

В.В. Скорик,

доктор сільськогосподарських наук
Носівська селекційно-дослідна
станція Інституту мікробіології та
агропромислового виробництва
НААН

УДК 633.14:324:631.8527.541

Донор короткостеблості жита озимого (*Secale cereale* L.) Гном 2

Стабілізуючим (доцентровим) добором створено донор короткостеблості жита озимого (*Secale cereale* L.) з висотою рослин 50–60 см. Висота рослин зберігає симетричність кривої розподілу і скупчення частот у центральних класах (позитивний ексцес). Вперше запропоновано символіку нового алеля гена короткостеблості Hl-2Hl-2 і назву донора Гном 2 (Gnome 2). Протягом 28 років стабілізуючого добору 57% загальної генетичної мінливості висоти рослин обумовлено адитивними генами, які доступні для прямого добору за фенотипом, а 43% домінантними і епістатичними чинниками, що обумовлюють прояв ефекту гетерозису. У донора Гном 2 встановлені прямі генетичні адитивні кореляції висоти рослин з числом квіток у колосі, довжиною колоса, масою зерна з рослини, масою 100 зерен з рослини; обернені – з щільністю колоса і масою зерна з колоса. Висота вихідних батьківських рослин проявила пряму адитивну кореляцію з числом квіток у колосі і обернену з щільністю колоса. Адитивний компонент кореляції безпосередньо вказує «істинний» вплив батьківських рослин на прояв вказаних ознак у прямих нащадків. Продуктивна кущистість батьківських рослин, маса зерна з рослини прямо, а крупність зерна (маса 100 зерен) обернено впливала на висоту рослин нащадків. Обернена адитивна кореляція висоти батьків і маси 100 зерен з рослини нащадків обумовлена плейотропним ефектом дії генів, що дає можливість поєднання бажаних ознак в одному генотипі.

Продуктивна кущистість на 54% обумовлена загальними генетичними з них, зокрема, на 30% адитивними, а на 24% неадитивними чинниками. Концепцією генетичного вдосконалення продуктивної кущистості жита Гном 2 передбачається використання адитивного ефекту спрямованим добором, а також застосуванням селекційних прийомів, спрямованих на оволодіння ефектом гетерозису, яке обумовлене генами домінантної і епістатичної дії. За парадигмою селекції необхідно одночасно проводити добір генотипів з прямим випробуванням результатів добору за нащадками і паралельно створювати інбредні лінії з наступним їх комбінуванням і оцінкою ЗКЗ і СКЗ по продуктивній кущистості. Необхідно також враховувати, що продуктивна кущистість істотно залежить від умов зовнішнього середовища, яке вносить істотні корективи в реалізацію потенціалу продуктивності, тому актуальними залишаються покращення агротехнічних умов, спрямованих на збільшення прояву цієї ознаки.

Ключові слова:

жито озиме, доцентровий добір, ексцесивний розподіл, ефективність добору, успадковування.

Вступ. Необхідність підвищення «почуття еволюційної відповідальності» за генетичну різноманітність рослинного і тваринного світу обґрунтована і набула для прогресу цивілізації стратегічного значення. Харлан підкреслював: «у майбутніх програмах селекції ми не можемо допустити ігнорування будь-якого джерела корисних генів... Доля людського роду залежить від нашої здатності розуміти і

досліджувати зародкову плазму рослин» [1]. Створення, підтримання, ідентифікація, вивчення, збереження і генетично обґрунтоване використання джерел та донорів зародкової плазми рослин у більшості аграрно розвинених країн світу розглядається як національний пріоритет – найважливіша умова результативності селекційних програм.

У теперішній час відбувається «гонитва за генами», які контро-

люють стійкість рослин до вилягання, патогенів, пониженої температури, водозабезпеченості, освітленості, високого вмісту біологічно важливих речовин і т. п. Оскільки створення господарсько-цінних генотипів пов'язано зі значними витратами коштів, передача їх для загального використання протягом відповідного часу в більшості країн світу обмежується.

Методика досліджень. У 1974 р. розпочато добір найкороткостеблїших рослин із популяції жита озимого F₃ Саратовське 4/к-10028, висота яких зумовлена домінантним геном у гетерозиготному і гомозиготному стані з метою виділення серед них гомозиготних генотипів ННН. Після десяти циклів спрямованого мінус добору в 1984 р. популяція набула гомозиготного стану за геном короткостеблості ННН, а середня висота новоствореної субпопуляції зменшилася до 59,90 см. За десять циклів добору в мінус напрямку висота рослин зменшилася від вихідної популяції в 1974 р. на 60,43 см, що становило 49,80% [6].

У 1984 р., незалежно від основного напрямку селекції найкороткостеблїших рослин, започатковано відгалуження стабілізуючого (доцентрового) добору рослин з висотою нижче 60 см і вище 50 см. Селекція проводилася з дотриманням вимог панміксії на просторово ізольованих ділянках. Щорічно перед початком квітання видалялися особини з крайніми вираженнями висоти, а для спрямованого перезапильнення залишалися рослини виключно з висотою 50–60 см. Протягом 28 років відбувалася стабілізація висоти рослин на заданому селекціонером рівні. Кожне наступне покоління утворювалося спрямованим перезапильненням у межах рослини з нижчою фенотипічною і генотипною мінливістю, в результаті амплітуда варіювання висоти рослин нащадків постійно звужувалася. Висота рослин популяції набувала ексцесивного розподілу з характерним значним накопиченням частот у класах, наближених за величиною до середнього значення ознаки [9, 10, 11, 12].

Результати досліджень та їх обговорення. Результатом стабілізуючого (доцентрового)

добору вважаємо планомірну зміну популяційної середньої висоти рослин у поколіннях нащадків у спрямованому селекціонером напрямку. За фенотипічними значеннями висоти батьківських рослин проводився стабілізуючий добір з оцінками відповідних значень кількісних ознак у їх прямих нащадків. У табл. 1 наведено динаміку зміни статистичних параметрів висоти рослин із застосуванням стабілізуючого добору при створенні донора домінантної короткостеблості Гном 2 протягом 28 років. Середня висоти рослин за роки досліджень становила 54,49±0,49 см, вона проявляла незначну відмінність по окре-

мих роках і не виходила за межі 50–60 см. Амплітуда варіювання (*lim*), фенотипові і генотипові середні квадратичні відхилення (*S_p* і *S_G*), фенотипові і генотипові коефіцієнти варіювання (*V_p* і *V_G*) проявляли помірне, але не однакове по роках зменшення абсолютних величин під впливом дії стабілізуючого добору. На початкових циклах добору в нащадків проявлялися рослини, які перевищували верхню задану межу висоти на 15–16 см. За повторення стабілізуючих доборів величини позитивного селекційного диференціалу (+*S_d*) нерівномірно по роках зменшувалися, за рахунок вибракування батьківських рