход сухого вещества у образцов проса увеличивался с каждой следующей фазой. Так

выход сухого вещества в фазу выхода в трубку варьировал от 18,4% до 32,8%. В фазу выметывания наибольший выход сухого вещества был у образца К - 803 - 37,6%, Яркое 6, Р1177481 – 35,8%. В фазу цветения выход сухого вещества увеличился вдвое в сравнении с фазой выхода в трубку. Наивысший процент выхода сухого вещества был у Р1177481 – 61,2%. По сортообразцам К-2468, Р1211058, К-2468 также установлен высокий процент (51,2%) (рисунок 12).

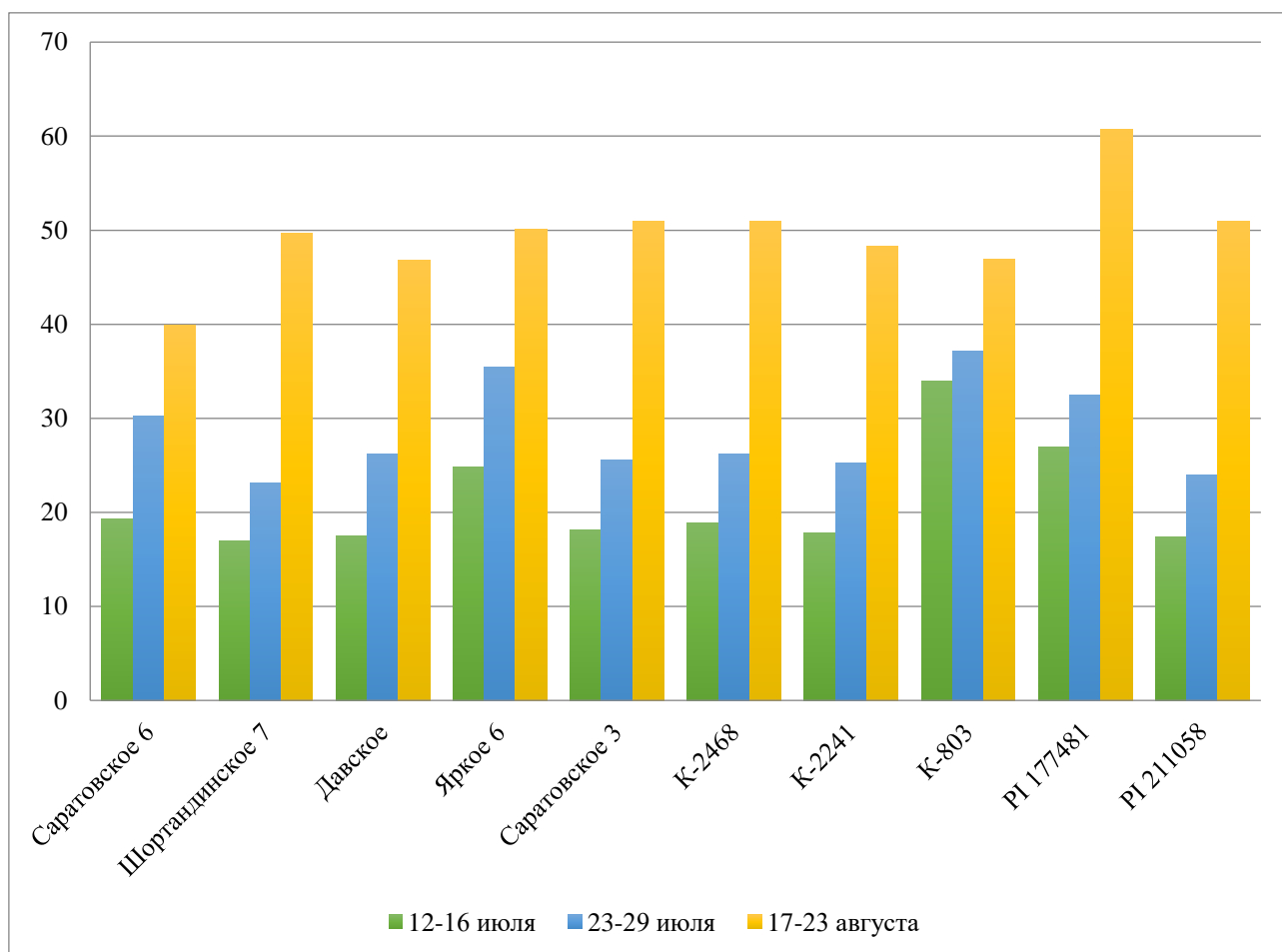


Рисунок 12 – Выход сухого вещества сортообразцов проса, г

В фазу выметывания наибольшая сухая масса по метелкам был у образца Р1177481 – 60 г., стеблям у К-2468 - 82 г., по листьям выделились Давское - 54 г., Саратовское 6 и Саратовское 3 – 52 г. Наименьший сухой вес стеблей был у проса К-803, Давское, Яркое 6 -54 и 52 г. соответственно, метелок у сортообразцов Р1211058 и Яркое 6 - 36 г., листьев у образца Р1177481 - 34 г (рисунок 13).

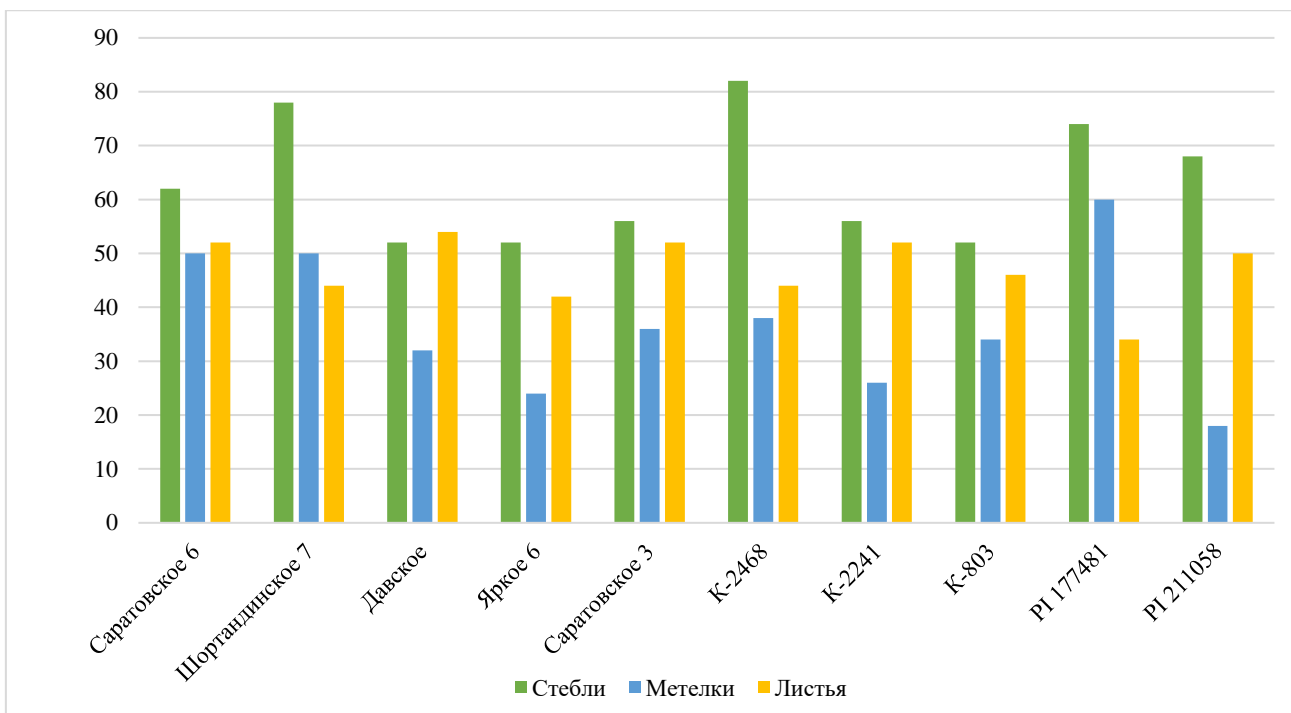


Рисунок 13 – Сухая масса образцов проса в фазу выметывания, г

Таким образом, после высушивания 500,0г растительных образцов фракционный состав растений (листья, метелки и стебли) выявил существенные различия и закономерности у испытываемых сортообразцов.

В фазу цветения наблюдается формирование сухой массы метелок, так у образцов Яркое 6, Шортандинское 7 показатели находятся на уровне 130, 108г. Самые низкие показатели по образованию сухого вещества у листьев от 30 до 50 г, у сортообразца PI177481 сухое вещество стеблей превышает метелку как самого сортообразца, так и остальные образцы

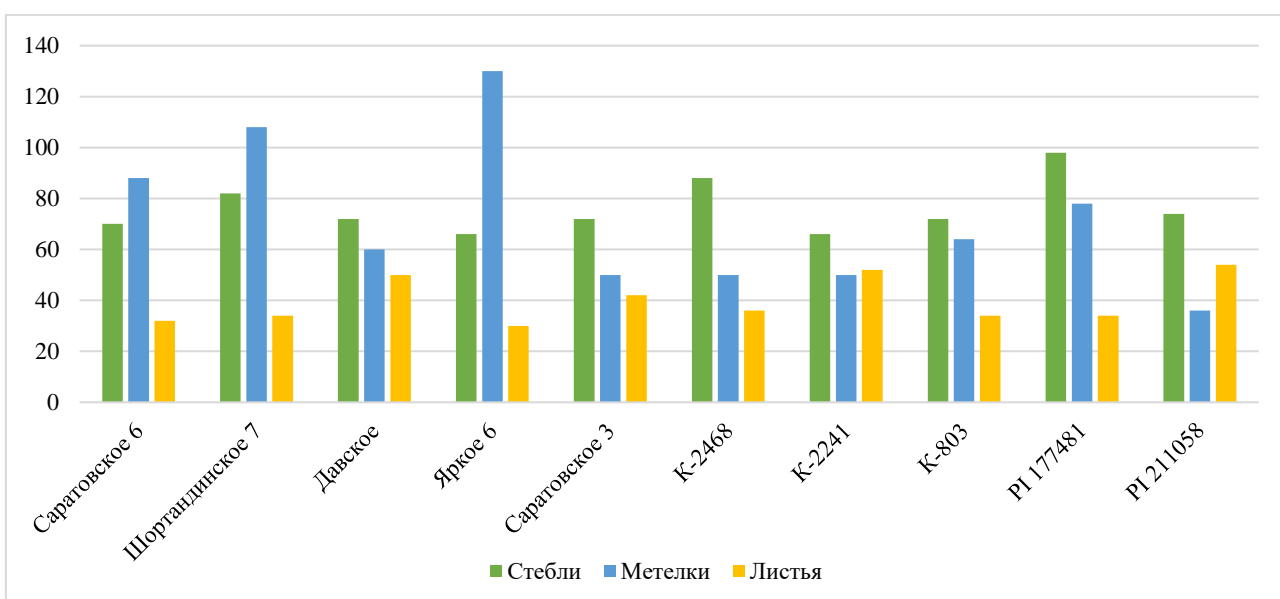


Рисунок 14 – Накопление сухого вещества в фазу цветения, г

Данные трехлетнего исследования фракционного состава на стадии восковой спелости, наибольший сухой вес был обнаружен в стеблях у образца К-2468 - 194 г., метелок у сортообразцов Шортандинское 7, Давское и Р1177481 составил - 162 г., листьев у проса Давское - 64 г. Наименьший сухой вес по стеблям получен у образца Яркое 6 - 80 г., по метелкам у Р1211058 - 96г., по листьям у Р1177481 - 28 г., (рисунок 15).

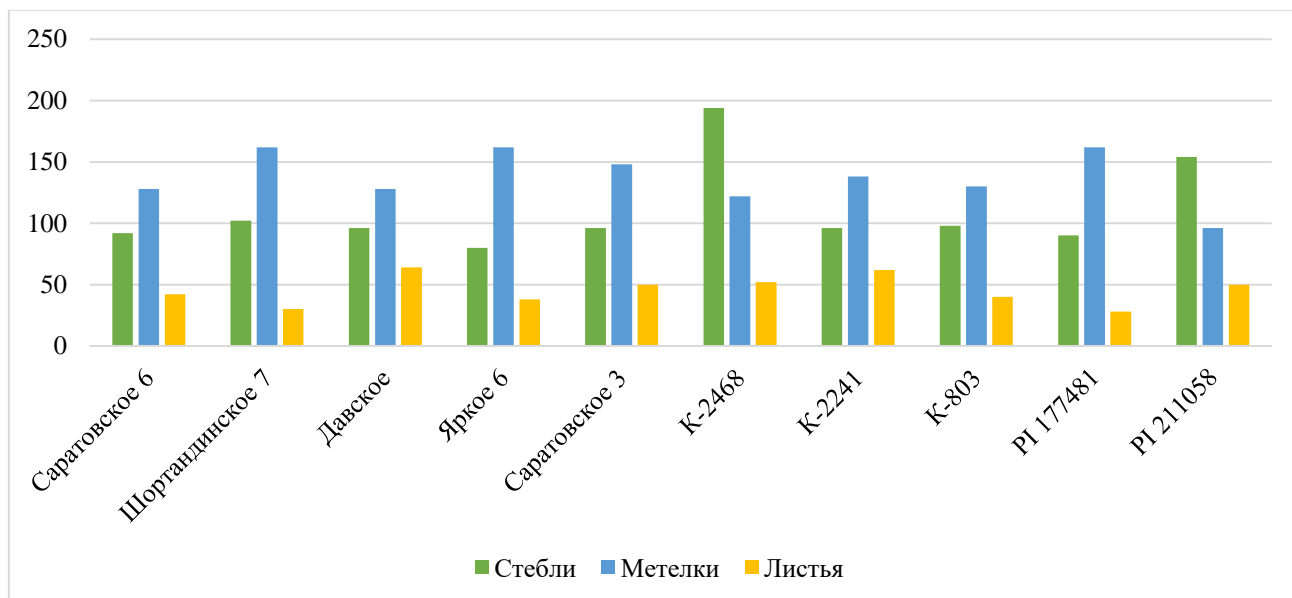


Рисунок 15 – Сухая масса образцов проса на стадии восковой спелости

Таким образом, трехлетние наблюдения показали, что от стадии прорастания до стадии восковой спелости сухое вещество увеличивалось с разной скоростью. Наибольшее увеличение удельного веса метелки (соцветия) было связано с формированием и наполнением ядра. Увеличение сухой массы листьев было незначительным. По мере созревания растений процентное содержание сухого вещества в них увеличивалось.

4 БИОХИМИЧЕСКИЙ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОРТООБРАЗЦОВ И ГИБРИДОВ ПРОСА

4.1 Биохимический анализ содержания амилозы в зерне проса

Крахмал является наиболее важным компонентом зерен проса. По содержанию амилозы просо можно разделить на восковидные и невосковидные сорта [255]. Крахмалы с разным содержанием амилозы обладают разными физико-химическими свойствами.

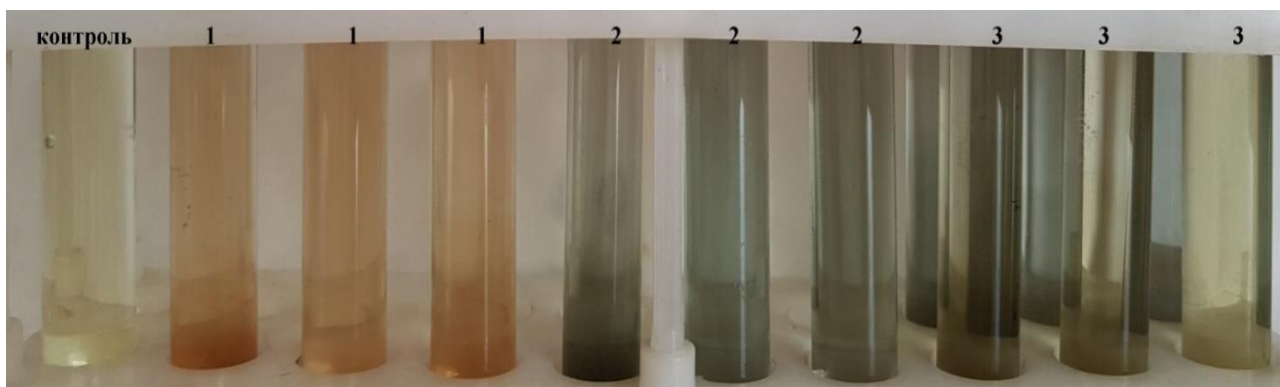
Зерно восковидного и невосковидного проса имеют значительные различия [256]. Крахмальные гранулы в просе с различным содержанием амилозы также имеют различные физико-химические свойства [257]. Зерна глютинозного и амилозного проса показаны на рисунке 16.



Рисунок 16 – Качественные свойства зерна проса

Зерновые, такие как рис и просо, в основном потребляются в виде вареных зерен. Во время приготовления гранулы крахмала в зернах злаков желатинируются, поскольку они поглощают воду [258]. Влияние варки на зерновые злаки [259], включая характеристики вареных зерен, такие как текстура и свойства пищеварения, является ключевым фактором, влияющим на решения потребителей о покупке. Предыдущие исследования показывают, что на приготовление риса влияют многие факторы, включая температуру и время, содержание воды, пар высокого давления и содержание амилозы [260].

Коллекция проса была проанализирована по содержанию амилозы в зерне с помощью раствора 2% йодистого калия (рисунок 17).



1- глютинозные образцы; 2- низкоамилозные образцы; 3- высокоамилозные образцы

Рисунок 17 – Анализ содержания амилозы в зерне с помощью йодной реакции

По данным генетиков доминантные гены Wx подавляют синтез амилопектина на этапе формирования эндосперма, а рецессивные аллели гена участвуют не только в синтезе амилопектина.

Эндосперм низкоамилозного типа с рецессивным геном Wx окрашен в коричневый цвет, а эндосперм амилозного типа с доминантным геном Wx - в синий. В ходе эксперимента содержание амилозы в коллекции варьировало от 5,0 до 34,9%. Сорты, районированные и допущенные к использованию в Республике Казахстан имели содержание амилозы от 14,6 до 34,9 %, данные образцы относятся к группе средне- и высокоамилозным. По результатам биохимического анализа можно сделать заключение что образцы отечественного использования не имеют низкоамилозных сортов.

Низкое содержание амилозы от 5,5 до 5,9 % было идентифицировано у образцов PI 436626, PI 436625 и MazhaYan, данные образцы получены из коллекции Китая.

Ранжирование коллекции проса по содержанию амилозы было выполнено в виде кластера (рисунок 18).

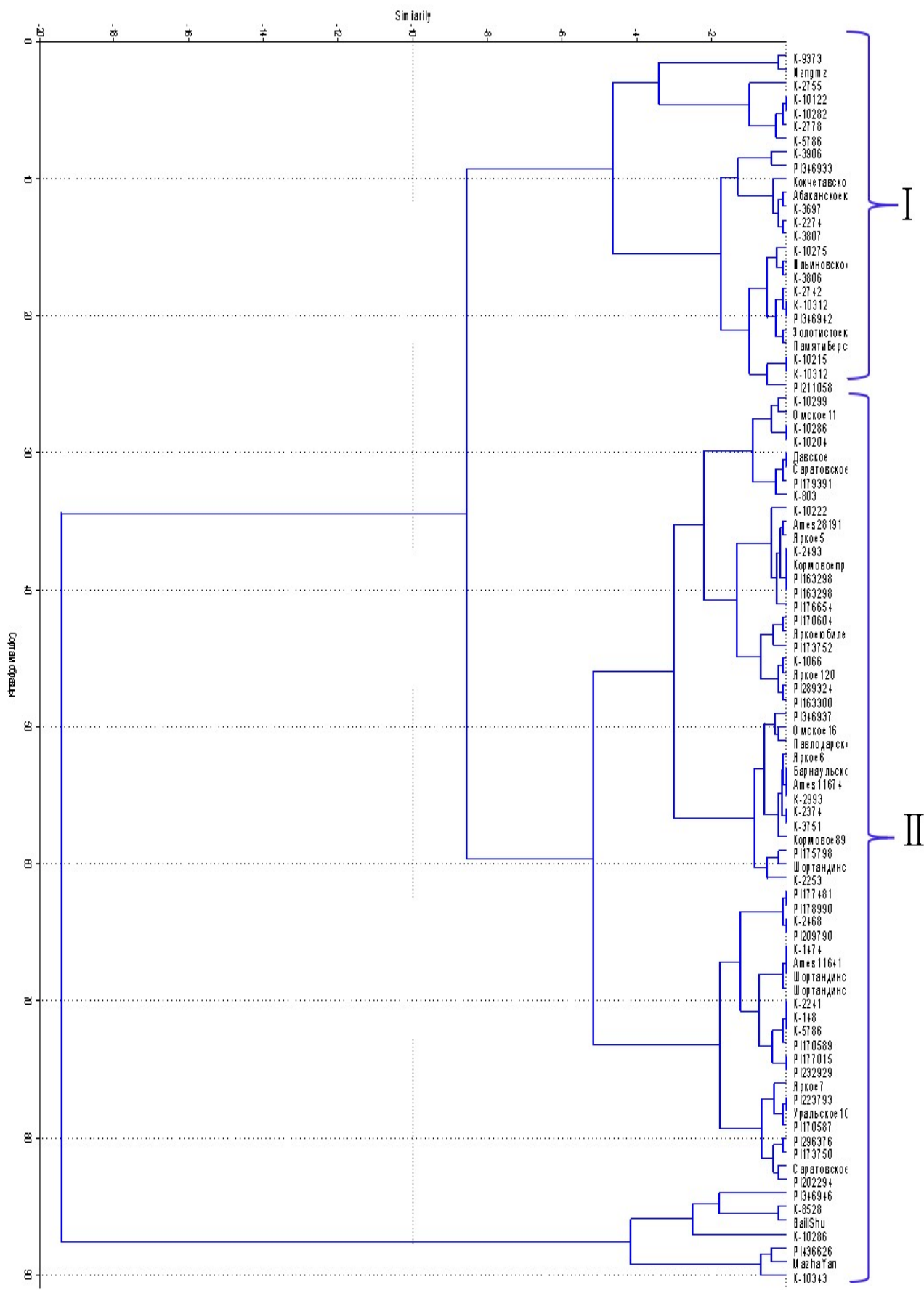


Рисунок 18 – Кластерный анализ содержания амилозы в коллекции проса

Результаты анализа содержания амилозы в зерне были математически обработаны с помощью кластерного анализа. Данные полученного кластера показали что по содержанию амилозы сортообразцы делятся на 2 кластера. В первом кластере выделилась группа из пяти сортов, содержание амилозы которых находится на уровне 5,9 %, выделившиеся сорта являются ценным исходным материалом для проведения гибридизации.

Данные литературных источников показывают, что содержание амилозы в восковидном зерне может достигать 6%. На основании этого, полученные образцы были отнесены к низкоамилозной группе [261].

Стандартами глютинозных форм по мировым исследованиям являются образцы из китайской коллекции PI 346946, PI 436622, PI 436623, PI 436624, PI 436625 и PI 436626. Наиболее высокие показатели амилозы были отмечены у образцов Афганского происхождения (24-30 %) (Рисунок 19), (Приложение Г).

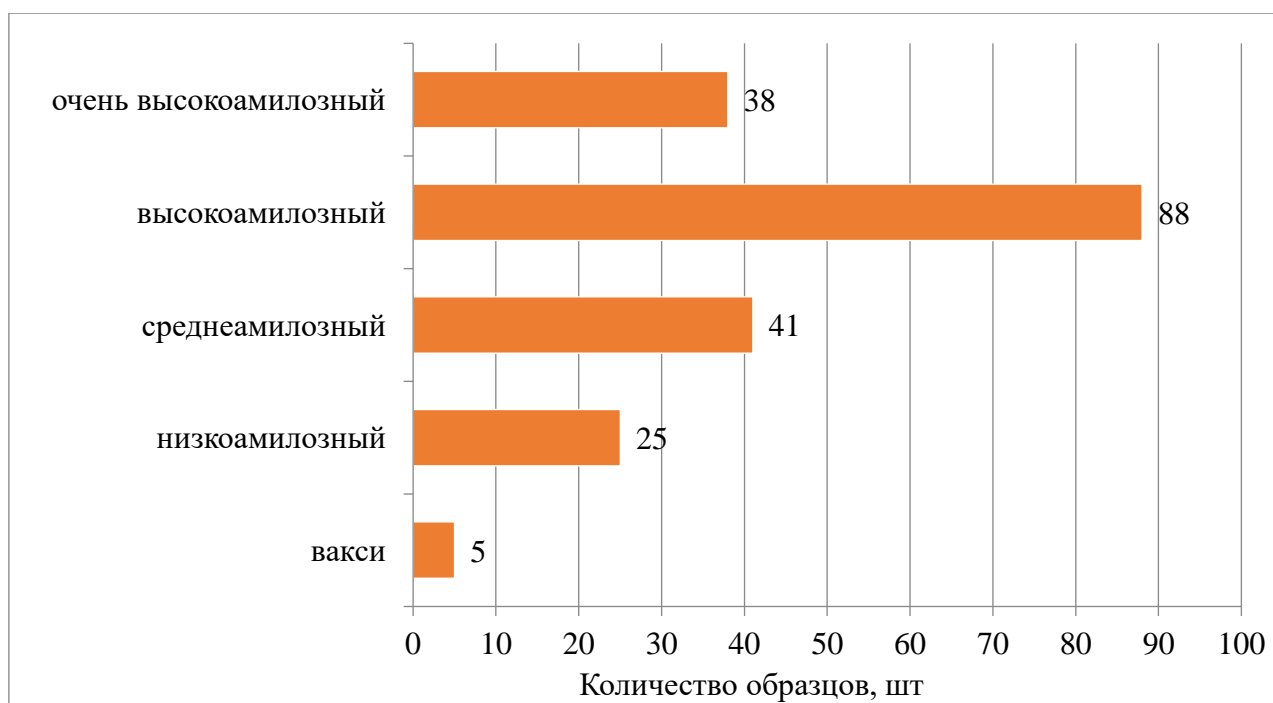


Рисунок 19 – Содержание амилозы в зерне проса

Условная классификация анализируемых образцов позволила разделить коллекцию проса на 5 групп: 1 группа – очень высокоамилозные - 38 образцов, 2 группа – высокоамилозные – 88 образцов, 3 группа – среднеамилозные - 41 образец, 4 группа – низкоамилозные - 25 образцов и 5 группа – всего 5 образцов – это очень низкоамилозные или амилопектиновая группа [262].

Данная классификация позволяет нам заранее отобрать наиболее ценные образцы, которые необходимо использовать для проведения скрещиваний с целью получения местного исходного материала с геном «восковидности».

Мировые стандарты глютинозных образцов PI 436626, PI 436625 и MaZhaYan будут использованы для получения новых гибридов с искомым

признаком [263]. Данные образцы послужат созданию образцов с низким содержанием амилозы, а также способствуют улучшению хозяйственно-ценных признаков проса.

4.2 Паспортизация коллекции проса по запасным белковым маркерам

Проламины у злаков и глобулины у двудольных занимают особое место среди белковых маркеров растений при определении запасных белков семян. Они отличаются высоким полиморфизмом, но при этом имеют хорошо выраженные монотипические компоненты, которые полезны для филогенетического анализа.

Электрофоретический анализ запасных белков является одним из полезных и доступных методов сортовой идентификации и оценки качества семян проса. К запасным белкам относятся: - глютелин (55-70%), растворимый в щелочной среде; проламин (5,5-12,5%), растворимый в спирте; альбумин, растворимый в воде; глобулин (9,3-14,6%), растворимый в слабых растворах нейтральной соли [264, 265, 266].

Изучение запасных белков проса позволит разработать методы идентификации генотипов и связать изменчивость состава этих белков с морфофизиологическими параметрами, определяющими продуктивность растения. Данные по использованию белковых и ДНК-локусов в качестве генетических маркеров важных признаков крайне скудны. Информация о биохимических характеристиках белковых комплексов и использование современных методов идентификации гибридов должны целенаправленно использоваться при разработке новых методов селекции [267]. Изучение только одной фракции проламина ограничивает представление об изменчивости других белковых фракций. Исходя из этого, был проведен электрофоретический анализ белков альбумина, глобулина и проламинового резерва.

Идентификация и композиционная регистрация сортообразцов проса по спектрам запасных белков зерен проводилась на исходном семенном материале. Анализировались единичные ядра растений. Оптимизация экстракции резервных белков семян проводилась с использованием следующих вариантов растворов (рисунок 20):

- 1) использование этанола;
- 2) Трис HCl буфере (pH 6,9);
- 3) фосфатный буфер (pH 6,9).

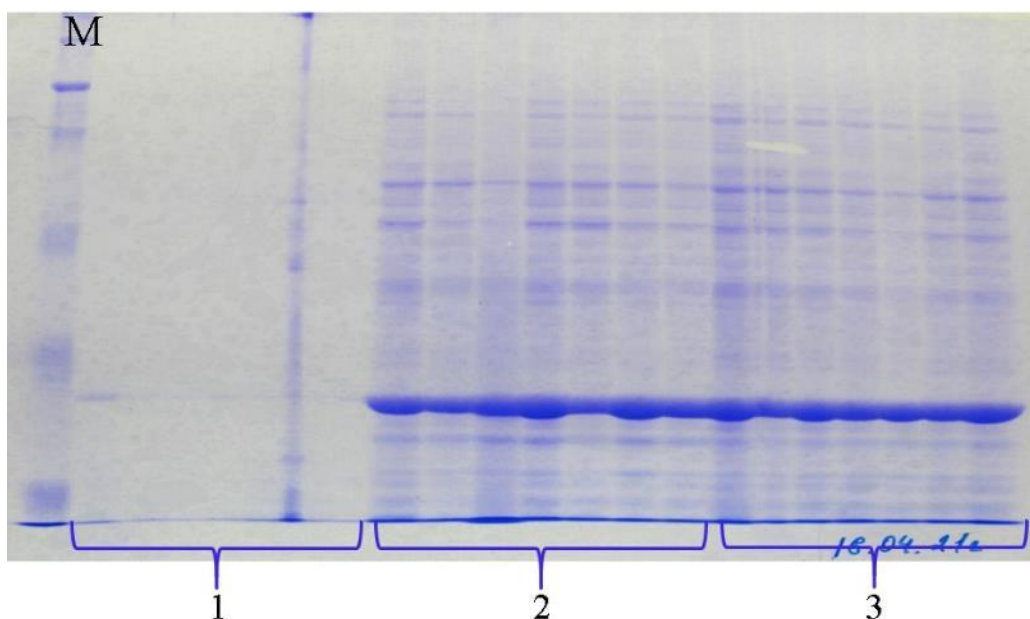
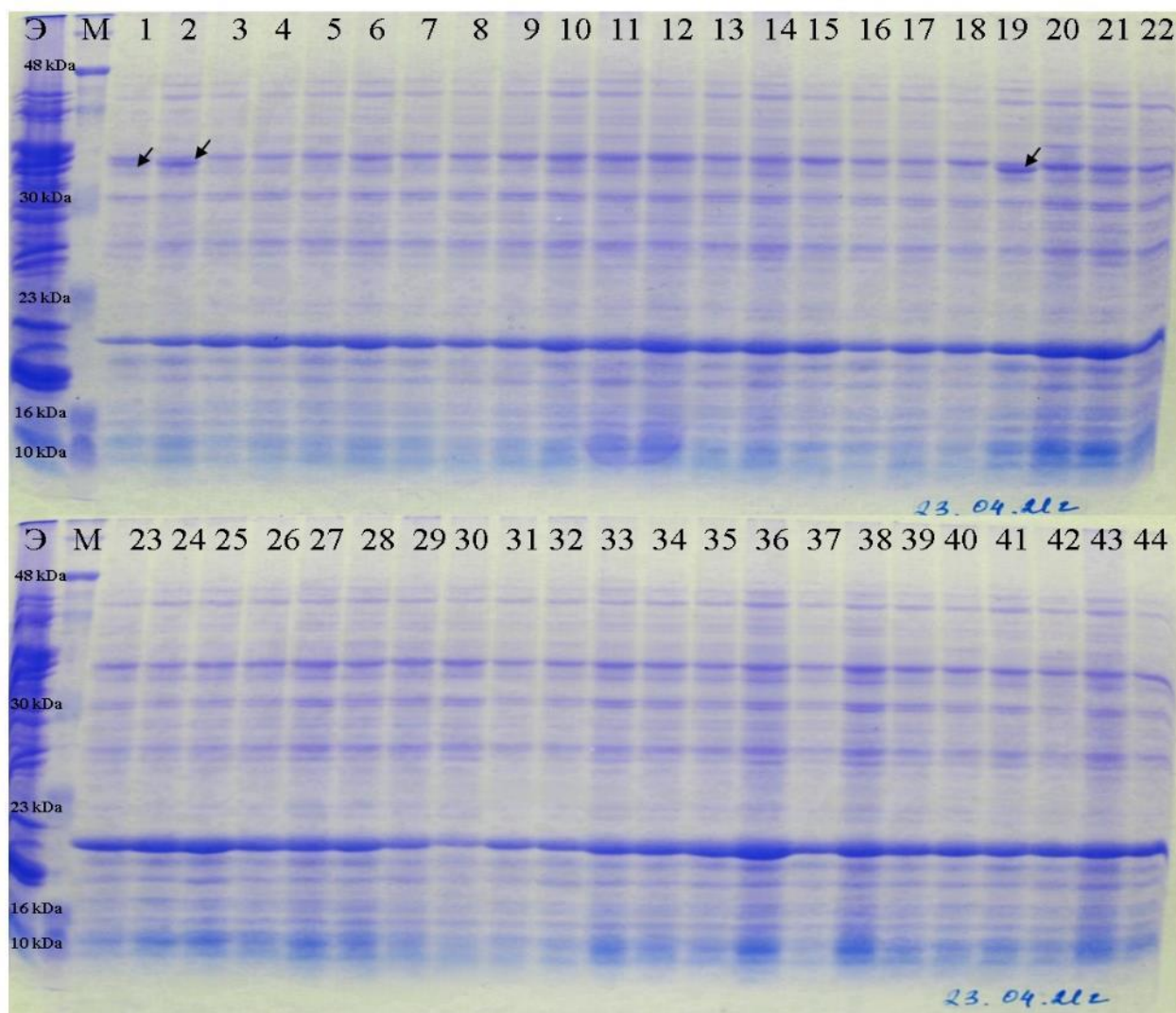


Рисунок 20 – Оптимизация способов выделения белка: 1-этанол; 2-Трис HCl; 3-фосфатный буфер

Экстрагирование запасных белков семян с использованием этанола оказалось не эффективным. Проведенная нами оптимизация выделения белка проса выявила, что наиболее подходящим способом является использование фосфатного буфера и Трис HCl в кислой среде pH 6,9, которые дали идентичные результаты. В дальнейших исследованиях использовался фосфатный буфер. После модификации экстракции белка проводили идентификацию белковых фракции с целью определения сходства и различия глютинозных и амилозных образцов проса в 12%- ном ПААГ. Для идентификации полиморфизма запасных белков семян использовали коллекцию проса (рисунок 21).



Э-маркер (эспарцет); М- маркер (6,5-200 kDa, AppliChem); 1-Ма Zha Yan; 2-PI 346946; 3-Яркое 7; 4-Яркое 6; 5-Яркое 5; 6-К-3906; 7-Шортандинское 7; 8-Шортандинское 10; 9-Шортандинское 11; 10-Памяти Берсиева; 11-Саратовское 3; 12-Омское 11; 13-Павлодарское; 14-Омское 16; 15-Уральское 109; 16-Золотистое кормовое; 17-Барнаульское кормовое; 18-Кормовое просо; 19-PI 463266; 20-Кормовое 2020; 21-Кормовое 2599; 22-Кормовое 2528; 23-PI 367684; 24-PI 179389; 25-PI 463247; 26-PI 463250; 27-Абаканское кормовое; 28-PI 507933; 29-PI 531404; 30-PI 531413; 31-К-148; 32-PI 531423; 33-PI 531427; 34-PI 649374; 35-К-9736; 36-PI 654403; 37-К-9681; 38-К-10112; 39-К-10223; 40-К-10222; 41-К-10286; 42-К 10299; 43-К-5786; 44-К-2377.

Рисунок 21 – Электрофоретический спектр запасных белков коллекции проса

Стандарт маркером для регистрации позиций белковых компонентов служил эспарцет (*Onobrychis*), который имеет полностью расшифрованный спектр запасных белков. Данные электрофореза в фосфатном буфере показали, что электрофоретический спектр общего белка представлен рядом компонентов различной интенсивности с молекулярными массами от 10 до 48 кДа. Учитывая низкое фенотипическое разнообразие и слабую интенсивность компонентов, следует отметить, что спектральные позиции белков образцов амилозы были идентичны. Глютинозные образцы отличались от амилозных образцов присутствием компонента с молекулярной массой около 36 кДа, специфичные только для вакци генотипов: Ма Zha Yan, PI 346946 и PI 463266.

В связи с этим был использован модифицированный метод выделения запасных белков из семян проса. Компонентный состав электрофоретических

спектров резервных белков позволил выделить и идентифицировать глютинозные образцы проса для получения нового исходного материала и определения их генетического родства.

4.3 Идентификация *waxy* гена у сортов и образцов проса

Просо содержит в своем зерне до 80 % крахмала. Крахмальное зерно состоит из амилозы и амилопектина. Ключевым ферментом в синтезе амилозы является гранул-связанная синтеза крахмала (GBSSI), также известная как белок *Waxy* [268]. Fukunaga et al. (2002) в своих исследованиях показал наличие двух локусов гена GBSSI (*granule-bound starch syntase*) у проса *P. miliaceum*, который условно обозначил «S» короткий и «L» длинный гены [269,270]. Содержание амилозы у восковидного эндосперма проса составляет до 3,5% и контролируется рецессивными аллелями *wx-1/wx-2*, а у невосковидного эндосперма доминантными аллелями *Wx-1* и *Wx-2*.

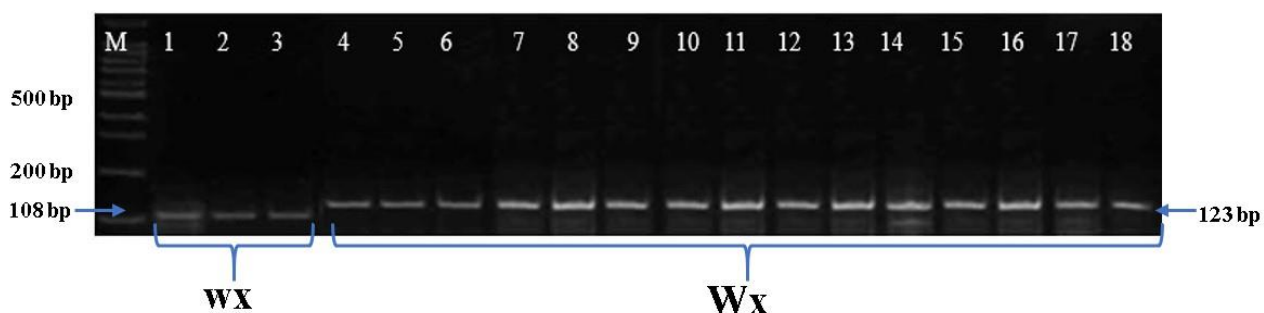
Для ПЦР анализа были взяты районированные сорта, а также сорта проса включенные в государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию на территории Республики Казахстан. Для сравнения были взяты образцы глютинозных стандартов PI346946 из коллекции USDA и MaZhaYan из коллекции Китая.

Для выделения ДНК использовали семидневные безхлорофильные проростки проса. ДНК выделяли методом СТАВ. Концентрацию полученного ДНК определяли на приборе NanoDrop. Далее проводили электрофорез ДНК с помощью 1,5 % агарозного геля. Визуализация данного геля позволила получить нам результаты, подтверждающие ранее проведенные исследования.

Длинный «L» локус гена GBSSI, контролирующий синтез крахмала у проса, охватывает 3,6 кб и содержит 14 экзонов [271].

Все восковидные сорта в типе «S» локуса гена GBSSI имеют делецию 15 пар оснований и замену гуанина (G) на аденин (A) в экзоне 7, что приводит к замене аминокислоты или вставке A в экзоне 9 в результате который происходит сдвиг рамки трансляции аминокислот в типе L [148].

Праймер 9bF/15delRB охватывает участок S гена между 9 интроном и 10 экзоном. Результаты ПЦР анализа аллельного состояния гена *waxy* с использованием маркера 9bF/15delRB показали, что все сорта, допущенные к использованию на территории РК, являются амилозными. Полученная электрофореграмма по маркеру 9bF/15delRB показана на рисунке 22.



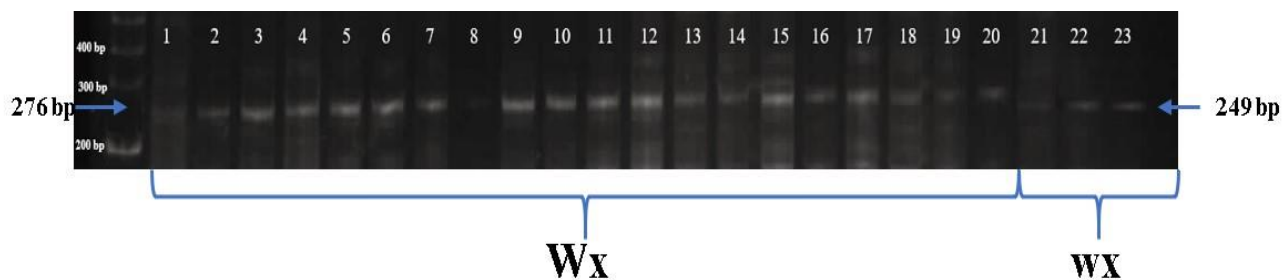
М- маркер (100 bp), 1 - MaZha Yan; 2 - PI346946; 3-PI436626; 4-Яркое 6; 5-Шортандинское 7; 6-Шортандинское 10; Шортандинское 11; 8-Памяти Берсиева; 9-Саратовское 3; 10-Омское 11; 11-Павлодарское; 12-Омское 16; 13-Уральское 109; 14-Яркое 5; 15-Яркое 7; 16-Яркое 120; 17-Яркое юбилейное; 18-Барнаульское 98;

Рисунок 22 – Электрофорез в 2% агарозном геле маркера 9bF/15delRB

Электрофореграмма маркера 9bF/15delRB показывает наличие двух продуктов 1) продукт размером 123 п.н. характерен для средне- и высокоамилозных сортов; 2) продукт размером 108 п.н. является признаком глютинозного сорта. Глютинозные образцы отличаются на 15 п.н. делеций в участке S вакци локуса.

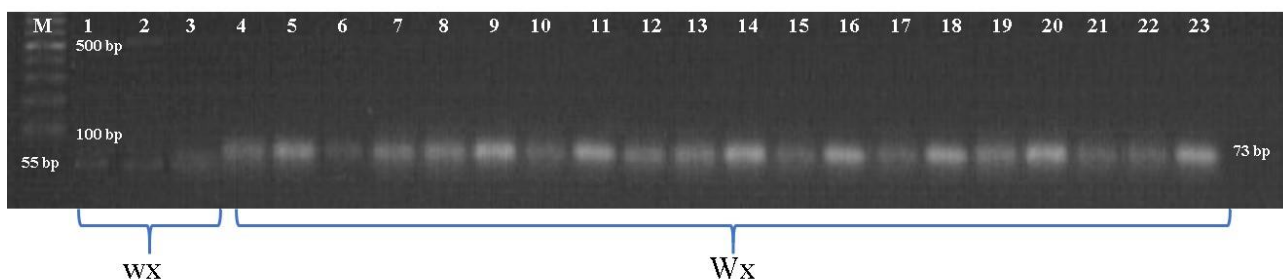
Результаты анализа данного праймера показывают наличие вакци аллелей у образцов MaZha Yan, PI436946, PI436626. У образцов, включенных в государственный реестр данный признак не обнаружен.

Результатом данного анализа является то, что у местных сортов отсутствует крахмал с низким содержанием амилозы, такой же результат был получен при проведении биохимического анализа коллекции. Для подтверждения результатов были использованы другие праймеры t1a/-F1a/-RB2 (рисунок 23) и g/aFE/g/aPstI (рисунок 24).



М- маркер (100 bp), 1 – Кормовое 2020; 2 – Кормовое 2529; 3- Кормовое 2528; 4-Яркое 6; 5-Шортандинское 7; 6-Шортандинское 10; Шортандинское 11; 8-Памяти Берсиева; 9-Саратовское 3; 10-Омское 11; 11-Павлодарское; 12-Омское 16; 13-Уральское 109; 14-Яркое 5; 15-Яркое 7; 16-Яркое 120; 17-Яркое юбилейное; 18-Барнаульское 98; 19 - Абаканское кормовое; 20 -Саратовское 6; 21 - MaZha Yan; 22 - PI346946; 23-PI436626;

Рисунок 23 – Электрофоретический анализ вакци гена с помощью маркера t1a/-F1a/-RB2



M- маркер (100 bp), 1 - MaZha Yan; 2 - PI346946; 3-PI436626; 4-Яркое 6; 5-Шортандинское 7; 6-Шортандинское 10; Шортандинское 11; 8-Памяти Берсиева; 9-Саратовское 3; 10-Омское 11; 11-Павлодарское; 12-Омское 16; 13-Уральское 109; 14-Яркое 5; 15-Яркое 7; 16-Яркое 120; 17-Яркое юбилейное; 18-Барнаульское 98; 19 - Кормовое 2020; 20 – Кормовое 2529; 21- Кормовое 2528; 22 – Саратовское 6; 23 – Абаканское кормовое

Рисунок 24 – Электрофоретический анализ вакси гена с помощью маркера *g/aFE/g/aPstI*

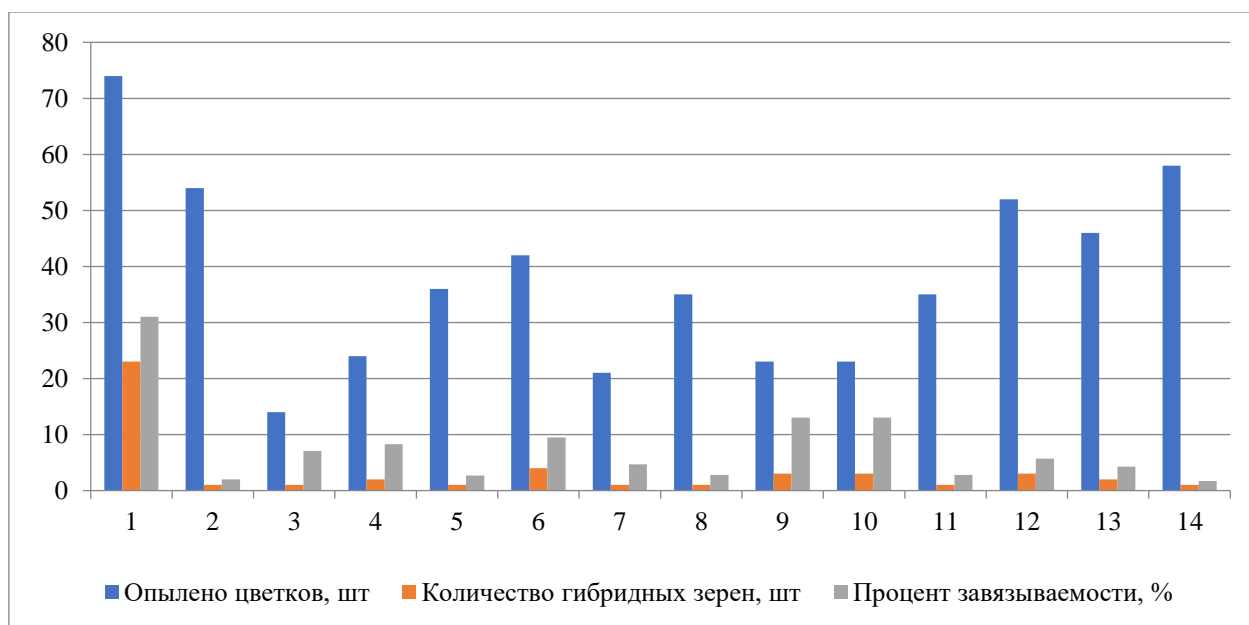
Использование данных типов праймера также подтвердило результаты предыдущих исследований о наследовании данного признака. По маркеру *tla/-F1a/-RB2* обнаружено 3 образца с размером продукта 249 п.н., что доказывает наличие *waxy* гена в исследуемых образцах, образцы сортов, районированные и допущенные к использованию в РК показали размер 276 п.н. Маркер *g/aFE/g/aPstI* с последующей обработкой ферментом рестриктазой *PstI* позволил получить продукты длиной 55 и 73 п.н., что характерно для глютинозных и амилозных образцов соответственно.

Таким образом, на основе ПЦР анализа с использованием молекулярных dCAPs маркеров *9bF/15delRB*, *tla/-F1a/-RB2* и *g/aFE/g/aPstI* проведена идентификация вакси аллелей у сортов проса включенных в государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию на территории Республики Казахстан. Результаты ПЦР анализа аллельного состояния *waxy* гена показали, что все сорта допущенные к использованию на территории РК являются амилозными, что обуславливает необходимость их селекции.

4.4 Оценка эффективности применения различных способов искусственной гибридизации

При составлении плана гибридизации пары подбирают с учетом эколого-географических групп. Одним из компонентов скрещивания служит местный районированный или перспективный сорт, хорошо приспособленный к данной зоне, другим – инорайонный материал, представляющий интерес как источник какого-нибудь ценного признака [272]. Поэтому в качестве одной из родительских форм использовали сорта, приспособленные к местным почвенно-климатическим условиям или включенные в Госреестр Казахстана. Кастрацию проводили разными способами для определения наиболее эффективного метода получения гибридных зерновок. В период массового цветения с 7 до 10 часов проводили ручную кастрацию. Опыление проводили на следующий день путем открытия цветка и нанесения пыльцы отцовской

формы на рыльце пестика. С помощью ручной кастрации проведено 13 комбинаций скрещиваний (рисунок 25).

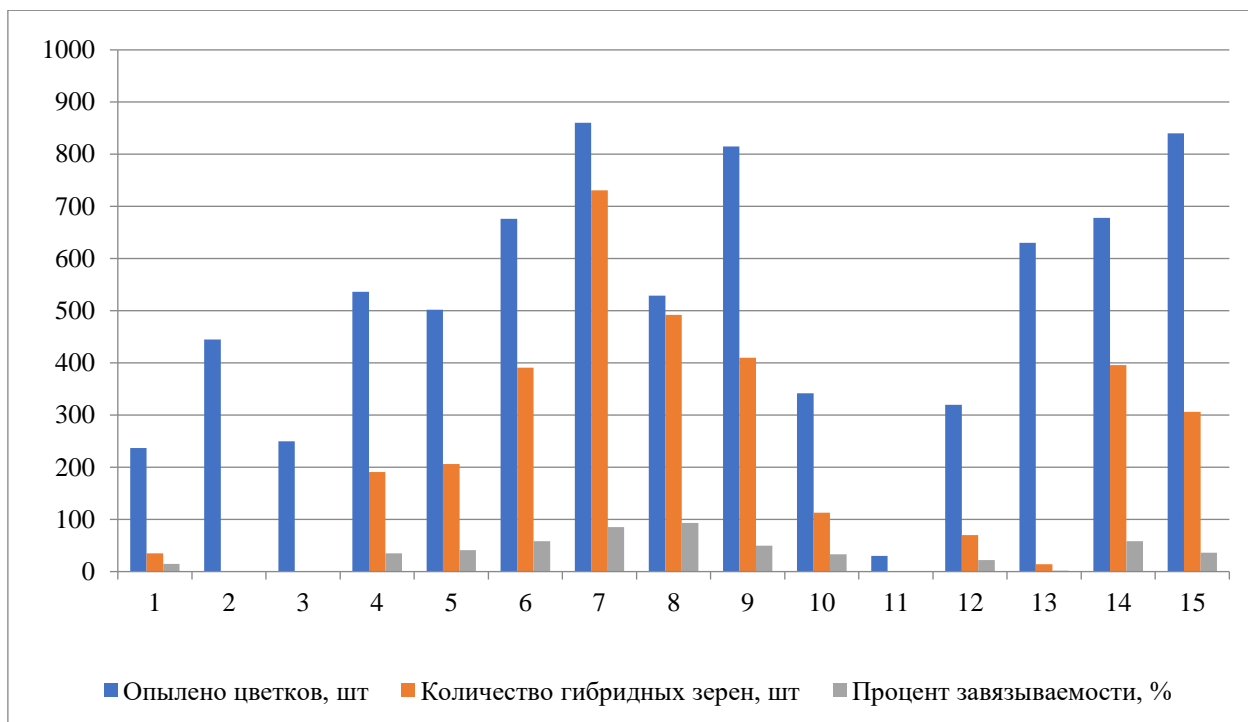


1-♀К-3742×♂Яркое 6; 2-♀К-10066 Sp 2×♂Шортандинское 10; 3-♀К-10279 Sp 2×♂Шортандинское 7; 4-♀К-367 Sp 4×♂Саратовское 6; 5-♀Уральское 109×♂К-3137 Sp 2; 6-♀К-9671 Sp 1×♂Яркое 5; 7-♀Яркое 5×♂К-9671 Sp 1; 8-♀К-9539 Sp 4×♂Шортандинское 10; 9-♀Шортандинское 11×♂К-10278 Sp 3; 10-♀Давское×♂PI 346942; 11-♀Саратовское 6×♂К-367 Sp 4; 12-♀PI436626×♂Саратовское 6; 13-♀PI346946×♂Памяти Берсиева; 14-♀PI346946×♂Кокшетавское 66

Рисунок 25 – Результаты гибридизации с помощью ручной кастрации коллекции проса

Гибридные зерновки собирали в зависимости от сорта в разные сроки после наступления физиологической зрелости семян. Полученные данные показывают, что завязываемость зерновок варьировала от 1,7% до 31%. Больше гибридных зерен завязывалась в комбинации: ♀К-3742×♂Яркое 6 - 31%. В результате гибридизации зарубежных сортов проса с сортами казахстанской селекции было составлено 13 комбинаций, в которых опылили 537 завязей. В результате образовалось 47 фертильных гибридных зерновок, но процент завязываемости был на уровне 7,8 %.

При химической кастрации метелки опрыскивали 2,5%-ной 2,4Д. По сравнению с ручной кастрацией, химическая кастрация позволила получить достаточное количество гибридных зерен (рисунок 26).

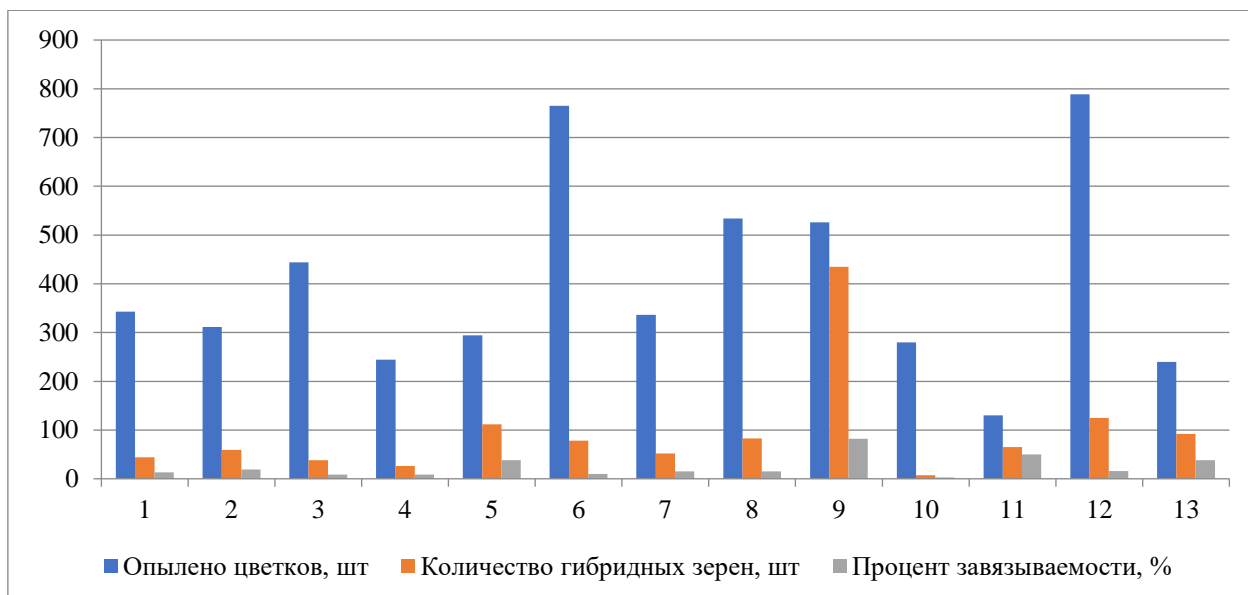


1-♀К-1066×♂PI654403; 2-♀PI 176654 ×♂PI 182258; 3-♀PI176654×♂PI182258; 4-♀К-3742×♂PI531427; 5-♀К-3742×♂PI 531427; 6-♀Саратовское 6 ×♂PI 222811; 7-♀Саратовское 6 ×♂PI 202294; 8-♀PI289324×♂К-2468; 9-♀PI 289324×♂PI 222811; 10-♀PI289325×♂PI222201; 11-♀PI289325×♂PI212862; 12-♀PI346942×♂PI209790; 13-♀PI346942×♂PI211058; 14-♀PI 170589 ×♂PI 463266; 15-♀PI 170589×♂PI 163300

Рисунок 26– Результаты гибридизации методом химической кастрации, %

Для достижения 100 % стерилизации андроеца необходимо расходовать 5-7 мл раствора. Химическая кастрация показала высокий результат получения гибридов, средний процент завязываемости семян – 43,6 %, но, не смотря на полученные результаты 2,4 Д вызвало некоторое снижение завязываемости семян на обработанных растениях. В комбинациях ♀PI 176654 ×♂PI 182258 и ♀PI176654×♂PI182258 завязываемости семян не произошло. Всего из произведенных 15 комбинаций опылено 7690 цветков и получено 3355 гибридных зерен. Больше гибридных зерен завязывалось в комбинациях: ♀Саратовское 6 ×♂PI 202294 и ♀PI289324×♂К-2468, 85% и 93% соответственно.

С помощью термокастрации всего опылено 5236 цветков из 12 комбинаций и получено 1216 гибридных семян (рисунок 27).



1-♀PI 346942×♂PI 365842; 2-♀PI 176654×♂K-1456Sp 4; 3-♀PI 176654×♂K-1456Sp 4; 4-♀K-3742 ×♂Яркое 6; 5-♀K-3742 ×♂Павлодарское; 6-♀PI 289329×♂PI 212862; 7-♀Саратовское 6×♂PI 289324; 8-♀Саратовское 6×♂PI 289324; 9-♀PI 289324×♂Шортандинское 10; 10-♀PI 269960×♂Шортандинское 10; 11-♀K-1066 ×♂Яркое 3; 12-♀Кормовое 89 ×♂PI 211058; 13-♀K-1066 ×♂Яркое 3

Рисунок 27 – Результаты гибридизации методом водно-термической кастрации

При этом завязываемость зерновок составила от 8,5% до 82%. Наибольшее количество семян завязалось у комбинации ♀PI 289324×♂Шортандинское 10 – 82%. Процент успешного завязывания варьировал от 2,5 до 82.

Анализ результатов искусственных принудительных скрещиваний с использованием различных методов кастрации показал, что высокий результат скрещиваемых семян был достигнут при использовании химических методов кастрации. (рисунок 28).



Рисунок 28 – Завязываемость гибридных семян с различными методами стерилизации, %

Полученные данные показали, что самая высокая продуктивность наблюдается при использовании опрыскивания метелки 2,5% раствором 2,4 Д. При данном методе из 15 комбинации число полученных гибридных семян составило 3355 шт, тогда как при водно-термической кастрации из 12 комбинаций получено всего 1216.

Таким образом, использование химического метода кастрации позволило получить достойное количество гибридных зерновок проса, так как процент

удачи скрещиваний показал 43,6%. Химическая кастрация при сравнении ее с другими способами позволяет время проведения, что позволит провести кастрацию у большего количества растений, для ручной кастрации потребовалось 15- 20 минут, при термокастрации занимает в среднем 10-15 минут. Все полученные гибридные зерновки на основе искусственной принудительной гибридизации с различными способами кастрации цветков (ручная, водно-термическая и химическая кастрация) представляет ценный генетический материал по созданию устойчивых генотипов для отечественной селекции проса [273]. Не смотря на преимущества в проведении водно-термическая и химическая кастрации наиболее достоверные результаты по искусственной принудительной гибридизации для получение истинного гибрида дает ручная кастрация. В связи с этим в дальнейших исследованиях применяли ручную кастрацию при искусственной принудительной гибридизации.

4.5 Подбор родительских пар для проведения гибридизации

Создание сортов обладающих хозяйственно – ценными и обладающими экологически дифференцированными признаками является одной из главных задач селекции сельскохозяйственных культур, не смотря на поиск какого либо признака сорта должны обладать высокой урожайностью [274].

В качестве исходного материала для проведения скрещиваний были отобраны сортообразцы, в которых наличие искомого признака было доказано согласно проведенному биохимическому и молекулярному признаку.

Родительскими формами адаптированными к местным почвенно-климатическим условиям были отобраны сорта, внесенные в государственный реестр.

Таблица 9 – Результаты гибридизации проса

Комбинации	Количество кастрированных метелок, шт	Количество полученных зерен, шт	Завязываемость, %
2020 год			
♀ Яркое 7×♂К-3742	20	1	5
♀ Саратовское 6×♂К-3742	30	4	13,3
♀ Памяти Берсиева×♂К-3742	32	3	9,3
♀ PI436626×♂Саратовское 6	52	3	5,7
♀ PI346946×♂Памяти Берсиева	46	2	4,3
♀ PI346946×♂Кокшетавское 66	58	1	1,7
Итого	238	14	6,5
2021 год			
♀ MaZhaYan×♂Омское 11	63	9	14,2
♀ MaZhaYan×♂Саратовское 6	47	11	23,4
♀ PI4346946×♂Саратовское 6	38	7	18,4
♀ PI436626×♂Омское 11	42	4	9,5
♀ PI4346946×♂Яркое 7	36	2	5,5
Итого	226	33	14,2

Завязываемость зерновок была очень низкая, так как в полевых условиях среда для проведения гибридизации является не контролируемой. Однако, просо высокопродуктивная культура, несмотря на очень низкую завязываемость образцов, на одном растении может развиваться около 800-1200 зерен. Поэтому данный характерный признак дает возможность при небольшом количестве завязывания гибридных зерен получить достаточное количество семян в первом поколении, необходимых для селекционной работы.

Всестороннее изучение эффективности гетерозиса у сельскохозяйственных культур – первоочередная задача селекции на современном этапе. Особенно выгодно использовать явление гетерозиса гибридов культур с высоким коэффициентом размножения к склонных к перекрестному опылению, таким требованиям отвечает просо. Гетерозис – это биологическое явление, при котором потомство от двух родителей показывает улучшенные и превосходные характеристики по сравнению с одной из инбредных родительских линий. Применение гетерозиса в сельском хозяйстве привело к революционному повышению продуктивности ряда сельскохозяйственных видов. Основной целью гибридной селекции является повышение урожайности и стабильности урожая за счет использования гетерозиса.

Индия успешно внедрила гибриды проса что привело к феноменальному росту продуктивности проса с 305 кг/га 1950-х годах до нынешней урожайности 1132 кг/га [275]. Также успешной можно обозначить программу селекции проса в Международном научно-исследовательском институте сельскохозяйственных культур для полусасушливых тропиков (ICRISAT) в Индии которые постоянно занимаются повышением генетического разнообразия гибридных родителей, используя значительное количество селекционного материала африканского и азиатского происхождения [276].

Просо имеет богатое генетическое разнообразие по агрономическим и адаптационным признакам. Во всем мире были предприняты огромные усилия по генетическому улучшению проса для решения многочисленных абиотических и биотических проблем [277, 278].

В период с 2020 по 2021 год в целях получения гибридов с низким содержанием амилозы были проведены скрещивания между носителями данных генов, имеющих экологогеографическое происхождение Китая и Америки и сорта местной селекции. Важным показателем оценки продуктивности проса является масса 1000 зерен, поэтому был оценен гетерозис гибридов по признаку массы 1000 семян в данном случае выделились образцы ♀PI346946×♂Памяти Берсиева, ♀Памяти Берсиева×♂К-3742, ♀PI346946×♂Кокшетавское 66 они обладали сверхдоминированием, гибриды ♀Саратовское 6×♂К-3742, ♀PI436626×♂Саратовское 6, ♀PI436626×♂Омское 11 характеризовались полным доминированием признака родителя, обладал депрессией гибрид ♀Яркое 7×♂К-3742 (таблица 10).

Таблица 10 – Результат скрещивания сортообразцов проса

Комбинации скрещивания	Масса семян с метелки, г			D, %	Масса 1000 зерен, г			D, %
	♀	♂	F ₂		♀	♂	F ₂	
♀ Яркое 7 × ♂ К-3742	2,9	3,2	3,2	ПДБ	6,0	6,2	5,9	Д
♀ Саратовское 6 × ♂ К-3742	2,3	3,2	3,4	СД	4,5	6,2	6,2	ПДБ
♀ Памяти Берсиева × ♂ К-3742	2,8	3,2	3,2	ПДБ	5,4	6,2	6,4	СД
♀ PI436626 × ♂ Саратовское 6	3,1	2,9	3,0	ЧДБ	4,5	4,4	4,6	ПДБ
♀ PI346946 × ♂ Памяти Берсиева	2,8	3,6	4,2	СД	5,2	5,4	7,6	СД
♀ PI346946 × ♂ Кокшетавское 66	2,8	2,9	3,2	СД	5,2	5,6	6,3	СД
♀ MaZhaYan × ♂ Омское 11	2,6	3,2	2,9	НДМ	4,6	6,3	5,8	ЧДБ
♀ MaZhaYan × ♂ Саратовское 6	2,6	2,9	3,1	СД	4,6	4,5	4,6	ПДМ
♀ PI4346946 × ♂ Саратовское 6	1,8	2,9	4,6	СД	5,2	4,5	5,6	ЧДБ
♀ PI436626 × ♂ Омское 11	3,1	3,2	4,2	СД	4,5	6,3	6,3	ПДБ
♀ PI4346946 × ♂ Яркое 7	1,8	2,9	2,7	ЧДБ	6,0	5,2	6,3	ЧДМ

Примечания:
 D – степень доминирования, %;
 1 D > 100 % - СД – сверхдоминирование;
 2 D = 100% ПДБ - полное доминирование признака родителя с большей выраженностью признака;
 3 D = от 76 до 99% НДБ – неполное доминирование родителя с большей выраженностью признака;
 4 D = от 51 до 75% ЧДБ – частичное доминирование родителя с большей выраженностью признака;
 5 D = от 26 до 49 % ЧДМ – частичное доминирование родителя с меньшей выраженностью признака (ЧДМ)
 6 D = от 0 до 25% НДМ – неполное доминирование родителя с меньшей выраженностью признака;
 7 D = 0% ПДМ - полное доминирование родителя с меньшей выраженностью признака;
 8 D < 0 % Д – депрессия

В результате проведена оценка доминирования хозяйственно-ценных признаков, а именно масса семян с главной метелки и массы 1000 зерен. Большая часть полученных гибридов имела сверхдоминирование (рисунок 29), 54 % гибридов превзошли по массе семян с главной метелки родительские формы в поколении F₁, полное доминирование родителя обнаружено у 2 гибридов или 18 %, 2 гибрида с частичным доминированием родителя и 1 гибрид с неполным доминированием родителя по данному признаку.



Рисунок 29 – Гибридные комбинации F_1 поколений с родительскими формами

В результате проведенных селекционных работ подобраны родительские формы для проведения гибридизации, проведено скрещивание методом ручной кастрации и отобранных гибридизация. В качестве материнской формы (реципиент) использовали глютинозные образцы P1436626, P1346946 и MaZhaYan, отцовской формы (доноры) районированные сорта, адаптированные к местным почвенно-климатическим условиям.

Полученные данные позволяют отобрать гибриды, которые превосходят своих родителей по ценно-хозяйственным признакам и являются ценными источниками для дальнейшего изучения.

4.6 Гибридологический анализ и оценка гибридов проса по биохимическим и молекулярным маркерам

Полученное поколение F_1 размножали в вегетационных сосудах для получения следующего поколения. Анализ полученных растений проводили визуально по форме полученного зерна и окраске цветочных чешуй, (рисунок 30)

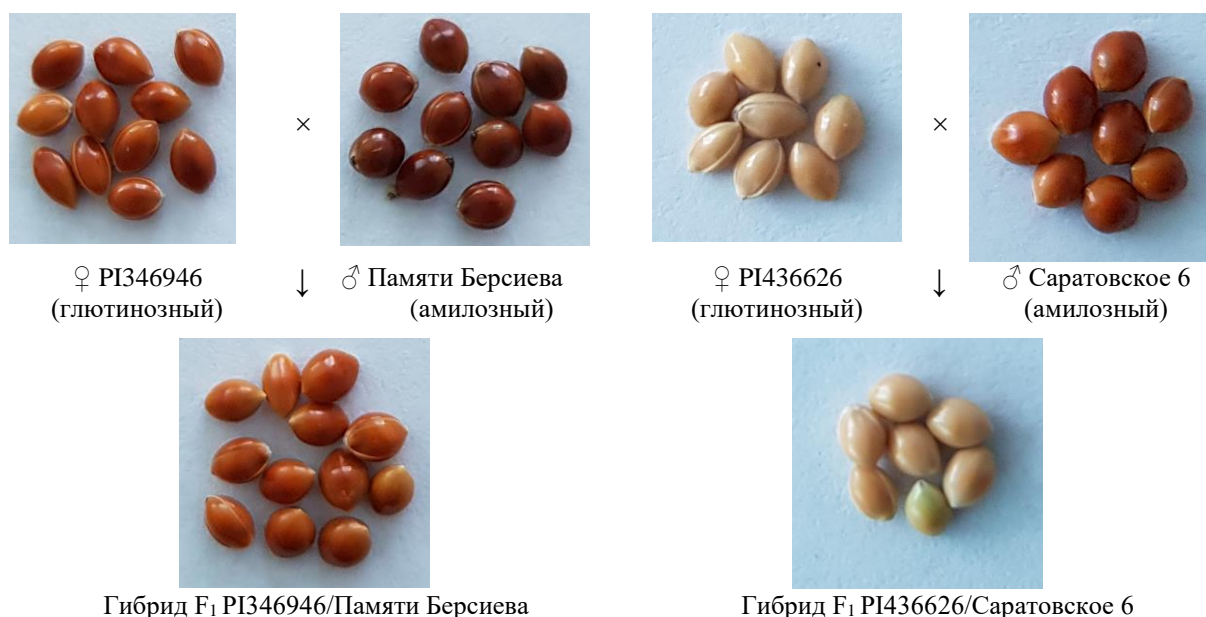


Рисунок 30 – Форма и окраска цветочных чешуй полученных F₁ гибридов

Полученные результаты доказывают, что полученные гибридные поколения ♀PI436626×♂Саратовское 6 и ♀PI346946×♂Памяти Берсиева имеют круглую форму зерновки характерную для отцовской формы. Признаки окраски цветочной чешуи в этих комбинациях наследовались от материнской формы. В условиях фитотрона КазАТИУ гибридные поколения были размножены для получения новых поколений и размножения необходимого материала для селекционного процесса

Для отбора перспективного низкоамилозного проса из расщепляющихся популяций F₂-F₃ в полевых условиях в Научно-исследовательского центра им. А.И. Бараева были созданы гибридные питомники, состоящие из гибридов F₁-F₂ проса и их родительских форм. Для выявления восковидных зерен проса использовали 2% раствор йодистого калия. Результаты приведены в таблице 10 Эндосперм глютинозного фенотипа, несущего рецессивный ген wx, окрашен в коричневый цвет, в отличие от эндосперма фенотипа амилозного, несущего доминантный ген Wx, который окрашен в синий цвет. Фенотипический восковой эндосперм плотный по консистенции, но матовый по цвету и содержит большое количество декстринов, которые ухудшают технические и диетические качества зерна[279].

Гибридологический анализ F₂-F₃ поколений комбинаций ♀PI436626×♂Саратовское 6 и ♀PI346946×♂Памяти Берсиева проведен для изучения характера наследования и расщепления wx-гена по методике окрашивания йодистым калием. Подсчет окрашенных зерен показал, что в поколении F₁ от скрещивания глютинозных и амилозных сортов преимущественно наследуется амилозный эндосперм. Расчетные результаты гибридологического анализа поколений F₂-F₃ по окраске эндосперма показали, что соотношение синих и коричневых зерен во всех гибридах было близко к 15:1.; χ^2 находится в пределах 0,06-0,07 при вероятности между 0,90 < P < 0,75 (таблица10).

Таблица 10 – Гибридологический анализ гибридов F₂-F₃ поколений по окраске эндосперма

Комбинации скрещивания	Окраска эндосперма	Количество тестируемых зерен, шт			χ^2	P
		всего	фактическое	теоретическое		
F ₂ P1436626/ Саратовское б	синий	589	547,0	42,0	0,07	0,90 < P < 0,75
	коричневый		549,7	39,3		
F ₂ P1346946/ Памяти Берсиева	синий	676	631,0	45,0	0,07	0,90 < P < 0,75
	коричневый		630,9	45,1		
F ₃ P1346946/ Памяти Берсиева	синий	1983	1855	128	0,06	0,90 < P < 0,75
	коричневый		1859	124		

Гибридологический анализ в популяции F₂-F₃ показал, что окраска эндосперма гибридов зависит от генотипа, т.е. эндосперм с доминантным геном Wx окрашен в синий цвет, а с рецессивным - в коричневый. Из второго поколения комбинации P1346946/Памяти Берсиева было проанализировано 676 зерновок, из которых 631 были синими, а 45 - коричневыми. В третьем поколении было проанализировано 1983 зерновок из 25 метелок, из которых 1855 были синими, а 128 - коричневыми (рисунок 31).

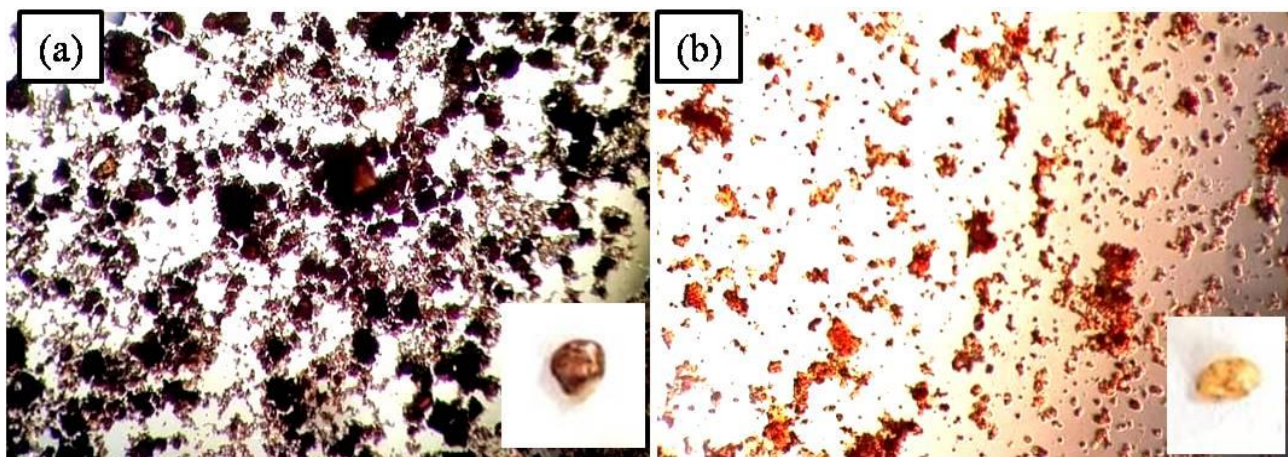


Рисунок 31 – Крахмальные гранулы *Panicum miliaceum*, окрашенные 2% раствором йодистого калия: а – амилозный, окрашенные в темно-синий цвет; б – восковой тип, окрашенный в красновато-коричневый цвет

Также была проанализирована комбинация P1436626/Саратовское F₂, всего было протестировано 589 семян, из которых 547 были окрашены в синий цвет, а 42 - в коричневый.

Таким образом, гибридологический анализ методом окрашивания показал, что в поколениях гибридов F₂-F₃ соотношение эндосперма амилозного и глютинозного типов было равно 15:1, что свидетельствует о доминантном наследовании эндосперма амилозного типа.

Для отбора материала с низким содержанием амилозы в целях проведения дальнейших исследований для селекции был проведен биохимический анализ содержания амилозы в ядрах гибридных популяций второго и третьего поколений (таблица 11).

Таблица 11 – Варьирование содержания амилозы в гибридных популяциях разных поколений

Комбинации	Определение содержания амилозы в гибридных популяциях разных поколений, %	
	F ₂	F ₃
♀ Яркое 7×♂К-3742	21-28	22-28
♀ Саратовское 6×♂К-3742	23-26	18-22
♀ Памяти Берсиева×♂К-3742	18-21	22-24
♀ PI436626×♂Саратовское 6	15-22	11-19
♀ PI346946×♂Памяти Берсиева	15-24	11-22
♀ PI346946×♂Кокшетавское 66	19-27	16-26
♀ MaZhaYan×♂Омское 11	9-13	8-12
♀ MaZhaYan×♂Саратовское 6	12-19	8-16
♀ PI4346946×♂Саратовское 6	12-20	6-14
♀ PI436626×♂Омское 11	15-24	13-22
♀ PI4346946×♂Яркое 7	16-24	13-24

Полученные гибридные поколения анализировали с помощью биохимического анализа на содержание амилозы в зерне. Содержание амилозы в зерне проса варьировало от 6 до 28%. Снижение содержания амилозы наблюдалось в поколении F₃.

Исходя из результатов для дальнейшего определения наследования признака были отобраны образцы ♀PI4346946×♂Саратовское 6, ♀MaZhaYan×♂Омское 11.

Для подтверждения полученных результатов был проведен ПЦР анализ полученных гибридов по поколениям. Результаты биохимического анализа подтверждены полученной электрофореграммой с использованием молекулярного маркера 9bF/15delRB (рисунок 32).



М- маркер, 1 - ♀PI436626×♂Саратовское 6 F₃; 2 - ♀PI4346946×♂Саратовское 6 F₃; 3 - ♀PI346946×♂Кокшетавское 66 F₃; 4 - ♀MaZhaYan×♂Омское 11; 5 - ♀ PI4346946×♂Яркое 7 F₃ 6 - ♀PI436626×♂Омское 11 F₃; 7 - ♀PI4346946×♂Памяти Берсиева; 8 - MaZhaYan×♂Саратовское 6; 9 - ♀Саратовское 6×♂К-3742 F₃; 10 - ♀Памяти Берсиева×♂К-3742 F₃; 11 - ♀Яркое 7×♂К-3742; 12- ♀PI4346946×♂Памяти Берсиева F₂;

Рисунок 32 – Электрофорез гибридов проса с использованием маркера 9bF/15delRB

Гибриды полученные в результате скрещиваний и размноженные до поколения F₃ были исследованы на наличие *waxy* гена с помощью маркера 9bF/15delRB, результаты электрофореграммы показывают что наследование признака обнаружено у гибридных поколений ♀PI4346946×♂Саратовское 6,

♀MaZhaYan×♂Омское 11, ♀PI4346946×♂Памяти Берсиева,
♀PI436626×♂Саратовское 6 F₃

4.7 Закономерность наследования гена *wx* в комбинации PI346946/Памяти Берсиева F₂-F₄ поколений

Поколения F₂-F₄ комбинации PI346946/Памяти Берсиева были отобраны и проанализированы на содержание амилозы окрашиванием, а также с помощью молекулярных маркеров для определения наследования признака *wx*. Гомогенаты ядер поколений F₂-F₄ были проанализированы отдельно с каждой метелки растения, каждый образец был промаркирован по номеру метелки. Анализ показал, что содержание амилозы в гибридной популяции второго поколения варьировало в пределах 15-24%, а в гибридах третьего поколения - 11-22%.

В гибридных популяциях идет снижение содержания амилозы, об этом свидетельствуют полученные данные.

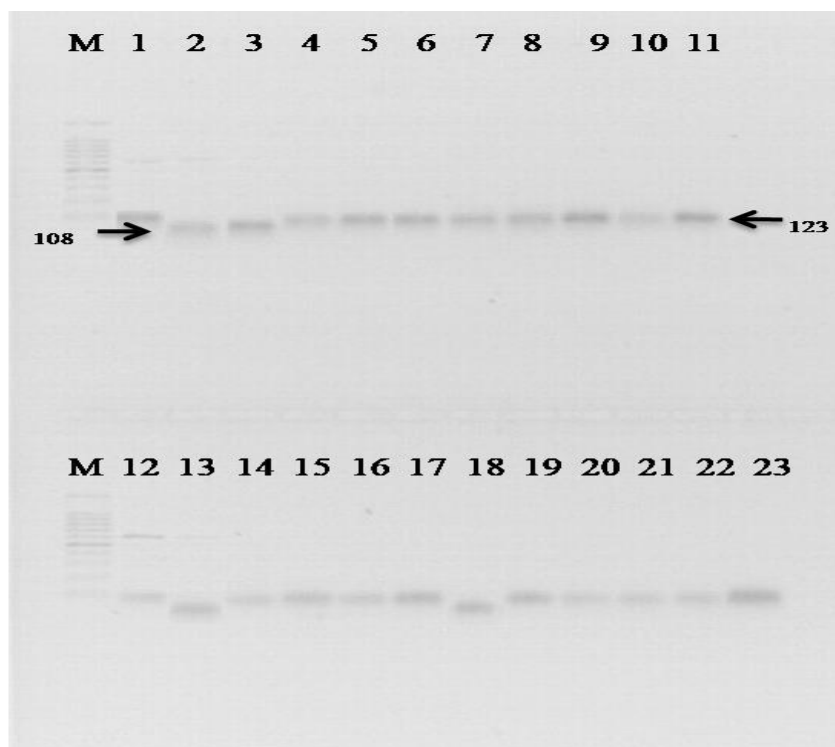
Анализ поколения F₂ позволил выделить метелки K2-M10 и K2-M19, с сравнительно низким содержанием амилозы в зерне 11,6 и 13,5% соответственно

Визуальный анализ формы зерна проводился в каждой метелке после анализа содержания амилозы в каждой метелке проводился. Поколение F₃-F₄ гибридной популяции PI346946/Памяти Берсиева было высеяно весной в питомниках, а затем вновь отобрано и проанализировано на содержание амилозы. Среди изученных образцов можно отметить образец K1M4 с очень низким содержанием амилозы и удлиненной формой зерна, а также образцы K1M3 и K1M1 с округлой формой зерна. Анализ образцов из гибридной популяции проса показал, что содержание амилозы в поколении F₂ варьировалось в пределах 15-24%, в поколении F₃ - 11-22%, в поколении F₄ - 5,9-19% (таблица 12).

Таблица 12 – Варьирование содержание амилозы в гибридных популяциях разных поколений

Комбинация	Варьирование содержание амилозы в гибридных популяциях разных поколений, %		
	F ₂	F ₃	F ₄
F ₂ PI346946/Памяти Берсиева	15-24	11-22	5,9-19,0

Исследования ряда отечественных ученых показали, что содержание амилозы является полигенным признаком и стабильно у риса только в поколениях F₆-F₇ [280]. При ранжировании гибридных популяций проса по количеству амилозы старшие поколения, как правило, имели более низкое содержание амилозы.. В дальнейшем образцы F₃-F₄ генерации из гибридной популяции PI346946/Памяти Берсиева анализировали с помощью ПЦР, используя маркер 9bF/15delRB для идентификации *wx* аллеля (рисунок 33).



М-маркер 100 бр; 1-♂Памяти Берсиева; 2-♀PI346946; 3-К1М1 (ш); 4-К1М1 (о); 5-8-К1М2 (ш); 9-12 К1М2 (о); 13-К1М3 (ш); 14, 15-К1М3 (о); 16, 17-К1М3 (ш); 18-К1М4 (о); 19-23 К1М5 (ш)

Рисунок 33 – Идентификация гена *waxy* у образцов F₃-F₄ генерации из гибридной популяции PI346946/Памяти Берсиева с помощью маркера 9bF/15delRB

ПЦР-анализ с использованием праймера 9bF/15delRB подтвердил, что этот специфический праймер фланкирует фрагмент размером 123 п.н. у амилозных образцов, тогда как у глютинозных образцов данный праймер способствует амплификации ПЦР-продукта длиной 108 п.н. (15-нуклеотидная делеция). В результате ПЦР-анализа выявлено, что большинство изученные образцы F₃-F₄ генерации являются амилозными. Выделены 3 образца К1М1 (ш), К1М3 (ш) и К1М4 (о) с размером продукт 108 п.н., который характерен для глютинозных форм проса.

Таким образом, на основе биохимического и молекулярного анализа были выделены перспективные низкоамилозные гибриды разных поколений для дальнейших селекционных работ по созданию глютинозного сорта проса.

Огромный потенциал культуры позволяет сочетать в ней различные признаки, при которых можно найти искомый признак. В условиях Северного Казахстана необходимо подобрать родительские формы, которые наследуют необходимые признаки и полностью.

В результате исследований получен материал с низким содержанием амилозы, размноженная до поколений F₃ и F₄ комбинация ♀PI346946×♂Памяти Берсиева была проанализирована по элементам продуктивности в сравнении с родительскими формами для проведения отбора высокопродуктивного материала (таблица 13).

Таблица 13 – Элементы продуктивности гибрида ♀Р1346946×♂Памяти Берсиева

Наименование сортообразца	Высота растений, см	Высота метелки, см	Количество семян с метелки, шт	Масса семян с метелки, г	Масса 1000 зерен, г
Памяти Берсиева	70,6	16,7	506,6	1,8	4,1
Р1346946	88,7	22,6	256,7	1,4	5,2
К1М1 шаровидные	83,5	19,2	596,7	4,2	7,6
К1М1 овальные	64,7	16,8	310,0	1,7	5,5
К1М2 шаровидные	63,8	15,9	252,4	1,6	6,4
К1М2 овальные	83,1	23,2	877,3	6,3	7,2
К1М3 шаровидные	81,4	21,7	794,8	5,9	7,2
К1М3 овальные	66,5	16,2	252,0	1,4	5,8
К1М4 шаровидные	79,3	18,0	787,7	5,7	7,4
К1М4 овальные	62,7	15,1	149,8	1,2	4,8
F4 гибрид	70,4	18,5	573,0	3,6	6,5
Среднее	74,1	18,5	487,0	3,2	6,2

Получены поколения растений с высотой 70-80 см и сжатым типом метелки, длиной 15-22 см, а в поколении F₄ - 18,5 см. По оценке вегетационного периода растения относятся к группе среднеспелых. Гибридные поколения получены путем скрещивания в фитотронах с необходимыми условиями для материнского типа. Материнский тип является носителем необходимых генов. Вегетационный период составил 82 дня; анализ массы 1000 зерен показал, что гибридное поколение продемонстрировало преимущество перед родительскими формами, у F₃ данный показатель был на уровне 4,1 г в пределах 5,5-7,6 г и 6,5 г для F₄. По количеству семян в метелке показатели поколения F₃ были нестабильны и варьировали от 149 до 877 семян, характеризуясь несколько более крупными семенами. Масса семян с метелки достигала 5,9 г в поколении F₃ и в среднем 3,6 г в поколении F₄.

Таким образом, по результатам исследований коллекции проса выделены высокопродуктивные образцы, которые могут быть использованы в дальнейшем селекционном процессе. В результате селекционной работы было охарактеризовано каждое поколение гибридов, перспективных для дальнейшей селекции. Образцы гибридной популяции показали гетерозис выше родительской формы по массе 1000 зерен, так, показатель 4,1 г у гибрида поколения F₃ был на уровне 5,5-7,6 г, по сравнению с отцовской формой, а поколения F₄ - 6,5 г.

Отобранные гибридные материалы F₃-F₄ поколений переданы для включения в селекционный процесс в лабораторию крупяных и зернофуражных культур Научно-производственного центра зернового хозяйства имени А.И. Бараева и в ТОО Актюбинская СХОС (Приложение Д).

4.8 Оценка хозяйственно-ценных признаков гибридов проса разных комбинации и поколений

Высота растения, определяемая длиной междоузлия и количеством узлов, является жизненно важным агрономическим признаком сельскохозяйственных культур и важным фактором, влияющим на урожайность. Злаковые растения с высокой урожайностью обычно подвержены полеганию, что снижает конечный урожай. В программах селекции основных зерновых культур, таких как рис и пшеница, карликовый признак был использован во время первой “зеленой революции” и привел к быстрому увеличению производства.

Одним из главных условий получения высоких урожаев проса по данным Корнилова А.А. это хорошо озерненная метелка. Продуктивность метелки формируются за счет ее длины, ширины и количества боковых веточек.

Источники литературы показывают данные в которых длина метелки варьирует от 10 до 60 см, а количество боковых веточек доходит до 40 шт. [281].

Нами были проведены исследования по оценке метелки проса у полученных гибридных популяций (таблица 14).

Таблица 14 – Оценка метелки в сортообразцах и гибридах проса

Наименование сортообразца	Высота растений, см	Длина метелки, см	Доля метелки в растении, %
1	2	3	4
PI346946	70,6	16,7	23,7
♀PI346946×♂Памяти Берсиева F ₂	71,5	23,9	33,4
Памяти Берсиева	88,7	22,6	25,5
PI346946	72,3	21,2	29,3
♀PI346946×♂Памяти Берсиева F ₃	73,2	20,4	27,9
Памяти Берсиева	75,1	20,6	27,4
PI346946	74,6	21,2	28,4
♀PI346946×♂Памяти Берсиева F ₄	73,9	22,2	30,0
Памяти Берсиева	74,7	20,6	27,6
Саратовское 6	70,2	19,2	27,4
♀Саратовское 6×♂К-3742 F ₃	76,2	19,6	25,7
К-3742	74,8	21,2	28,3
Памяти Берсиева	74,7	20,6	27,6
♀Памяти Берсиева×♂К-3742 F ₃	78,3	22,4	28,6
К-3742	74,8	21,2	28,3
PI436626	78,2	18,9	24,2
♀PI436626×♂Саратовское 6 F ₃	80,2	20,2	25,2
Саратовское 6	70,2	19,2	27,4
PI346946	72,3	21,2	29,3
♀PI346946×♂Кокшетавское 66 F ₃	87,2	22,3	25,6
Кокшетавское 66	105,8	24,7	23,3
MaZhaYan	84,2	18,9	22,4
♀MaZhaYan×♂Омское 11 F ₃	82,3	20,4	24,8

Продолжение таблицы 14

1	2	3	4
Омское 11	87,2	23	26,4
MaZhaYan	84,2	18,9	22,4
♀MaZhaYan×♂Саратовское 6 F ₃	82,2	19,1	23,2
Саратовское 6	70,2	19,2	27,4
PI346946	72,3	21,2	29,3
♀PI346946×♂Саратовское 6 F ₃	73,4	22,3	30,4
Саратовское 6	70,2	19,2	27,4
PI346946	72,3	21,2	29,3
♀PI346946×♂Яркое 7 F ₃	76,5	20,4	26,7
Яркое 7	82,3	20,6	25,0
PI436626	78,2	18,9	24,2
♀PI436626×♂Омское 11 F ₃	82,1	19,8	24,1
Омское 11	87,2	23,7	27,2

Таким образом в результате проведенного анализа доли метелки в растении в гибридных поколениях проса позволило выделить как материал для дальнейшей селекции гибриды ♀PI346946×♂Памяти Берсиева F₄, ♀PI4346946×♂Саратовское 6 F₃. Расчет корреляционной зависимости между массой зерна с метелки и длиной метелки показал слабую зависимость $r=0,26$.

Одним из основных методов получения исходного материала можно считать гибридизацию. Немаловажным считается отбор материала в расщепляющемся поколении гибридов.. В силу многих причин площади посевов проса не увеличивается, а где-то, зачастую, и уменьшаются, поэтому одним из важных направлений в актуализации выращивания данной культуры это создание новых сортов обладающих высокой продуктивностью (таблица 15).

Таблица 15 – Оценка хозяйственно-ценных признаков гибридов проса

Сортообразец	Количество семян с метелки, шт	Масса семян с метелки, г	Масса 1000 зерен, г	Урожайность, г/м ²
1	2	3	4	5
♀PI346946	506,6	1,8	4,1	441,1
♀PI346946×♂Памяти Берсиева F ₂	596,7	4,2	7,6	489,3
♂Памяти Берсиева	256,7	1,4	5,2	498,2
♀PI346946	389,3	3,3	5,9	479,17
♀PI346946×♂Памяти Берсиева F ₃	781,0	3,2	4,65	512,4
♂Памяти Берсиева	551,7	3,2	5,6	551,72
♀PI346946	556,3	2,3	5,3	412,5
♀PI346946×♂Памяти Берсиева F ₄	744,0	2,4	3,7	452,3
♂Памяти Берсиева	506,6	2,6	5,8	506,6
♀Саратовское 6	589,2	2,9	5,2	612,0
♀Саратовское 6×♂К-3742 F ₃	489,3	2,8	5,1	328,6
♂К-3742	326,4	2,2	5,3	298,6

Продолжение таблицы 15

1	2	3	4	5
♀Памяти Берсиева	506,6	2,6	4,8	452,3
♀Памяти Берсиева×♂К-3742 F ₃	456,80	2,3	5,1	378,6
♂К-3742	326,4	2,2	5,3	298,6
♀PI436626	713,0	2,6	4,3	304,2
♀PI436626×♂Саратовское 6 F ₃	781,0	3,2	4,6	321,0
♂Саратовское 6	612,2	2,8	4,8	612,0
♀PI346946	389,3	3,3	5,9	479,14
♀PI346946×♂Кокшетавское 66 F ₃	326,4	2,8	5,4	314,5
♂Кокшетавское 66	256,3	1,6	5,2	256,3
♀MaZhaYan	526,2	3,6	6,2	232,3
♀MaZhaYan×♂Омское 11 F ₃	513,0	3,2	6,9	513,0
♂Омское 11	350,9	2,3	6,3	280,6
♀MaZhaYan	526,2	3,6	6,2	232,3
♀MaZhaYan×♂Саратовское 6 F ₃	488,0	2,9	6,3	468,0
♂Саратовское 6	611,2	2,8	5,1	531,44
♀PI346946	389,3	3,3	5,9	479,17
♀PI4346946×♂Саратовское 6 F ₃	463,2	2,9	6,1	416,5
♂Саратовское 6	611,2	2,8	5,1	531,44
♀PI346946	389,3	3,3	5,9	479,17
♀PI4346946×♂Яркое 7 F ₃	396,2	2,9	6,0	389,6
♂Яркое 7	426,3	2,8	6,3	497,2
♀PI436626	713,0	2,6	4,3	317,4
♀PI436626×♂Омское 11 F ₃	516,3	2,6	5,4	302,6
♂Омское 11	336,2	2,4	6,3	280,6

Одним из главных критериев оценки полученных гибридов является крупность семян. Результат оценки гибридов по поколениям показывает расщепление, так гибрид ♀PI346946×♂Памяти Берсиева в поколении F₂ дает массу 1000 зерен 7,6 г, значительно превышая родительские формы, в поколении F₄ показатели равны 3,7 г, что ниже родительских форм.

Более крупное зерно формирует гибрид ♀MaZhaYan×♂Омское 11 F₃, превышая отцовскую форму по массе зерна с метелки на 0,9 г и по массе 1000 зерен на 0,6 г. Также можно выделить гибрид ♀MaZhaYan×♂Саратовское 6 F₃ так, как идет формирование более крупного зерна, при одинаковой массе 1000 зерен в сравнении с материнской формой, количество семян с метелки у гибрида значительно ниже, что говорит о формировании крупного, выполненного зерна.

Оценка урожайности гибридных поколений показывает, что комбинации ♀MaZhaYan×♂Саратовское 6 F₃ (468,0 г/м²), ♀MaZhaYan×♂Омское 11 F₃, (513,0 г/м²) полученные скрещиванием сортов и образцов отечественной и зарубежной селекцией превосходят в поколении F₃ родительские формы

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований за 2019-2022 гг получены следующие результаты:

1 Оценка урожайности исходных сортов и образцов проса показала что значение стандарта Саратовское 6 превысили в большей степени образцы К-2468 из коллекции ВИР, сорт местной селекции Шортандинское 7, образцы PI177481, PI211058. Полученные результаты показали широкий диапазон полученной урожайности в разные годы исследований, это дает возможность выбора лучших из имеющихся образцов для привлечения их в селекционный процесс.

2 Установлена средняя положительная взаимосвязь урожайности проса с количеством зёрен в метелке ($r=0,38$). Сильная положительная связь урожайности обнаружена с массой семян с метелки ($r=0,66$). Слабую корреляционную зависимость урожайности от продуктивной кустистости ($r=0,04 \dots 0,10$), массы 1000 зерен ($r=0,03 \dots 0,06$) и сохранности растений ($r=0,03 \dots 0,20$). На формирование урожайности зерна оказали влияние количество зёрен и масса семян с метелки. Проведённый анализ показал степень влияния различных элементов продуктивности на формирование урожайности сортообразцов проса, что позволяет более целенаправленно проводить отбор в селекционном процессе.

3 Согласно проведенного биохимического анализа коллекции проса по содержанию амилозы коллекция проса была разделена на две группы, которые характеризовались следующим образом, в первую группу вошли 6 образцов полученных из коллекции Китая и Америки, содержание амилозы которых составило всего 6%, остальные образцы, в том числе сорта внесенные в государственный реестр сортов Республики Казахстан, содержали амилозу от 14,6 до 34,9 %.

4 Молекулярный анализа сортов, внесенных в государственный реестр РК подтвердили полученные данные биохимического анализа. Результаты ПЦР анализа аллельного состояния *waxy* гена показали, что все сорта допущенные к использованию на территории РК являются амилозными, что обуславливает необходимость их селекции.

5 Лабораторные исследования позволили выделить образцы, необходимые для проведения скрещиваний, определены родительские формы, одним из которых является образец с низким содержанием амилозы и другой районированный сорт. Из проведенных скрещиваний получены 11 гибридов со средним процентом завязываемости 14 %. Полученные гибриды были исследованы с помощью биохимического анализа на содержание амилозы в зерне, а также размножены до поколения F₂-F₄.

6 Содержание амилозы в полученных гибридных поколениях варьировало от 6 до 28 %. По результатам молекулярного анализа выделены наиболее ценные образцы гибридные комбинации:

♀PI4346946×♂Саратовское 6, ♀MaZhaYan×♂Омское 11,
♀PI4346946×♂Памяти Берсиева, ♀PI436626×♂Саратовское 6 поколения F₃.

7 Гибриды полученные в результате скрещиваний и размноженные до поколения F₃ были исследованы на наличие *waxy* гена с помощью маркера 9bF/15delRB, результаты электрофореграммы показывают что наследование признака обнаружено у гибридных поколений ♀PI4346946×♂Саратовское 6, ♀MaZhaYan×♂Омское 11, ♀PI4346946×♂Памяти Берсиева, ♀PI436626×♂Саратовское 6 F₃.

8 Гибридологический анализ поколений F₂-F₃ выявил, что у гибридов F₂-F₃ поколений соотношение амилозных и глютинозных типов эндосперма соответствует 15:1, χ^2 находится в пределах 0,06-0,07 при вероятности между 0,90 < P < 0,75, это указывает на доминантный тип наследования амилозного эндосперма.

9 Проведена оценка доминирования хозяйственно-ценных признаков, а именно масса семян с главной метелки и массы 1000 зерен. Большая часть полученных гибридов имела сверхдоминирование, 54 % гибридов превзошли по массе семян с главной метелки родительские формы в поколении F₁, полное доминирование родителя обнаружено у 2 гибридов или 18 %, 2 гибрида с частичным доминированием родителя и 1 гибрид с неполным доминированием родителя по данному признаку. Оценен гетерозис гибридов по признаку массы 1000 семян и выделены гибридные комбинации: ♀PI346946×♂Памяти Берсиева, ♀Памяти Берсиева×♂К-3742, ♀PI346946×♂Кокшетавское 66 они обладали сверхдоминированием, гибриды ♀Саратовское 6×♂К-3742, ♀PI436626×♂Саратовское 6, ♀PI436626×♂Омское 11 характеризовались полным доминированием признака родителя, обладал депрессией гибрид ♀Яркое 7×♂К-3742.

10 В результате проведенных селекционных работ охарактеризованы перспективные гибриды разных поколений для дальнейшей селекции. Выделены гибридные поколения по продуктивности превосходящие родительские формы: ♀ MaZhaYan×♂Саратовское 6 F₃ (468,0 г/м²), ♀ MaZhaYan×♂Омское 11 F₃, (513,0 г/м²). Отобранные гибридные материалы F₃-F₄ поколений переданы для включения в селекционный процесс в лабораторию крупяных и зернофуражных культур Научно-производственного центра зернового хозяйства имени А.И. Бараева.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Lu Y., Zhao G., Li Y., Fan J., Ding G., Zhao J., Ni X., Xu Y., Wang W. Identification of two novel waxy alleles and development of their molecular markers in sorghum // *Genome*. -2013. – N.56. - P.283-28
2. Зотиков В.И., Сидоренко В.С., Грядунова Н.В., Вилунов С.Д. Потенциал проса в новых рыночных условиях. // *Зернобобовые и крупяные культуры*. - 2023. - №1(45). - С. 5-11.
3. FAO Silas T.A. Millet: Post-harvest Operations. Edited by AGSI/FAO: Danilo Mejia, Beverly Lewis // Food and Agriculture Organization of the United Nations. 04/05/2001, PP 50. <https://www.fao.org/3/av009e/av009e.pdf>
4. FAO 2018. Proposal for an International Year of Millets. Hundred and Sixtieth Session // Rome, 3-7 December, 2018 FAO: CL 160/13 Rev.1 <https://www.fao.org/3/my336en/my336en.pdf>
5. Graybosch R.A. Baltensperger Evaluation of the waxy endosperm trait in proso millet (*Panicum miliaceum*) // *Plant Breeding*. – 2009. – N.128. - P. 70-73
6. Lu H., Zhang J., Liu K.-B., et al. Earliest domestication of common millet (*Panicum miliaceum*) in East Asia extended to 10,000 years ago // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. - 2009. - N.106 – P. 7367 – 7372.
7. Baltensperger D.D. Progress with proso, pearl and other millets //In: Janick J, Whipkey A. (eds) *Trends in New Crops and New Uses*. Alexandria, VA: ASHS Press. – 2002. – P. 100 - 103.
8. Jones M.K., Hunt H.V., Lightfoot E, et al. Food globalization in prehistory // *World Archaeology*. - 2011.- N.43. - P 665 - 675.
9. Saseendran S.A., Nielsen D.C., Lyon D.J., Ma L., Felter D.G, Baltensperger D.D., Hoogenboom G., and Ahuja L. R. Modeling responses of dryland spring triticale, proso millet and foxtail millet to initial soil water in the High Plains // *Field Crops Research*. - 2009. – N.113. - P. 48 - 63.
10. Электронный ресурс:
https://www.edenfoods.com/articles/view.php?articles_id=122.
11. Bettinger R.L., Barton L., Morgan C., Chen F., Wang H., Guilderson T. P., et al. The transition to agriculture at Dadiwan // *People’s Republic of China*. - 2010.- N.51. – P. 703 – 714.
12. Bettinger R.L., Barton L., Richerson P.J., Boyd R., Wang H., Choi W. The transition to agriculture in northwestern China // *Dev, Quat, Sci*. – 2007. – N. 9. – P. 83 – 101.
13. Lu H., Zhang J., Liu K.B., Wu N., Li Y., Zhou K., et al. Earliest domestication of common millet (*Panicum miliaceum*) in East Asia extended to 10,000 years ago // *Proc, Natl, Acad, Sci. USA*. – 2009. – N.106. – P. 7367 – 7372.
14. Zhao Z. Palaeoethnobotany and its new achievements in China // *Kaogu*. – 2005. – P.42 - 49.
15. Miller N.M., Spengler R.N., Frachetti M. Millet cultivation across Eurasia: origins, spread, and the influence of seasonal climate // *Holocene*. -2016. – N. 10 (26). – P. 1566 – 1575.

16. Marcott S.A., Shakun J.D., Clark P, U., Mix A.C. A reconstruction of regional and global temperature for the past 11,300 years // *Science*. – 2013. – N.339(10). – P.1198 – 1201.
17. Guedes J.D.A., Bocinsky R.K., Butler E.E. Rethinking the spread of agriculture to the Tibetan Plateau // Comment on «Agriculture facilitated permanent human occupation of the Tibetan Plateau after 3600 BP» *Science* 348 872 10,1126. *Holocene* 25. – P.1498 – 1510.
18. Boivin N., Fuller D.Q., Crowther A. Old World globalization and the Columbian exchange: comparison and contrast // *World Archaeol.* – 2012. – N. 44(10). – P. 452 – 469.
19. Frachetti M.D., Spengler R.N., Fritz G.J., Mar'yashev A.N. Earliest direct evidence for broomcorn millet and wheat in the central Eurasian steppe region // *Antiquity*. – 2010. – N.84. – P.993 - 1010. 10,1017/S0003598X0006703X
20. Weber S.A. *Plants and Harappan Subsistence: An Example of Stability and Change from Rojdi, Boulder* // CO: Westview Press. – 1991.
21. Lisitsina, G.N., & Prishchepenko, L.V. *Paleoetnobotanicheskie nachodki Kavkaza i Blijnego Vostoka* // *Palaeoethnobotanical Finds of the Caucasus and the near East - Moscow, 1977*, Jones, M. K. *Between Fertile Crescents: Minor Grain Crops and Agricultural Origins*. - P.127 – 138.
22. Chataigner C., Badalyan R., Arimura M. *The Neolithic of the Cauasus*. Oxford Handbooks Online. – 2014. doi: 10.1093/oxfordhb/9780199935413.013.13.6,
23. Willcox G. The roots of cultivation in South Western Asia. *Science*. – 2013. – N. 341. - P. 39 - 40. doi: 10.1126/science.1240496.
24. Lisitsina G.N. *The Caucasus – A centre of ancient farming in Eurasia* // *In Plants and Ancient Man, Studies in palaeoethnobotany, Proceeding of the 6th Symposium of the International Work Group for Palaeoethnobotany. Groningen*. – 1984. – P. 285 – 292.
25. Gabrielian E., Zohary D. Wild relatives of food crops native to Armenia and Nakhichevan // *Flora Mediterranea*. – 2004. – N.14, - P. 5 -80.
26. Hunt H.V., et al. Millet across Eurasia: chronology and context of early records of the genera *Panicum* and *Setaria* from archaeological sites in the old world // *Veg. Hist. Archaeobot.* – 2008. – N.17. – P. 5 - 18. doi: 10.1007/s00334-008-0187-1
27. Tester M., and Langridge P. (2010). Breeding technologies to increase crop production in a changing world // *Science*. – 2010. – N.327. – P. 818 - 822. doi: 10.1126/science.1183700
28. Dai A. (2011). Drought under global warming: a review // *Wiley Interdiscip. Rev. Clim. Chang.* – 2011. – N.2. – P. 45 - 65. doi: 10.1002/wcc.81
29. Plaza-Wüthrich S., and Tadele Z. Millet improvement through regeneration and transformation. *Biotechnol // Mol. Biol. Rev.* – 2012. -N. 7. – P. 48 -61. doi: 10.5897/BMBR12.001
30. Электронный ресурс: <https://themillet.org/a-brief-history-of-millet>

31. Ambati K., Sucharitha K.V. Millets- review on nutritional profiles and health benefits // *Int J Recent Sci Res.* – 2019. – N.10(7). – P. 33943 – 33948.
32. Banik P., Sharma R.C. (2009), Yield and resource utilization efficiency in baby corn – legume - intercropping system in the Eastern Plateau of India // *J. Sustain. Agr.* – 2009. – N.33. – P. 379–395. doi:10,1080/10440040902834970
33. Аринов К., Мусынов К., Шестакова Н., Серекпаев А., Апушев А. Растениеводство. Учебник. / под редакцией профессора Аринова К. – Астана: Фолиант, 2016. - 584 с.
34. Nithiyantham S., Kalaiselvi P., Mahomoodally M.F., Zengin G., Abirami A., Srinivasan G. Nutritional and functional roles of millets // *A review. J. Food Biochem.* – 2019. – N.43. – P. 1 - 10. doi: 10,1111/jfbc,12859
35. Nithiyantham S., Kalaiselvi P., Mahomoodally M.F., Zengin G., Abirami A., Srinivasan G. Nutritional and functional roles of millets // *A review. J. Food Biochem.* – 2019. – N.43. – P.1 – 10. doi: 10,1111/jfbc,12859
36. Anitha S., Govindaraj M., Kane-Potaka J. Balanced amino acid and higher micronutrients in millets complements legumes for improved human dietary nutrition // *Cereal Chem.* - 2020. – N.97. – P.74 – 84. doi: 10,1002/cche,10227
37. Rao D.B., Malleshi N.G., Annor G.A., Patil J.V. Millets Value Chain for Nutritional Security: A Replicable Success Model from India // *Indian Institute of Millets Research (IIMR). Hyderabad, India – 2017. Nutritional and health benefits of millets.* – 112 p.
38. Birania S., Rohilla P., Kumar R., Kumar N. Post harvest processing of millets // *A review on value added products. Int. J. Chem. Stud.* – 2020. – N.8. – P.1824 – 1829. doi: 10,22271/chemi,2020,v8,i1aa,8528
39. Ramadoss D.P., Sivalingam N. Vanillin extracted from Proso and Barnyard millets induce apoptotic cell death in HT-29 human colon cancer cell line // *Nutr. Cancer.* – 2020. – N.72. – P.1422 – 1437. doi: 10,1080/01635581,2019,1672763
40. Yang R., Shan S., Zhang C., Shi J., Li H., Li Z. Inhibitory Effects of Bound Polyphenol from Foxtail Millet // Bran on Colitis-Associated Carcinogenesis by the Restoration of Gut Microbiota in a Mice Model. *ACS Appl. Mater. Interfaces.* – 2020. – N.68. – P.3506 – 3517. doi: 10,1021/acs,jafc,0c00370
41. Vedamanickam R., Anandan P., Bupesh G., Vasanth S. Study of millet and non-millet diet on diabetics and associated metabolic syndrome // *Biomedicine.* – 2020. – N.40. – P.55–58. doi: 10,51248/,v40i1,102,
42. Hegde P.S., Rajasekaran N.S., Chandra T.S. Effects of the antioxidant properties of millet species on oxidative stress and glycemic status in alloxan-induced rats // *Nutr. Res.* – 2005. - №25. – P.1109 – 1120. doi: 10,1016/j.nutres,2005,09,020
43. Ren X., Yin R., Hou D., Xue Y., Zhang M., Diao X., Zhang Y., Wu J., Hu J., Hu X., et al. The glucose-lowering effect of foxtail millet in subjects with impaired glucose tolerance // *A self-controlled clinical trial. Nutrients.* – 2018. – N.10. – P. 1509. doi: 10,3390/nu10101509

44. Chen Y., Xu J., Ren Q. The Effect of Millet Porridge on the Gastrointestinal Function in Mice // J. Food Nutr. Res. – 2018. – N.6. – P.152 – 157. doi: 10,12691/jfnr-6-3-3
45. Rao D. B., Malleshi N.G., Annor G.A., Patil J.V. Millets Value Chain for Nutritional Security // A Replicable Success Model from India, Indian Institute of Millets Research (IIMR). Hyderabad. India. – 2017., Nutritional and health benefits of millets. - 112 p.
46. Nainwal K. Conservation of minor millets for sustaining agricultural biodiversity and nutritional security // J. Pharmacogn. Phytochem. – 2018. – P.1576 – 1580.
47. Anbukkani P., Balaji S.J., Nithyashree M.L., Production and consumption of minor millets in India-a structural break analysis // Ann. Agric. Res. New Ser. – 2017. – N.38. – P.1 – 8.
48. Bandyopadhyay T., Jaiswal V., Prasad M. The Foxtail Millet Genome // Springer; Berlin/Heidelberg, Germany, Nutrition potential of foxtail millet in comparison to other millets and major cereals – 2017. – P. 123 - 135.
49. Nakarani U.M., Singh D., Suthar K.P., Karmakar N., Faldu P., Patil H.E. Nutritional and phytochemical profiling of nutraceutical finger millet (*Eleusine coracana* L.) genotypes // Food Chem. – 2021. – N.341. – P. 128 – 271. doi: 10,1016/j,foodchem,2020,128271
50. Disseka W.K., Faulet M.B., Koné F.M.T., Gnanwa M.J., Kouamé L.P. Phytochemical composition and functional properties of millet (*Pennisetum glaucum*) flours fortified with sesame (*Sesamum indicum*) and moringa (*Moringa oleifera*) as a weaning food // Adv. Res. – 2018. – N.15. – P.1 - 11. doi: 10,9734/AIR/2018/42811
51. Nithiyantham S., Kalaiselvi P., Mahomoodally M. F., Zengin G., Abirami A., Srinivasan G. Nutritional and functional roles of millets // A review. J. Food Biochem. – 2019. – N.43. – P.12859. doi: 10,1111/jfbc,12859,
52. Bandyopadhyay T., Jaiswal V., Prasad M. The Foxtail Millet Genome, Springer; Berlin // Heidelberg, Germany. Nutrition potential of foxtail millet in comparison to other millets and major cereals. – 2017. – P. 123 – 135.
53. Nakarani U.M., Singh D., Suthar K.P., Karmakar N., Faldu P., Patil H.E. Nutritional and phytochemical profiling of nutraceutical finger millet (*Eleusine coracana* L.) genotypes // Food Chem. – 2021. – N.341. – P.128271. doi: 10,1016/j,foodchem,2020,128271.
54. Disseka W.K., Faulet M.B., Koné F.M.T., Gnanwa M.J., Kouamé L.P. Phytochemical composition and functional properties of millet (*Pennisetum glaucum*) flours fortified with sesame (*Sesamum indicum*) and moringa (*Moringa oleifera*) as a weaning food // Adv. Res. – 2018. – N.15. – P.1 – 11. doi: 10,9734/AIR/2018/42811
55. Jukanti A., Gowda C.L., Rai K., Manga V., Bhatt R. Crops that feed the world 11, Pearl Millet (*Pennisetum glaucum* L.) // An important source of food security, nutrition and health in the arid and semi-arid tropics, Food Secur – 2016. - N.8. – P.307 - 329. doi: 10,1007/s12571-016-0557-y

56. Nithiyantham S., Kalaiselvi P., Mahomoodally M.F., Zengin G., Abirami A., Srinivasan G. Nutritional and functional roles of millets // A review. J. Food Biochem. – 2019. – N.43. e.12859. doi: 10.1111/jfbc.12859
57. Dayakar Rao B., Bhaskarachary K., Arlene Christina G., Sudha Devi G., Vilas A.T., Tonapi A. Nutritional and Health Benefits of Millets // ICAR_Indian Institute of Millets Research (IIMR). Hyderabad. Indian. – 2017. - 112 p.
58. Nithiyantham S., Kalaiselvi P., Mahomoodally M.F., Zengin G., Abirami A., Srinivasan G. Nutritional and functional roles of millets // A review. J. Food Biochem. – 2019. – N.43. E 12859. doi: 10.1111/jfbc.12859
59. Nithiyantham S., Kalaiselvi P., Mahomoodally M.F., Zengin G., Abirami A., Srinivasan G. Nutritional and functional roles of millets // A review. J. Food Biochem. – 2019. – N.43. E 12859. doi: 10.1111/jfbc.12859,
60. Bandyopadhyay T., Jaiswal V., Prasad M. The Foxtail Millet Genome // Springer. Berlin/Heidelberg. Germany. – 2017. - P. 123–135.
61. Nakarani U.M., Singh D., Suthar K.P., Karmakar N., Faldu P., Patil H.E. Nutritional and phytochemical profiling of nutraceutical finger millet (*Eleusine coracana* L.) genotypes // Food Chem. – 2021. – N.341. 128271. doi: 10.1016/j.foodchem.2020.128271
62. Disseka W.K., Faulet M.B., Koné F.M.T., Gnanwa M.J., Kouamé L.P. Phytochemical composition and functional properties of millet (*Pennisetum glaucum*) flours fortified with sesame (*Sesamum indicum*) and moringa (*Moringa oleifera*) as a weaning food // Adv. Res. – 2018. – N.15. – P.1 - 11. doi: 10.9734/AIR/2018/42811
63. Bora P., Ragae S., Marcone M. Effect of parboiling on decortication yield of millet grains and phenolic acids and in vitro digestibility of selected millet products // Food Chem. – 2019. – N.274. – P.718 - 725. doi: 10.1016/j.foodchem.2018.09.010
64. Hittalmani S., Mahesh H., Shirke M.D., Biradar H., Uday G., Aruna Y., Lohithaswa H., Mohanrao A.J.B.g. Genome and transcriptome sequence of finger millet (*Eleusine coracana* (L.) Gaertn.) provides insights into drought tolerance and nutraceutical properties // BMC Genom. – 2017. – N.18. – 465 p. doi: 10.1186/s12864-017-3850-z
65. Singh N., David J., Thompson D., Seelam B.S., Rajput H., Morya S. Effect of roasting on functional and phytochemical constituents of finger millet (*Eleusine coracana* L.) // Pharma Innov. J. – 2018. – N.7. – P. 414 -418
66. Sharma D., Jamra G., Singh U.M., Sood S., Kumar A. Calcium biofortification: Three pronged molecular approaches for dissecting complex trait of calcium nutrition in finger millet (*Eleusine coracana*) for devising strategies of enrichment of food crops // Front. Plant Sci. – 2017. – N.7. – 2028p. doi: 10.3389/fpls.2016.02028.
67. Jukanti A., Gowda C.L., Rai K., Manga V., Bhatt R. Crops that feed the world 11. Pearl Millet (*Pennisetum glaucum* L.): An important source of food security, nutrition and health in the arid and semi-arid tropics // Food Secur. – 2016. – N.8. – P.307 - 329. doi: 10.1007/s12571-016-0557-y.

68. Zeeman S.C., Kossmann J., Smith A.M. Starch: its metabolism, evolution, and biotechnological modification in plants // *Annu Rev Plant Biol.* - 2010. - N.61. - P. 209 - 234.
69. Yamanaka S., Nakamura I., Watanabe K.N., Sato Y-I. Identification of SNPs in the waxy gene among glutinous rice cultivars and their evolutionary significance during the domestication process of rice // *Theor Appl Genet.* - 2004. - N.108. - P.1200 - 1204.
70. Yang Q.H., Zhang W.L., Li J., Gong X.W. Physicochemical Properties of Starches in Proso (Non-Waxy and Waxy) and Foxtail Millets (Non-Waxy and Waxy) // *Molecules.* - 2019. - N.24.1743. doi: 10.3390/molecules24091743
71. Ashogbon A.O., Akintayo E.T. Recent trend in the physical and chemical modification of starches from different botanical sources: a review // *Starch-Starke.* - 2014. - N.66. - P.41 - 57. doi: 10.1002/star.201300106
72. Kapusniak K., Nebesny E. Enzyme-resistant dextrins from potato starch for potential application in the beverage industry // *Carbohydr. Polym.* - 2017. - N.172. - P.152-158.
73. Jeong O., Shin M. Preparation and stability of resistant starch nanoparticles, using acid hydrolysis and cross-linking of waxy rice starch // *J. Food Chem.* - 2018. - N.256. - P. 77-84. doi:10.1016/j.foodchem.2018.02.098
74. Nasrin T.A.A., Anal A.K. Resistant starch III from culled banana and its functional properties in fish oil emulsio // *J. Food Hydrocolloid.* - 2014. - N.35. - P. 403 - 409. doi:10.1016/j.foodhyd.2013.06.019
75. Ashogbon A.O., Akintayo E.T. Recent trend in the physical and chemical modification of starches from different botanical sources // *A review. Starch-Starke.* - 2014. - N.66. - P.41-57. doi: 10.1002/star.201300106
76. Yang G.M. Comparison of native resistant starch of green banana by using different methods // *J. Food Sci. Technol.* - 2011. - N.36. - P. 256 - 259.
77. Jiang F., Du C.W., Jiang W.Q., Wang L.Y., Du S.K. The preparation, formation, fermentability, and applications of resistant starch // *Int. J. Biol. Macromol.* - 2020. - N.150. - P.1155 - 1161. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2019.10.124
78. Nasrin T.A.A., Anal A.K. Resistant starch III from culled banana and its functional properties in fish oil emulsion // *J. Food Hydrocolloid.* - 2014. - N.35. - P.403 - 409. doi: 10.1016/j.foodhyd.2013.06.019
79. Nasrin T.A.A., Anal A.K. Enhanced oxidative stability of fish oil by encapsulating in culled banana resistant starch-soy protein isolate based microcapsules in functional bakery products // *J. Food Sci. Technol.* - 2015. - N.52. - P. 5120 - 5128. doi: 10.1007/s13197-014-1606-1
80. Kapusniak K., Nebesny E. Enzyme-resistant dextrins from potato starch for potential application in the beverage industry // *Carbohydr. Polym.* - 2017. - N.172. - P.152-158
81. Regassa A., Nyachoti C.M. Application of resistant starch in swine and poultry diets with particular reference to gut health and function // *J. Anim. Nutr.* - 2018. - N.4. - P. 305-310. doi: 10.1016/j.aninu.2018.04.001
82. Ma Z., Yin X.X., Hu X.Z. Structural characterization of resistant starch isolated from Laird lentils (*Lens culinaris*) seeds subjected to different processing

treatments // Food Chem. – 2018. – N.263. – P. 163 - 170. doi: 10.1016/j.foodchem.2018.04.122

83. Jeong O., Shin M. Preparation and stability of resistant starch nanoparticles, using acid hydrolysis and cross-linking of waxy rice starch. // J. Food Chem. – 2018. – N.256. – P.77 - 84. doi: 10.1016/j.foodchem.2018.02.098

84. Raigond P., Ezekiel R., Raigond B. Resistant starch in food // A review. J. Sci. Food Agric. – 2015. – N.95. – P.1968 - 1978. doi: 10.1002/jsfa.6966

85. Djurle S., Andersson A.A.M., Andersson R. Effects of baking on dietary fibre, with emphasis on beta-glucan and resistant starch, in barley breads // J. Cereal Sci. – 2018. – N.79. – P. 449 - 455. doi: 10.1016/j.jcs.2017.10.017

86. Lin L.S., Guo D.W., Huang J. Molecular structure and enzymatic hydrolysis properties of starches from high-amylose maize inbred lines and their hybrids // Food Hydrocolloid. – 2016. – N.58. – P.246 - 254. doi: 10.1016

87. Xiao Y., Liu H., Wei T. Differences in physicochemical properties and in vitro digestibility between tartary buckwheat flour and starch modified by heat-moisture treatment // LWT Food Sci. Technol. – 2017. – N.86. – P.285 - 292. doi: 10.1016/j.lwt.2017.08.001

88. Chao G.M., Gao J.F., Liu R., Wang L., Li C., Wang Y. Starch physicochemical properties of waxy proso millet (*Panicum miliaceum L.*) // Starch-Starke. – 2015. – N.66. – P.1005–1012. doi: 10.1002/star.201400018

89. Li K.H., Zhang T.Z., Narayanamoorthy S., Jin C., Sui Z.Q., Li Z.J. Diversity analysis of starch physicochemical properties in 95 proso millet (*Panicum miliaceum L.*) accessions. // Food Chem. – 2020. – N.324. 126863. doi: 10.1016/j.foodchem.2020.126863

90. Kim H.R., Hong J.S., Ryu A.-R. Combination of rice varieties and cooking methods resulting in a high content of resistant starch // Cereal Chem. – 2020. – N.97. – P.149 - 157. doi: 10.1002/cche.10221

91. Kumar S.R., Sadiq M.B., Anal A.K., Comparative study of physicochemical and functional properties of pan and microwave cooked underutilized millets (proso and little) // LWT. – 2020. – N.128. 109465.

92. Яшевский И.В. Селекция и семеноводство проса. – М.: Агропромиздат, 1987. - 256 с.

93. Das S., Khound R., Santra M., Santra D.K. Beyond bird feed: proso millet for human health and environment // Agriculture 9. – 2019. – 64p.

94. Rose D.J., Santra D.K. Proso millet (*Panicum miliaceum L.*) fermentation for fuel ethanol production // Ind. Crops Prod. – 2013. – N.43.- P. 602–605.

95. Singh P., Boote K., Kadiyala M., Nedumaran S., Gupta S., Srinivas K., Bantilan M. An assessment of yield gains under climate change due to genetic modification of pearl millet // Sci. Total Environ. – 2017. – N.601. – P.1226 - 1237. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.06.002

96. Минкевич И. А. Растениеводство. – М: Изд-во Высшая школа, 1965. – 534 с.

97. Ullah A., Ahmad I., Ahmad A., Khaliq T., Saeed U., Habib-ur-Rahman M., Hussain J., Ullah S., Hoogenboom G. Assessing climate change impacts on pearl

millet under arid and semi-arid environments using CSM-CERES-Millet model // Environ. Sci. Pollut. Res. – 2019. – N.26. – P.6745 - 6757. doi: 10.1007/s11356-018-3925

98. Seghatoleslami M.J., Kafi M., Majidi E. (2008). Effect of drought stress at different growth stages on yield and water use efficiency of five proso millet (*Panicum miliaceum L.*) genotypes // Pak. J. Bot. – 2008. – N.40. – P.1427 – 1432.

99. Amadou I., Gounga M.E., Le G.W. Millets: nutritional composition, some health benefits and processing-A review. // Emirates J. Food Agric. – 2013. – N.25. – P. 501–508. 10.9755/ejfa.v25i7.12045

100. Bhattarai B., Singh S., West C.P., Ritchie G.L., Trostle C.L. Effect of deficit irrigation on physiology and forage yield of forage sorghum, pearl millet, and corn // Crop Sci. – 2020. – N.60. – P. 2167 - 2179. doi: 10.1002/csc2.20171

101. Yadav T., Kumar A., Yadav R., Yadav G., Kumar R., Kushwaha M. Salicylic acid and thiourea mitigate the salinity and drought stress on physiological traits governing yield in pearl millet-wheat // Saudi J. Biol. Sci. – 2020. – N.27. – P. 2010 - 2017. doi: 10.1016/j.sjbs.2020.06.030

102. Matsuura A., Tsuji W., An P., Inanaga S., Murata K. Effect of pre-and post-heading water deficit on growth and grain yield of four millets // Plant Prod. Sci. – 2012. – N.15. – P. 323 - 331. doi: 10.1626/pp.s.15.323

103. Winkel T., Renno J.-F., Payne W. Effect of the timing of water deficit on growth, phenology and yield of pearl millet (*Pennisetum glaucum (L.) R. Br.*) grown in Sahelian conditions // J. Exp. Bot. – 1997. – N.48. – P. 1001-1009. doi: 10.1093/jxb/48.5.1001

104. Abraha M.T., Hussein S., Laing M., Assefa K. Genetic management of drought in tef: Current status and future research directions // Glob. J. Crop Soil Sci. Plant Breed. – 2015. – N.3. – P.156 – 161.

105. Bitá C. E., Zenoni S., Vriezen W. H., Mariani C., Pezzotti M., Gerats T. Temperature stress differentially modulates transcription in meiotic anthers of heat-tolerant and heat-sensitive tomato plants // BMC Genomics - 2011. - № 12 – P. 384. doi: 10.1186/1471-2164-12-384

106. Rockström J., Falkenmark M. Agriculture: Increase water harvesting in Africa // Nat. News. – 2015. 519:283. doi: 10.1038/519283a.

107. Bitá C., Gerats T. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: Scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. // Front. Plant Sci. - 2013. - № 4 - P. 273. doi:10.3389/fpls.2013.00273.

108. Zhao C., Liu B., Piao S., Wang X., Lobell D.B., Huang Y., Huang M., Yao Y., Bassu S., Ciais P. Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2017. – N.114. – P.9326–9331. doi: 10.1073/pnas.1701762114.

109. Hu X., Wang J., Lu P., and Zhang H. Assessment of genetic diversity in broomcorn millet (*Panicum miliaceum L.*) using SSR markers // J. Genet. Genomics. – 2009. – N.36. – P. 491–500. doi: 10.1016/S1673-8527(08)60139-3

110. Karam D., Westra P., Nissen S.J., Ward S.M., and Figueiredo J.E.F. Genetic diversity among proso millet (*Panicum miliaceum*) biotypes assessed by

AFLP technique // *Planta Daninha*. – 2004. – N.22. – P. 167–174. doi: 10.1590/S0100-83582004000200001

111. Singh M., Upadhyaya H.D. Genetic and genomic resources for grain cereals improvement // Academic Press. – 2016. – P.: 253–289. 10.1016/B978-0-12-802000-5.00006-X

112. Upadhyaya H.D., Reddy K.N., Gowda C.L.L. Pearl millet germplasm at ICRISAT genebank-status and impact // *J. SAT Agricul.* – 2007. Res. 3. – P.1–5.

113. Yadav O.P., Mitchell S.E., Fulton T.M., Kresovich S. Transferring molecular markers from sorghum, rice and other cereals to pearl millet and identifying polymorphic markers // *An Open Access Journal published by ICRISAT*. – 2008. – N. 6. – P.1–4.

114. Elshire R.J., Glaubitz J.C., Sun Q., Poland J.A., Kawamoto K., Buckler E.S., et al. A Robust, Simple Genotyping- By-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species // *PLoS One*. – N. 6. – 2011. e19379. 10.1371/journal.pone.0019379

115. Huang Y.-F., Poland J.A., Wight C.P., Jackson E.W., Tinker N.A. Using Genotyping-By-Sequencing (GBS) for Genomic Discovery in Cultivated Oat // *PloS one*. – N. 9. – 2014. e102448. 10.1371/journal.pone.0102448, 2014

116. Alipour H., Bihanta M.R., Mohammadi V., Peyghambari S.A., Bai G., Zhang G. Genotyping-by-sequencing (GBS) Revealed Molecular Genetic Diversity of Iranian Wheat Landraces and Cultivars // *Front. Plant Sci.* - N.8. – 2017. 1293p. 10.3389/fpls.2017.01293

117. Geleta M., Gustafsson C., Glaubitz J., Ortiz R. High-density Genetic Linkage Mapping of *Lepidium* Based on Genotype-By-Sequencing and Segregating Contig Tag Haplotypes // *Front. Plant Sci.* - N.11. – 2020. 448p. 10.3389/fpls.2020.00448

118. Hammenhag C., Saripella G. V., Ortiz R., Geleta M. QTL Mapping for Domestication-Related Characteristics in Field Cress (*Lepidium Campestre*) - a Novel Oil Crop for the Subarctic Region // *Genes* 11. 1223. 10.3390/genes11101223.

119. Batley J., Edwards D. SNP Applications in Plants in Association Mapping in Plants // Springer. – 2007. – P. 95–102. 10.1007/978-0-387-36011-9_6

120. Tsehay S., Ortiz R., Johansson E., Bekele E., Tesfaye K., Hammenhag C., et al. New Transcriptome-Based SNP Markers for Noug (*Guizotia Abyssinica*) and Their Conversion to KASP Markers for Population Genetics Analyses. // *Genes* 11. – 2020. 1373. 10.3390/genes11111373

121. Zou C., Li L., Miki D., Li D., Tang Q., Xiao L., Rajput S., Deng P., Peng L., Jia W., Huang R., Zhang M., Sun Y., Hu J., Fu X., Schnable P.S., Chang Y., Li F., & Zhang H. The genome of broomcorn millet. // *Nature Communications*. – 2019. – N.10(1). 10.1038/s41467-019-08409-5

122. Hamoud M.A., Haroun S.A., Macleod R.D., & Richards A.J. Cytological relationships of selected species of *Panicum L.* // *Biologia Plantarum*. – 1994. – N.36(1). – P.37 - 45. 10.1007/BF02921265

123. Hunt H.V., Moots H.M., Graybosch R.A., Jones H., Parker M., Romanova O., Jones M.K., Howe C.J., & Trafford K. Waxy phenotype evolution in

the allotetraploid cereal broomcorn millet: Mutations at the GBSSI locus in their functional and phylogenetic context // *Molecular Biology and Evolution*. – 2013. – N.30(1). – P. 109–122.

124. Upadhyaya H.D., Sharma S., Gowda C.L.L., Reddy V.G., & Singh S. Developing proso millet (*Panicum miliaceum* L.) core collection using geographic and morpho-agronomic data // *Crop Pasture Science*. – 2011. – N.62. – P. 383–389. 10.1071/CP10294

125. Hunt H.V., Campana M.G., Lawes M.C., Park Y.J., Bower M.A., Howe C.J., & Jones M.K. Genetic diversity and phylogeography of broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) across Eurasia // *Molecular Ecology*. – N.20(22). – P. 4756–4771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05318.x>

126. Shi J., Wang H., Hazebroek J., Ertl D. S., Harp T. The maize low-phytic acid 3 encodes a myo-inositol kinase that plays a role in phytic acid biosynthesis in developing seeds // *Plant J*. – 2005. – N.42. – P.408–419.

127. Boukail S., Macharia M., Miculan M., Masoni A., Calamai A., Palchetti E., & Dell'Acqua M. Genome wide association study of agronomic and seed traits in a world collection of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) // *BMC Plant Biology*. – 2021. – N.21(1). – 330p. 10.1186/s12870-021-03111-5

128. Li et al., Li C., Liu M., Sun F., Zhao X., He M., Li T., Lu P., & Xu Y. (2021). Genetic divergence and population structure in weedy and cultivated broomcorn millets (*Panicum miliaceum* L.) revealed by specific-locus amplified fragment sequencing (SLAF-Seq) // *Frontiers in Plant Science*. – 2021. 12(June). – P. 1–14. 10.3389/fpls.2021.688444

129. Li C., Liu M., Sun F., Zhao X., He M., Li T., Lu P., & Xu Y. Genetic divergence and population structure in weedy and cultivated broomcorn millets (*Panicum miliaceum* L.) revealed by specific-locus amplified fragment sequencing (SLAF-Seq) // *Frontiers in Plant Science*. – 2021. 12(June). – P.1–14. 10.3389/fpls.2021.688444

130. Graybosch R.A., and Baltensperger D.D. Evaluation of the waxy endosperm trait in proso millet (*Panicum miliaceum*). // *Plant Breed*. – 2009. – N.128. – P.70–73. doi: 10.1111/j.1439-0523.2008.01511.x

131. Hu Y.G., Zhu J., Liu F., Zhang Z., Chai Y., and Weining S. Genetic diversity among Chinese landraces and cultivars of broomcorn millet (*Panicum miliaceum*) revealed by the polymerase chain reaction // *Ann. Appl. Biol*. – 2008. – N.153. – P. 357–364. doi: 10.1111/j.1744-7348.2008.00263.x

132. Hunt H.V., Badakshi F., Romanova O., Howe C.J., Jones M.K., and Heslop-Harrison J.S.P. (2014). Reticulate evolution in *Panicum* (*Poaceae*): the origin of tetraploid broomcorn millet, *P. miliaceum* // *J. Exp. Bot*. – 2014. – N.65. – P. 3165–3175. doi: 10.1093/jxb/eru161

133. Araki M., Numaoka A., Kawase M., and Fukunaga K. Origin of waxy common millet, *Panicum miliaceum* L in Japan // *Genet. Res. Crop Evol*. – 2012. – N.59. – P. 1303–1308. doi: 10.1007/s10722-011-9755-9

134. Rose D.J., and Santra D. K. Proso millet (*Panicum miliaceum* L.) fermentation for fuel ethanol production // *Ind. Crops Prod*. – 2013. – N.43. – P. 602–605. doi: 10.1016/j.indcrop.2012.08.010.

135. Цыганков И.Г., Цыганков В.И. Просо в Западном Казахстане. – Актобе: ТОО «ИПЦ – Көкжиек», 2006. – 132 с.
136. Zeeman S.C., Kossmann J., Smith A.M. 2010. Starch: its metabolism, evolution, and biotechnological modification in plants // *Annual Review of Plant Biology*. – 2010. – N.61. – P. 209–234.
137. Tetlow I.J. 2011. Starch biosynthesis in developing seeds // *Seed Science Research*. – 2011. – N.21. – P. 5–32.
138. Buléon A., Colonna P., Planchot V., Ball S. 1998. Starch granules: structure and biosynthesis // *International Journal of Biological Macromolecules*. – 1998. – N.23. – P.85–112.
139. Tetlow I.J. Starch biosynthesis in developing seeds // *Seed Science Research*. – 2011. – N.21. – P. 5–32.
140. Shaik S.S., Carciofi M., Martens H.J., Hebelstrup K.H., Blennow A. Starch bioengineering affects cereal grain germination and seedling establishment // *Journal of Experimental Botany*. – 2014. – N.65. – P.2257–2270.
141. Domon E., Saito A., Takeda K. Comparison of the waxy locus sequence from a non-waxy strain and two waxy mutants of spontaneous and artificial origins in barley // *Genes & Genetic Systems*. – 2002. – N.77. – P. 351–359.
142. Denyer K.A.Y., Johnson P., Zeeman S., Smith A.M. The control of amylose synthesis // *Journal of Plant Physiology*. – 2001. – N.158. – P. 479–487.
143. Hebelstrup K.H., Christiansen M.W., Carciofi M., Tauris B., Brinch-Pedersen H., Holm P.B. 2010. UCE: A uracil excision (USER)-based toolbox for transformation of cereals // *Plant Methods*. – 2010. – N.6. - 15p.
144. Hixon R.M., Brimhall R. Waxy cereals and red iodine starches / in *Starch and its Derivatives* ed. Radley J. A. - London: Chapman and Hall, 1968. – P. 247–281
145. Sano Y. Differential regulation of waxy gene expression in rice endosperm // *Theor. Appl. Genet.* – 1984. – N.68. – P.467–473.
146. Van K., Onoda S., Kim M. Y., Kim K. D., Lee S. H. (2008). Allelic variation of the Waxy gene in foxtail millet (*Setaria italica* L.) P. Beauv. by single nucleotide polymorphisms. // *Mol. Genet. Genomics*. – 2008. – N.279. – P.255–266.
147. Isshiki K., Morino K., Nakajima M., Okagaki R.J., Wessler S.R., Izawa T., et al. (1998). A naturally occurring functional allele of the rice waxy locus has a GT to TT mutation at the 5' splice site of the intron // *Plant J.* – 1998. – N.15. – P. 133–138.
148. Hunt H.V., Denyer K., Packman L.C., Jones M.K., Howe C.J. Molecular basis of the waxy endosperm starch phenotype in broomcorn millet // *Mol. Biol. Evol.* – 2010. – N.27. – P.1478-1494
149. Takei E., Sakamoto S. (1989). Further analysis of geographical variation of heading response to daylength in foxtail millet (*Setaria italica* P. Beauv.) // *Jpn. J. Breed.* – 1989. – N.39. – P. 285–298.
150. Vinoth A., Ravindhran R. Biofortification in Millets: A Sustainable Approach for Nutritional Security // *Front Plant Sci.* – 2017. – N.8. – 29p. doi: 10.3389/fpls.2017.00029. PMID: 28167953; PMCID: PMC5253353

151. Huang X., Feng Q., Qian Q., Zhao Q., Wang L., Wang A., et al. (2009). High-throughput genotyping by whole-genome resequencing // *Genome. Res.* – 2009. – N.19. – P.1068–1076.
152. Muthamilarasan M., Prasad M. Advances in *Setaria* genomics for genetic improvement of cereals and bioenergy grasses // *Theor. Appl. Genet.* – 2015. – N.128. – P.1–14.
153. Bennetzen J.L., Schmutz J., Wang H., Percifield R., Hawkins J., Pontaroli A.C., et al. Reference genome sequence of the model plant *Setaria* // *Nat. Biotechnol.* – 2012. – N.30. – P.555–561.
154. Zhang L.Z., Liu R.H. Phenolic and carotenoid profiles and antiproliferative activity of foxtail millet // *Food Chem.* – 2015. - №174. – P.495–501.
155. Bai H., Cao Y., Quan J., Dong L., Li Z., Zhu Y., et al. Identifying the genome-wide sequence variations and developing new molecular markers for genetics research by re-sequencing a landrace cultivar of foxtail millet // *PLoS ONE.* – 2013. – N.8. e73514 10.1371/journal.pone.0073514
156. Баранов О.К. Иммунохимический анализ эволюции белков // *Усп. совр. биол.* - 1972.- № 4 (6). - С. 420 – 438.
157. Li P., He W., Wu G. Composition of amino acids in foodstuffs for humans and animals // *Adv. Exp. Med. Biol.* – 2021. – P.189–210.
158. Lynch J.M., Barbano D.M. Kjeldahl nitrogen analysis as a reference method for protein determination in dairy products // *J. AOAC Int.* – 1999. – N.82. – P.1389–1398. doi: 10.1093/jaoac/82.6.1389.
159. Конарев А.В. Использование молекулярных маркеров в работе с генетическими ресурсами растений // *С. – х. биология.* - 1998. - №5.- С. 3 – 24.
160. Электронный ресурс: <https://studizba.com/lectures/selskoe-hozjajstvo-i-pischevaja-promyshlennost/belki/29229-belki-zlakov.html>
161. Горбачева С.Н. Изменчивость фракционного состава белка селекционных образцов проса // *Вклад молодых ученых Украины в интенсификацию с.-х. производства. Ч.1.* – Харьков - 1987. – С. 48.
162. Amoah E.A., Miller S., Gates R.N. Protein and energy value of pearl millet grain for mature goats // *J. Anim. Sc.* - 1998. - Vol. 76. - N7.
163. Кудрявцев А.М. Маркер-опосредованная селекция растений // *Молекулярная и прикладная генетика.* - 2010. - Т. 9. - С. 28-31.
164. Badaeva E.D., et al. Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution // *Genome.* - 2007. - Vol.50. - P.1-20.
165. Позднякова О.В., Матюшев В.В., Аникиенко Т.И. Биохимия зерна, продуктов его переработки и комбикормов // *Учеб. пособие Краснояр. гос. аграр. ун-т.* – Красноярск, 2009. – 198 с.
166. Конарев В.Т., Чмелева З.В. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции // *Теоретические основы селекции.* -М.: Изд-во Колос, 1993. - Т. 1. - 448 с.
167. Конарев А.В. Использование молекулярных маркёров в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции // *Аграрная Россия.* - 2006. - № 6. - С. 4–22.

168. Введенская И.О., Ваухан Д.А., Курцева А.Ф. и др. Оценка генетического разнообразия проса обыкновенного (*Panicum miliaceum L.*) на основе использования ДНК-маркёров // Сельскохозяйственная биология. - 2002. - № 5. - С. 56-63.
169. Электронные ресурс: <https://world-nan.kz/blogs/dobavlenie-navoza-v-pochvu-sokraschaet-vybrosov-azota>
170. Электронные ресурс: <https://scfh.ru/papers/i-dusha-vozdoditsya-kak-zerna-prosa/>
171. article of Tsigankov
172. Буянкин В.И., Кучеров В.С. Просо Приуралья // Зерновые культуры. - 1989. - № 2. - С. 10-11.
173. Титков В. И. Просо и гречиха в Оренбуржье // Оренбург. - 1994. - 92 с.
174. Цыганков И.Г., Цыганков В.И. [и др]. Технологии возделывания приоритетных сельскохозяйственных культур / Система ведения сельского хозяйства Актюбинской области: рекомендации. Актюбе: Nobel, 2007. С. 73-96.]
175. Электронный ресурс: <https://agbz.kz/proso-idealnaya-kultura-dlya-suhoj-stepi/>
176. Антимонов А.К. Селекция проса посевного в условиях Среднего Поволжья: дис. ... канд. с.-х. наук. – Кинель, 2004. – 131 с.
177. Германцева Н.И., Селезнева Т.В. Селекция нута на крупность семян // Аграрный вестник Юго-Востока. – 2018. – № 2 (19). – С. 6-8.
178. Зинченко В.И. Масса 1000 зёрен в селекции на продуктивность яровой мягкой пшеницы // Пути увеличения производства и улучшения качества сельскохозяйственной продукции в Казахстане. – Актюбинск. – 1992. – С. 33-34.
179. Зотиков В.И., Варлахова Л.Н., Бобков С.В. Качество зерна сортообразцов гороха, гречихи и проса // Аграрный вестник Юго-Востока. – 2010. – № 1 (4). – С. 26-28.
180. Курцева А.Ф. Генетические ресурсы проса (*Panicum miliaceum L.*) ВНИИР им. Н.И. Вавилова: Сто лет на службе аграрной науке // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2012. – № 4 (4). – С. 57-61.
181. Зотиков В.И., Полухин А.А., Грядунова Н.В., Сидоренко В.С., Хмызова Н.Г. Развитие производства зернобобовых и крупяных культур в России на основе использования селекционных достижений. // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2020. – № 4 (36). – С. 5- 17. DOI: 10.24411/2309-348x-2020-11198
182. Полухин А.А., Зотиков В.И., Сидоренко В.С., В.И. Панарина, Бобков С.В., Бударина Г.А., Грядунова Н.В., Хмызова Н.Г. и другие. Селекционные достижения Федерального научного центра зернобобовых и крупяных культур. Каталог сортов. Орёл: ООО ПФ «Картуш». – 2022. – 204 с.
183. Сокурова Л.Х. Лимитирующие факторы продукционного процесса проса посевного в Кабардино-Балкарии // Известия КБНЦ РАН. – 2020. – № 1 (93). С. 81-87. DOI: 10.35330/1991-6639-2020-1-93-81-87

184. Румянцев А.В., Антимонов А.К., Антимонова О.Н. Итоги и перспективы селекции проса на урожайность и крупяные качества в Поволжском НИИСС имени П. Н. Константинова // *Зернобобовые и крупяные культуры*. - 2012. - №1. - С.77-80.
185. Аниканова З.Ф. Сорты проса и качество пшена // *Селекция и семеноводство*. - 1972. - №1. - С. 38-41.
186. Ильин В.А. Избранные труды. – Саратов, - 1994. - Т. 1. – 278 с
187. 184 Козлов И. В. По родной стране: Книга для внеклассного чтения. - 2-ое. - М: Изд-во Просвещение, 1974. - 320 с.]
188. Сулейменов М.К. Особенности земледелия Северного Казахстана. – Петропавловск: Изд-во Газетный двор, 2017 г. – 294 с.
189. Кузьмин В.П. Селекция и семеноводство зерновых культур в Целинном крае Казахстана. – М.: Колос, 1965. - 263 с.
190. Бакаев Н.М., Ревенский Л.Е. Северный Казахстан, рельеф, климат, почвы // В кн.: Яровая пшеница в Северном Казахстане. – Алма-Ата: Кайнар, 1976. – 227 с.
191. Чупахин В.М. Страна природных контрастов. – Алма-Ата: Казахстан, 1973. – 133 с.
192. Мершин А.П. Физико-химические и агропроизводственные свойства целинных черноземов и темнокаштановых почв Акмолинской области Казахстана. – М.: Изд-во ТСХА, 1956. – Вып. 22. – С. 13-19.
193. Джанпеисов Р. Карбонатные малогумусные черноземы Центрального Казахстана // *Тр. Института почвоведения*. - Т. 9. - Алматы: АН КазССР, 1959.
194. Редков В.В. Почвы Целиноградской области: автореф. канд. с.-х. наук: – Алма-Ата, 1964. – 36 с.
195. Жученко А.А. Эколого-генетические основы адаптивной селекции // *Сельскохозяйственная биология*. – 2000. - №3. - С.3-29.
196. Жученко А.А. Фундаментальные и прикладные научные приоритеты адаптивной интенсификации растениеводства в XXI веке. – Саратов, 2000. – 275 с.
197. Никифорова И.Ю. Оценка адаптивного потенциала проса посевного различных групп спелости по статистическим параметрам, рассчитанным по признаку «урожайность зерна» // *Зернобобовые и крупяные культуры*. – 2015. – №1(13). – С. 71-77
198. Арнольд Б.М. Просо. – М.: Сельхозгиз, 1931. – С. 35 – 42.
199. Бокова З.Н., Пашкевич А.В. Зависимость урожайности и посевных качеств проса от погоды // *Селекция, семеноводство и технология возделывания проса на юго-востоке: Сб. науч. тр.* – Саратов, 1981. – С. 86 – 92
200. Якименко А.Ф. Просо. – М.: Россельхозиздат, 1975. – 148 с
201. Krishnamurthy L., Serraj R., Rai K.N., Hash C.T., Dakheel A.J. Identification of pearl millet *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. lines tolerant to soil salinity // *Euphytica*, 2007. – N.158. – P.179-188.
202. Удовенко Г.В. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям // *ВИР*. - Л. - 1998. - С.62.

203. Bates L.S., Waldern R.P., Teare I.D. Rapid Determination of Free Proline for Water-Stress Studies // *Plant Siol.* - 1973. - V.2. - P.205-207
204. Manjot Singh, Akinbode A. Adedeji Physicochemical, pasting and thermal properties of acid and hydrothermal modified proso millet starch // *An ASABE Meeting Presentation Orlando, Florida, 2016, July 17-20.* DOI: 10.13031/aim.202460194 Paper Number: 2460194.
205. Murray M.G., Thompson W.F. Rapid isolation of high molecular weight DNA // *Nucleic Acids Res.* - 1980. N.8. - P.4321-4325.
206. Araki M., Numaoka A., Kawase M., Fukunaga K. Origin of waxy common millet, *Panicum miliaceum* L. in Japan // *Genet Resour Crop Evol*, 2012.
207. Булатова К.М. Изучение компонентного состава глютеина пшеницы // *Вестник с.-х. науки Казахстана.* - 1985. - №4. - С.37-39.
208. Konovalov Ju.B., Dolgodvorova L.I., Stepanova L.V. i dr. Chastnaja selekcija polevyh kul'tur, Pod red. Ju.B. Konovalova [Field crop selection, Ed. Yu. B. Konovalov], -Agropromizdat, Moscow, 1990.
209. Agafonov N.P., Kurceva A.F. Izuchenie mirovoj kollekcii prosa [Exploring the world collection of millet] // *Metodicheskie ukazaniya Pod red. G.E. Shmaraeva, (VIR, Leningrad, 1988)*
210. Gustafsson A., Dormling I. Dominance and overdominance in phytotron analysis of monohybrid barley // *Hereditas.* – 1972. – Vol. 70(2). – P. 185-216.
211. Шихалеева Г.Н., Будняк А.К., Шихалеев И.И., Иващенко О.Л. Модифицированная методика определения пролина в растительных объектах // *Вестник Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина, Серия: биология, 2014, - Вып. 21. - №1112. - С. 168-172.*
212. Удовенко Г.В. Устойчивость растений к абиотическим стрессам // *Физиологические основы селекции. Теоретические основы селекции. Т, II. Ч. I. С-Пб: ВИР. – 1995. - С. 293-352*
213. Liu J., Zhu J.K., Proline accumulation and saltstressinduced gene expression in a salthypersensitive mutant of *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 1997. – V. 114. – P. 591-596
214. Luo Y., Tang H., Zhang Y. Production of reactive oxygen species and antioxidant metabolism about strawberry leaves to low temperatures // *J. Agr. Sci.* – 2011. – V. 3. – P. 89-96.
215. Aghaee A., Moradi F., Zare-Maivan H., Zarinkamar F., Pour Irandoost H., Sharifi P. Physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage // *Afr. J. Biotechnol.* - 2011. - V. 10 (39). - P. 7617-7621.
216. Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.-K., Bohnert H.J. Plant cellular and molecular responses to high salinity // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 2000. – 51. – P.463-499
217. Франко О.Л., Мело Ф.Р. Осмопротекторы: ответ растений на осмотический стресс // *Физиология растений.* - 2000. - Т.47. - №1. - С.152 - 159.

218. Theriappan P., Accumulation of proline under salinity and heavy metal stress in Cauliflower seedlings / P. Theriappan K. G., Aditya P. Dhasaratham // Journal of Applied Sciences and Environmental Management. - 2011. - V. 15 (2). - P. 251-255.

219. Kavi Kashor P.B., Sreenivasulu N. Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue? // Plant, Cell and Environment. - 2013. - V. 37. - P. 300 - 311. <http://doi.org/10.1111/pce.12157>

220. Электронный ресурс: <https://xn----8sbemlh7ab4a1m,xn--plai/work/1057780/Agrobiologicheskie-osobennosti-vozdelyvaniya-novyx>

221. Li Y., Guan R., Liu Z., Ma Y., Wang L., Li L., Lin F., Luan W., Chen P., Yan Z. Genetic structure and diversity of cultivated soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) landraces in China // Theor. Appl. Genet. – 2008. - N.117. – P. 857-871. doi: 10.1007/s00122-008-0825-0

222. Che Y.H., Li H.J., Yang Y.P., Yang X.M., Li X.Q., Li L.H. On the use of SSR markers for the genetic characterization of the *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn in Northern China // Genet. Resour. Crop Evol. – 2008. – N.55. – P.389–396. doi: 10.1007/s10722-007-9246-1

223. Wang L., Guan R., Zhang X.L., Chang R., Qiu L. Genetic diversity of Chinese cultivated soybean revealed by SSR markers // Crop Sci. – 2006. -N.46. – P.1032–1038. doi: 10.2135/cropsci2005.0051

224. Iashovskii I.V. Seleksiia i semenovodstvo prosa. – Moskva: Agropromizdat, 1987, – 256 s.

225. Sokurova L.H. Limitiruyush'ie faktori produkcionnogo processa prosa posevnogo v KabardinoBalkarii // Izvestiya KBNC RAN. – 2020. N. 1 (93). – P. 81-87. DOI: 10,35330/1991- 6639-2020-1-93-81-87/

226. Антимонов А.К. Селекция проса посевного в условиях Среднего Поволжья: дис. канд. с.-х. наук. – Кинель, 2004. – 131 с.

227. Bu H-Y., Wang X-J., Zhou X-H., Qi W., Liu K., Ge W-J., et al. The ecological and evolutionary significance of seed shape and volume for the germination of 383 species on the eastern Qinghai-Tibet plateau // Folia Geobot. – 2016. - N.51(4). – P.333-341. doi:10,1007/s12224-016-9271-y

228. Cervantes E., Tocino A. Ethylene, free radicals and the transition between stable states in plant morphology // Plant Signal Behav. – 2009. – N.4(5). – P.367–371. doi: 10,4161/psb,4,5,8201

229. Wang X., Luo G., Yang W., Li Y., Sun J., Zhan K., et al. Genetic diversity, population structure and marker-trait associations for agronomic and grain traits in wild diploid wheat *Triticum Urartu* // BMC Plant Biol. – 2017. – N.17(1). – 112p. doi: 10,1186/s12870-017-1058-7

230. Teich A.H. Heritability of grain yield, plant height and test weight of a population of winter wheat adapted to Southwestern Ontario // Theor Appl Genet. – 1984. - N.68(1–2). – P.21–23. doi:10,1007/BF00252304

231. Румянцев А.В., Антимонов А.К., Антимонова О.Н. Итоги и перспективы селекции проса на урожайность и крупяные качества в

Поволжском НИИСС имени П. Н. Константинова // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2012. - № (1). – Р.77-80.

232. Зыкин В.А., Мамонов Л.К. Густота стеблестоя и урожайность яровой пшеницы // Вестник с.-х. науки. - 1969. – N.11. - С. 18-29.

233. Бекк Э.Г. Результаты работы по селекции проса на севере Казахстана // Селекция, семеноводство и технология возделывания проса. – Орел, 1982. – С.47 – 50.

234. Долинный Ю.Ю., Коберницкий В.И. Влияние агроклиматических условий на урожайность проса в Акмолинской области // Диверсификация культур и нулевые технологии в засушливых регионах: сборник докл. междунар. конф. 31 июля – 1 августа 2013г., Шортанды. – Астана, 2013. – С. 290 – 295.

235. Бондаренко А.А. Анализ вариации урожайности и валового сбора зерна по 10 предприятиям Омской области. // Матер. IX междунар. студен. науч. конф. «Студенческий научный форум». – Омск, 2023. – С. 25-30.

236. Kucerova J. Some correlations between parameters of winter wheat technological quality // ActaUniv. Agr. Silvicult. MendelianaeBrunensis. – 2006. – Vol. 54. – N.1. – P. 23–29.

237. Седловский А.И., Мартынов С.П., Мамонов Л.К. Генетико-статистические подходы к теории селекции самоопыляющихся культур. – Алма-Ата: Изд-во «Наука» Казахской ССР, 1982. – 194 с.

238. Кротова Л.А., Белецкая Е.Я. Отбор в популяциях озимо-яровых гибридов пшеницы на основе фенотипических корреляций // Актуальные проблемы биологии и методики ее преподавания в школе и вузе: матер. III междунар. науч.-практ. заоч. конф. - 2015. – С. 26–30.

239. Жученко А.А. Системы земледелия и их развитие. Биологизация, экологизация, энергосбережение, экономика: монография. – Ставрополь, 2011. – С. 19–20.

240. Овчинников Н.Н., Шиханова Н.М. Закономерности онтогенеза однолетних культурных злаков. - М: Наука, 1964. - 184 с.

241. Ничипорович А.А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений / А.А. Ничипорович // В кн.: Физиология фотосинтеза. - М., Изд-во «Наука». - 1982. – С. 7-33.

242. Шатилов И.С., Шаров А.Ф. Динамика ассимилирующей поверхности, интенсивность и продуктивность фотосинтеза, и формирование урожая озимой пшеницы // Изв. ТСХА. - 1978. - № 1. – С. 23-35.

243. Джубатырова С. О формировании листовой поверхности у твердой пшеницы в условиях Западного Казахстана // Селекция и семеноводство. - 2001. № 1 - 2. - С. 54 - 56.

244. Гамзикова О.И., Гудинова Л.Г. Некоторые показатели фотосинтеза сортов пшениц, различающихся по продолжительности вегетационного периода // Селекция и семеноводство зерновых культур в Сибири. - Новосибирск, 1981. – С. 39-47

245. Евдокимова О.А., Кумаков В.А. Фотосинтез и продуктивность растений // Сельскохозяйственная биология. - 2002. - № 5. - С. 34-42.

246. Коберницкий В.И., Долинный Ю.Ю., Волобаева В.А. Изучение параметров площади листьев кормовых культур // Повышение продуктивности и устойчивости кормопроизводства – основа аграрной политики развития животноводства Центрального Казахстана: сб. мат. междунар. научно-практической конференции, посв. 70-летию академика НАН РК Е.Ш. Шаханова. - Караганда, 2014. - С.48-53.

247. Гуляев Б.И. Фотосинтетическая продуктивность агроэкосистем // Физиология и биохимия культурных растений. - 2003. - Т. 35, № 5. - С. 371-381.

248. Гибадуллина Ф.С., Зарипова Л.П. Многофункциональное адаптивное кормопроизводство // Мат. Межд. научн.-практ. конф., посвящ. памяти академика Россельхозакадемии Б.П. Михайличенко. - М., 2013. - С.437-772.

249. Коняева К.С., Акманаев К.С. Влияние минеральных удобрений на урожайность зеленой массы проса в Предуралье // Агрономия, агрохимия, агропочвоведение, агроэкология, общая химия, лесоведение, садово-парковое и садовое строительство, ветеринария и зооинженерия. Пермь. ФГОУ «Пермская ГСХА». – 2010. – С. 36-38.

250. Шпаков А.С. Перспективы использования пахотных угодий в кормопроизводстве Российской Федерации // Кормопроизводство. - 2008. - №11. – С. 2-5.

251. Бенц В.А., Кошеваров Н.И., Демарчук Г.А. Полевое кормопроизводство в Сибири // РАСХН. Сиб. отд-ние СибНИИ кормов. – Новосибирск, 2001. – 165 с.

252. Маликова М.Г., Ахметова И.Н., Ялалов Р.Р. Химический состав и питательность кормов северо-восточной лесостепной зоны Республики Башкортостан // Кормопроизводство. – 2010. - № 1. – С. 37-40.

253. Кумаков, В.А. и др. Распределение сухого вещества между органами в связи с продуктивностью растений // Физиология растений. – 2001. – Т. 48. - №3. – С. 421-426.

254. Wang R., Wang H., Liu X., Ji X., Chen L., Lu P., Liu M., Teng B., Qiao Z. Waxy allelic diversity in common millet (*Panicum miliaceum* L.) in China // Crop J. – 2018. – N.6. – P.377–385. doi: 10.1016/j.cj.2018.02.004

255. Yang Q., Zhang P., Qu Y., Gao X., Liang J., Yang P., Feng B. Comparison of physicochemical properties and cooking edibility of waxy and non-waxy proso millet (*Panicum miliaceum* L.) // Food Chem. – 2018. – N.257. – P.271–278. doi: 10.1016/j.foodchem.2018.03.009

256. Yang Q., Zhang W., Li J., Gong X., Feng B. Physicochemical properties of starches in proso (Non-waxy and waxy) and foxtail millets (Non-waxy and waxy) // Molecules. – 2019. -N.24:1743. doi: 10.3390/molecules24091743

257. Xu D., Hong Y., Gu Z., Cheng L., Li Z., Li C. Effect of high-pressure steam on the eating quality of cooked rice // LWT Food Sci. Technol. – 2019. – N.104. – P.100–108. doi: 10.1016/j.lwt.2019.01.043

258. Tian J., Cai Y., Qin W., Matsushita Y., Ye X., Ogawa Y. Parboiling reduced the crystallinity and in vitro digestibility of non-waxy short grain rice // *Food Chem.* – 2018. – N.257. – P.23–28. doi: 10.1016/j.foodchem.2018.03.005.
259. He M., Qiu C., Liao Z., Sui Z., Corke H. Impact of cooking conditions on the properties of rice: Combined temperature and cooking time // *Int. J. Biol. Macromol.* – 2018. – N.117. – P.87–94. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2018.05.139.
260. Choi H., Kim W., Shin M. Properties of Korean amaranth starch compared to waxy millet and waxy sorghum starches // *Starch Stärke.* - 2004. - N.56. - P.469-477.
261. Kim S., Choi H., Kang D., Kim H. Starch properties of native proso millet (*Panicum miliaceum* L.) // *Agronomy Research.* - 2012. - N.10. - P. 311-318.
262. Bechtel D.B., Juliano B.O. Formation of protein bodies in the starchy endosperm of rice (*Oryza sativa* L.): A reinvestigation // *Ann. Bot.* - 1980. – N.45. – P.503-509.
263. Рысбекова А.Б., Дюсибаева Э.Н., Жирнова И.А., Есенбекова Г.Т., Сейтхожаев А.И., Жакенова А.Е. Биохимический скрининг отечественной и мировой коллекции проса на содержание амилозы в зерне // *Вестник КазНУ. Серия биологическая.* - 2018. - №3 (76). - С.97-106.
264. Krishnan H.B., Franceschi V.R., Okita T.W. Immunochemical studies on the role of the golgi complex in protein-body formation in rice seeds // *Planta* - 1986. – N. 169. - P. 471-480.
265. Yamagata H., Tanaka K. The site of synthesis and accumulation of rice storage proteins // *Plant Cell Physiol.* - 1986. - 27. - P. 135-145.
266. Созинов А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. - М.: Наука. - 1985. - 272с.
267. Kim S., Sohn E., Lee I. Starch properties of native foxtail millet, *Setaria italica* Beauv. // *J. Crop Sci. Biotech.* - 2009. - N.12. - P.59-62.
268. Fukunaga K, Kawase M, Kato K. Structural variation in the Waxy gene and differentiation in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.]: implications for multiple origins of the waxy phenotype // *Mol. Genet. Genomics.* - 2002. - N.268. - P.214-222.
269. Harriet V. Hunt Kay Denyer, Len C., Packman Martin K., Jones Christopher J. Howe Molecular Basis of the Waxy Endosperm Starch Phenotype in Broomcorn Millet (*Panicum miliaceum* L.) // *Mol. Biol. Evol.* - 2010. - N.27(7). P.1478-1494 doi:10.1093/molbev/msq040.
270. Graybosch R.A. Evaluation of the waxy endosperm trait in proso millet (*Panicum miliaceum*) // *Plant Breed.* - 2009. - N. 128. - P. 70–73.
271. Sidorenko V.S., Viljunov S.D., Starikova Zh.V. Novye metody sozdaniya i ispol'zovaniya priznakovykh kollekcij prosa // *New methods for creating and using featured millet collections // Rol' novykh napravlenij selekcii v povyshenii jeffektivnosti rastenievodstva: materialy Vserossijskoj nauch. - prakt. - Orel, 2009.* – P. 49-54.
272. Жирнова И.А., Рысбекова А.Б., Жакенова А.Е., Дюсибаева Э.Н., Сейтхожаев А.И. Оценка результативности способов искусственной принудительной гибридизации проса посевного (*Panicum miliaceum* L.) //

Вестник Евразийского национального университета имени Л.Н. Гумилева, Серия биологические науки. – 2020. - №1(130). - С. 47-54.

273. Шукис Е.Р. Просо посевное // Кормовые культуры на Алтае. – Барнаул, 2013. – С. 49-56.

274. Yadav O.P., Rai K.N. Genetic Improvement of Pearl Millet in India // Agricultural Research. – 2013. – P.1–18. ISSN 2249-7218

275. Reif J.C., Hallauer A.R., Melchinger A.E. Heterosis and heterotic pattern in maize // Maydica. – 2005. N.50. – P. 215–22.

276. Burton G.W. Cytoplasmic Male-Sterility in Pearl Millet (*Pennisetum glaucum*) (L.) // R. Br.1. Agron. J. 1907; 50:230. doi: 10.2134/agronj1958.001962005000040018x.

277. Serba D.D., Perumal R., Tesso T., Min D. Status of Global Pearl Millet Breeding Programs and the Way Forward // Crop. Sci. – 2017. – N.57. – P.2891-2905. doi: 10.2135/cropsci2016.11.0936

278. Дзюба В.А., Есаулова Л.В., Чухирь И.Н. Проявление генов *waхu* endosperm в зерновках растений сортов и гибридов риса // Зерновое хозяйство России. - 2015. - № 1. - С. 4-8

279. Любчич О.Г. Особливості формування продуктивності та якості зерна проса залежно від умов азотного живлення на сірих лісових ґрунтах: автореф дис. канд. с.–г. наук / Нац. наук. центр «Ін-т земл-ва УААН». – К., 2008. – 24 с,

280. Абугалиева А.И. Качество зерна риса в Казахстане и идентификация генотипов по электрофоретическим спектрам оризина и оризенина / Материалы конференции Генетические ресурсы культурных растений. СПб, 2009. - С.240-243.

281. Рудник-Іващенко О.І. Просо. Особливості біології, фізіології, генетики: / УААН, Інститут цукрових буряків. – К. : Колобіг, 2009. – 160 с.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Стажировка по теме исследования и участие в международных конференциях



CERTIFICATE

Zhirnova Irina

for participation in

X international scientific conference. London. Great Britain.
19-20.10.2023

"Challenges and problems of modern science"
with scientific work

INHERITANCE OF THE QUANTITATIVE CHARACTERISTICS OF MILLET HYBRIDS



DOI <https://doi.org/10.5281/zenodo.10041382>




Editor-in-Chief Tarmo Vesik

24.10.2023

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Таблица Б.1 – Метеорологические условия за вегетационный период в условиях НПЦЗХ им. А. И. Бараева, 2020-2022 г.

Период	Май	Июнь	Июль	Август
Среднемесячная температура воздуха, градус °С				
2020	17,8	15,8	17,7	19,6
2021	17,2	18,4	20,4	19,6
2022	15,7	20,2	21,1	17,2
Среднемноголетние данные	12,5	18,3	19,9	17,4
Количество осадков, мм				
2020	1,0	50,1	46,6	27,3
2021	12,1	18,3	31,9	37,8
2022	16,9	22,2	52,9	25,2
Среднемноголетние данные	32,4	39,5	57,9	39,8

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Дисперсионный анализ экспериментальных данных

Комментарии: 2021 г

1. Таблица разложения дисперсии ANOVA. Полная рендомизация.

Дисперсия	Сумма	Доля	Степени	Средний	F-
квадратов	вариации	свободы	квадрат	критерий	
Общая	1549757,267	1,0000	29	53439,906	
Фактор	1549719,381	1,0000	9	172191,042	90898
Сл. факторы	37,887	0,0000	20	1,894	

2. Анализ различия факторных средних.

Повторности		Средние	Разница	Значима?	
1	2	3			
1	418,1	421,3	415,0	418,1	Контроль
2	743,0	745,0	741,1	743,0	324,9 Да!
3	839,0	840,1	838,0	839,0	420,9 Да!
4	720,0	719,7	720,3	720,0	301,9 Да!
5	592,3	591,7	592,8	592,3	174,1 Да!
6	1331	1331	1330	1331	912,5 Да!
7	665,3	664,8	665,9	665,3	247,2 Да!
8	611,5	610,1	613,0	611,5	193,4 Да!
9	675,9	674,9	676,8	675,9	257,7 Да!
10	648,6	648,2	649,0	648,6	230,5 Да!
Средние	724,4	724,7	724,2	724,44	306,3 Да!

3а. Полная рандомизация: Анализ средних по НСР (5%)

F-критерий = 90898, ст. св. = 9, 20, P = -,0000

Степень влияния по Снедекору = 1,0000

Станд. Ошибка = 0,7946 (0,11% от общего среднего)

НСР (1%) = 3,1975 · НСР (5%) = 2,3442 · НСР (10%) = 1,9382

3б. Рандомизация в блоках:

F-критерий = 84489, ст. св. = 9, 18, P = -,0000

Степень влияния по Снедекору = 1,0000

Станд. Ошибка = 0,8242 (0,11% от общего среднего)

НСР (1%) = 3,3552 · НСР (5%) = 2,4489 · НСР (10%) = 2,0213

Комментарии: 2022 год

1. Таблица разложения дисперсии ANOVA. Полная рандомизация.

Дисперсия	Сумма	Доля	Степени	Средний	F-
квадратов	вариации	свободы	квадрат	критерий	
Общая	1018702,594	1.0000	29	35127,676	
фактор	991751,526	0,9735	9	110194,614	81,77
Сл. факторы	26951,067	0,0265	20	1347,553	

2. Анализ различия факторных средних.

Повторности		Средние	Разница	Значима?		
1	2	3				
1	512,9	512,3	512,3	Контроль		
2	743,0	598,3	827,8	723,0	210,8	Да!
3	660,2	660,6	661,0	660,6	148,3	Да!
4	231,3	233,1	235,0	233,1	-279,1	Да!
5	626,0	625,3	624,5	625,3	113,0	Да!
6	987,1	986,3	985,4	986,3	474,0	Да!
7	500,4	501,5	502,5	501,5	-10,80	Нет
8	550,1	549,6	549,1	549,6	37,33	Нет
9	652,4	651,3	650,1	651,3	139,0	Да!
10	680,1	679,1	678,1	679,1	166,8	Да!
Средние	614,3	599,7	622,5	612,20	99,93	Да!

3а. Полная рандомизация: Анализ средних по НСР (5%)
F-критерий = 81,774, ст. св. = 9, 20, P=0,0000

Степень влияния по Снедекору = 0,9642

Станд. Ошибка = 21,194 (3,46% от общего среднего)

НСР (1%) = 85,283 НСР (5%) = 62,522 НСР (10%) = 51,695

3б. Рандомизация в блоках:

F-критерий = 81,661, ст. св. = 9, 18, P=0,0000

Степень влияния по Снедекору = 0,9641

Станд. Ошибка = 21,209 (3,46% от общего среднего)

НСР (1%) = 86,334 НСР (5%) = 63,014 НСР (10%) = 52,011

Комментарии: 2023 г

1. Таблица разложения дисперсии ANOVA. Полная рандомизация.

Дисперсия	Сумма	Доля	Степени	Средний	F-
квадратов	вариации	свободы	квадрат	критерий	
Общая	2033147,721	1.0000	29	70108,542	
фактор	2032936,241	0,9999	9	225881,805	21362
Сл. факторы	211,481	0,0001	20	10,574	

¶

2. Анализ различия факторных средних.

Повторности						
	1	2	3	Средние	Разница	Значима?
Варианты						
1	532,2	530,5	531,4	531,4	Контроль	
2	827,5	828,1	827,8	827,8	296,4	Да!
3	591,2	590,1	590,7	590,7	59,30	Да!
4	1070	1068	1069	1069	537,8	Да!
5	592,4	590,3	591,4	591,4	60,00	Да!
6	1424	1428	1426	1426	894,8	Да!
7	768,5	772,6	770,6	770,6	239,2	Да!
8	581,5	562,6	572,1	572,1	40,70	Да!
9	788,3	790,4	789,4	789,4	258,0	Да!
10	796,0	800,1	798,0	798,0	266,7	Да!
Средние	797,2	796,1	796,7	796,66	265,3	Да!

3а. Полная рандомизация: Анализ средних по НСР (5%)

F-критерий = 21362, ст. св. = 9, 20, P = 0,0000

Степень влияния по Снедекору = 0,9999

Станд. Ошибка = 1,8774 (0,24% от общего среднего)

НСР (1%) = 7,5545 · НСР (5%) = 5,5384 · НСР (10%) = 4,5792

3б. Рандомизация в блоках:

F-критерий = 19782, ст. св. = 9, 18, P = 0,0000

Степень влияния по Снедекору = 0,9998

Станд. Ошибка = 1,9509 (0,24% от общего среднего)

НСР (1%) = 7,9417 · НСР (5%) = 5,7965 · НСР (10%) = 4,743

σ

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Таблица Г.1 – Содержание и классификация амилозы в зерне коллекционных образцов проса

Генотипы	Происхождение	СА, %	SD	Условная классификация
1	2	3	4	5
К-10343	Россия	5,0	0,8	глютинозный
К-3742	Россия	5,5	0,6	-/-
PI 436626 (Lung Shu 18)	Китай	5,5	0,7	-/-
PI 436625 (Lung Shu 16)	Китай	5,8	0,0	-/-
Ma zha Yan	Китай	5,9	0,4	-/-
К-9539 Sp 4	Казахстан	6,1	2,2	-/-
PI 346946	Китай	7,8	0,1	низкоамилозный
PI 436623 (Lung Shu 7)	Китай	8,9	0,1	-/-
К-8528	Киргизстан	9,5	0,5	-/-
Кормовое 2020	Казахстан	9,6	1,4	-/-
Bai li Shu	Китай	9,7	0,1	-/-
PI 436622 (Lung Shu 5)	Китай	10,5	0,6	-/-
К-1306	Казахстан	10,9	3,9	-/-
Rm 18 3217	Казахстан	11,0	1,9	-/-
К-10286	Россия	11,5	1,8	-/-
К-35	Казахстан	11,6	1,7	-/-
К-3137 Sp 2 (1)	Россия	12,1	1,6	-/-
К-9989	Россия	12,8	4,7	-/-
К-1326	Казахстан	13,0	2,5	-/-
К-10289	Иран	13,5	0,6	-/-
К-2236	Таджикистан	13,5	1,5	-/-
К-10349	Украина	13,6	1,6	-/-
К-10284	Татарстан	13,7	2,3	-/-
К-9598	Казахстан	14,1	1,1	-/-
К-10121	Россия	14,5	2,5	-/-
К-8873	Казахстан	14,6	2,3	-/-
К-8507	Казахстан	14,7	3,6	-/-
Кормовое 2528	Казахстан	14,9	0,6	-/-
К-9705	Россия	14,9	1,4	-/-
К-9719	Россия	15,0	0,6	-/-
К-6316	Россия	15,1	1,3	среднеамилозный
К-9373	Россия	15,4	1,0	-/-
К-8503	Казахстан	15,5	2,8	-/-
К-806	Казахстан	15,7	1,6	-/-
К-10278 Sp 3	Казахстан	16,0	3,5	-/-
К-9571	Россия	16,1	3,1	-/-
К-10224	Украина	16,4	0,3	-/-
Кормовое 2606	Казахстан	16,5	3,1	-/-
К-3664	Казахстан	16,6	1,6	-/-
К-9720	Россия	16,8	2,3	-/-
К-9842	Казахстан	17,7	1,0	-/-
К-2755 Sp 4	Россия	18,1	2,4	-/-
К-6596	Россия	18,4	3,8	-/-
К-9671 Sp 1	Россия	18,5	2,8	-/-

1	2	3	4	5
Long mei 3 hao	Китай	18,6	1,2	-/-
K-1437	Узбекистан	18,9	1,3	-/-
K-10122	Россия	19,0	4,4	-/-
K-10282	Россия	19,0	1,7	-/-
K-2778	Россия	19,1	1,6	-/-
Актюбинское кормовое	Казахстан	19,2	1,2	-/-
K-5786	Казахстан	19,3	5,8	-/-
K-10352	Россия	19,5	1,9	-/-
PI 649373	Туркия	19,6	1,3	-/-
K-1942	Таджикистан	19,7	3,6	-/-
K-1985	Узбекистан	19,7	4,0	-/-
K-8649	Россия	19,8	0,9	-/-
Павлодарское 4	Казахстан	20,1	2,9	-/-
K-3906	Казахстан	20,4	2,5	-/-
PI 346933	Россия	20,8	4,3	-/-
K-6602	Россия	21,3	1,4	-/-
K-9655	США	21,5	1,0	-/-
K-9800	США	21,6	1,4	-/-
PI 649383	США	21,6	0,9	-/-
Кокчетавское 66	Казахстан	21,6	1,7	-/-
K-1142	Казахстан	21,8	0,9	-/-
Абаканское кормовое	Россия	21,8	0,1	-/-
K-3697	Казахстан	21,9	2,4	-/-
K-10357	Украина	22,0	1,3	-/-
K-3807	Казахстан	22,0	1,6	-/-
Жадинское	Беларусия	22,0	1,4	-/-
K-2274	Казахстан	22,1	1,2	высокоамилозный
K-3690	Казахстан	22,4	0,9	-/-
K-10275	Россия	22,5	0,7	-/-
Ильиновское	Россия	22,7	0,7	-/-
K-3806	Казахстан	22,8	3,0	-/-
K-9910	Украина	22,9	1,6	-/-
K-2742	Россия	23,0	1,5	-/-
K-10312	Казахстан	23,1	1,3	-/-
PI 346942	Украина	23,1	2,0	-/-
K-2526	Россия	23,2	3,6	-/-
Золотое кормовое	Россия	23,3	1,3	-/-
K-9989 Sp 1	Россия	23,4	2,3	-/-
Памяти Берсиева	Казахстан	23,4	1,3	-/-
K-3753	Казахстан	23,4	4,3	-/-
PI 365847	Австралия	23,7	3,6	-/-
K-10215	Россия	23,8	6,0	-/-
K-367 Sp 4	Россия	23,8	3,3	-/-
K-10312 Sp 2	Россия	23,8	1,3	-/-
PI 367684	Австралия	23,8	2,6	-/-
K-9805	Казахстан	24,3	0,9	-/-
PI 211059	Афганистан	24,3	1,3	-/-

1	2	3	4	5
К-9658	Казахстан	24,6	1,9	-/-
К-10299	Украина	24,6	1,7	-/-
PI 436624 (Lung Shu 14)	Китай	24,6	2,2	-/-
PI 204905	Туркия	24,6	2,1	-/-
К-9681	Казахстан	24,6	1,4	-/-
К-10112	Россия	24,6	2,0	-/-
К-2377	Казахстан	24,6	2,4	-/-
К-9749	Афганистан	24,8	2,3	-/-
Омское 11	Россия	24,8	2,1	-/-
PI 531413	Туркия	25,1	0,9	-/-
К-10286	Россия	25,1	1,9	-/-
К-10204	Россия	25,1	1,0	-/-
Кормовое 2599	Казахстан	25,2	1,1	-/-
К-9520	Россия	25,3	1,7	-/-
Яркое 3	Казахстан	25,5	6,6	-/-
Довское	Беларусия	25,7	1,3	-/-
Саратовское 3	Россия	25,7	1,6	-/-
К-8023	Казахстан	25,8	3,5	-/-
PI 179391	Туркия	25,8	0,6	-/-
К-803	Казахстан	26,0	2,6	-/-
PI 269960	Пакистан	26,0	1,7	-/-
К-9837	Россия	26,0	0,8	-/-
PI 531404	Россия	26,3	0,7	-/-
PI 654403	Туркия	26,6	1,8	-/-
К-10222	Россия	26,6	3,8	-/-
К-9804	Казахстан	26,7	2,2	-/-
Горминка	Россия	26,7	3,5	-/-
Ames 28191	Казахстан	26,8	0,5	-/-
Yarkoye 5	Казахстан	26,9	3,3	-/-
К-2493	Казахстан	27,0	2,7	-/-
Кормовое просо	Казахстан	27,0	5,7	-/-
PI 163298	Индия	27,0	2,2	-/-
PI 649374	Туркия	27,1	1,5	-/-
К-520	Россия	27,2	1,6	-/-
PI 176654	Туркия	27,2	0,7	-/-
PI 176399	Россия	27,5	3,1	-/-
PI 507933	Венгрия	27,5	0,7	-/-
PI 204598	Туркия	27,6	2,1	-/-
PI 170604	Туркия	27,7	0,4	-/-
К-10170	Украина	27,8	4,9	-/-
PI 170591	Туркия	28,1	2,9	-/-
PI 173752	Туркия	28,1	1,5	-/-
PI 223795	Афганистан	28,1	1,5	-/-
PI 268411	Афганистан	28,3	0,2	-/-
PI 220670	Афганистан	28,5	1,0	-/-
К-1066	Казахстан	28,5	0,7	-/-
К-6619	Россия	28,7	2,9	-/-

1	2	3	4	5
PI 289324	Венгрия	28,7	0,6	-/-
PI 463266	Индия	28,8	0,4	-/-
PI 346937	Россия	29,0	0,3	-/-
PI 442533	Венгрия	29,0	1,8	-/-
PI 219931	Афганистан	29,0	1,0	-/-
PI 173002	Туркия	29,1	0,8	-/-
Омское 16	Россия	29,2	2,1	-/-
К-6490	Россия	29,2	4,5	-/-
PI 365844	Индия	29,3	3,1	-/-
К-9701	Россия	29,4	0,8	-/-
Павлодарское	Казахстан	29,4	1,1	-/-
PI 649373	Туркия	29,5	1,1	-/-
PI 251389	Иран	29,6	1,9	-/-
Кормовое 89	Казахстан	29,6	1,0	-/-
Яркое 6	Казахстан	29,7	1,2	-/-
PI 260053	Россия	29,7	0,8	-/-
Барнаульское кормовое	Россия	29,8	1,8	-/-
К-1685	Туркия	29,8	1,2	-/-
К-3751	Казахстан	29,9	2,2	-/-
PI 289322	Венгрия	29,9	1,3	-/-
К-2374	Казахстан	30,1	3,3	очень высокоамилозный
PI 175798	Туркия	30,2	2,0	-/-
PI 222201	Афганистан	30,3	3,2	-/-
PI 207501	Афганистан	30,4	0,5	-/-
К-9802	Афганистан	30,8	0,7	-/-
К-2253	Казахстан	30,8	1,4	-/-
К-10213	Россия	30,8	0,3	-/-
PI 180450	Индия	30,9	1,9	-/-
К-9645	Россия	31,0	1,7	-/-
PI 289329	Венгрия	31,2	0,2	-/-
PI 177481	Туркия	31,6	1,8	-/-
К-10170	Украина	31,9	0,4	-/-
PI 269953	Пакистан	32,0	3,9	-/-
К-1474	Россия	32,3	0,3	-/-
Ames 11641	Индия	32,3	1,2	-/-
PI 182258	Туркия	32,3	3,1	-/-
Шортандинское 7	Казахстан	32,4	1,0	-/-
Da huang Mei	Китай	32,4	0,7	-/-
PI 654404	Туркия	32,9	1,6	-/-
К-2241	Таджикистан	33,2	0,3	-/-
К-148	Казахстан	33,2	0,3	-/-
К-5786	Казахстан	33,2	1,6	-/-
Яркое 7	Казахстан	33,6	2,1	-/-
PI 649372	Франция	33,7	0,4	-/-
Qing Yang e si niu	Китай	33,7	0,6	-/-
PI 222811	Украина	33,9	2,3	-/-
PI 223793	Афганистан	33,9	2,0	-/-

Продолжение таблицы Г.1

1	2	3	4	5
Уралское 109	Россия	33,9	0,3	-/-
PI 170587	Туркия	34,0	2,6	-/-
PI 346941	Украина	34,1	0,3	-/-
PI 296376	Канада	34,3	0,1	-/-
PI 173750	Туркия	34,4	0,1	-/-
Tu lu tan mei	Китай	34,4	2,7	-/-
PI 346944	Россия	34,7	0,8	-/-
K-9580	Canada	34,8	0,3	-/-
Саратовское 6	Россия	34,8	2,5	-/-
PI 253955	Россия	34,9	0,4	-/-
CA – содержание амилозы; SD- стандартное отклонение				

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Акт внедрения результатов исследований в селекционный процесс



Акт

внедрения в селекционный процесс гибридного материала проса

Наименование внедренного материала – Гибридный материал проса обыкновенного (*Panicum miliaceum*).

Каким научным или учебным учреждениям предложен к внедрению гибридный материал – НАО «Казахский агротехнический исследовательский университет имени С. Сейфулина», докторант по специальности 8D08101 Генетика и селекция сельскохозяйственных культур Жирнова И.А., кафедры «Земледелие и растениеводство».

Наименование организации (хозяйства), адрес – ТОО «Научно-производственный центр зернового хозяйства им. А.И. Бараева», п. Научный, ул. Бараева 15, Шортандинский район, Акмолинская область.

Календарные сроки внедрения – 2023 год.

Цель использования – для включения сортообразцов проса в селекционный процесс в качестве гибридного материала.

от кафедры «Земледелие и растениеводство» НАО «Казахский агротехнический исследовательский университет имени С. Сейфулина»: докторант по специальности 8D08101 Генетика и селекция сельскохозяйственных культур  Жирнова И.А.

от ТОО «НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева»: к.с.-х.н заведующий лабораторией крупных культур  Коберницкий В.И.

Қазақстан Республикасы
Жауапкершілігі шектеулі
серіктестігі
«Ақтөбе
Ауылшаруашылық
тәжірибе станциясы»



Республика Казахстан
Товарищество с ограниченной
ответственностью
«Актюбинская
сельскохозяйственная
опытная станция»

030014 ҚР, Ақтөбе қ., Кенес Нокін аулы
тел./факс: (8-7132) 99-44-99, тел.: 99-45-40
e-mail: aktobeopyt@yandex.ru

030014 РК, г. Ақтөбе, ауд. Кенес Нокіна
тел./факс: (8-7132) 99-44-99, тел.: 99-45-40
e-mail: aktobeopyt@yandex.ru

Исх. № 1-13- /54
от 1 декабря 2023 г.



УТВЕРЖДАЮ
И.о. Председателя Правления
ТОО «Актюбинская СХОС», к.с.-х.н.
ОЖАНОВ Г.С.
«1» декабря 2023 г.

АКТ

внедрения в селекционный процесс исходного материала проса


Наименование внедренного материала – Глютинозные формы проса обыкновенного (*Panicum miliaceum L.*) различных комбинаций в объеме 12 образцов.

Каким научным или учебным учреждениям предложен к внедрению исходный материал – НАО «Казахский агротехнический исследовательский университет имени Сакена Сейфулина», докторантом по специальности 8D08101 Генетика и селекция сельскохозяйственных культур Жирновой И.А., кафедры «Земледелие и растениеводство».

Наименование организации (хозяйства), адрес – ТОО «Актюбинская сельскохозяйственная опытная станция», РК Актюбинская обл., г. Ақтөбе, район Алматы, пос. Кенес Нокіна, ул. Кабылыса Жырау, д. 1.

Календарные сроки внедрения – 2023 год.

Цель использования – Для включения глютинозных форм проса в селекционный процесс в качестве исходного материала.

От кафедры «Земледелие и растениеводство» НАО «Казахский агротехнический исследовательский университет имени С. Сейфулина»: докторант по ОП 8D08101 - Генетика и селекция сельскохозяйственных культур:  Жирнова И.А.

От ТОО «Актюбинская с.-х. опытная станция»: заведующий отделом селекции и первичного семеноводства, к.с.-х.н.:  Цыганков В.И.

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Полевые и лабораторные исследования

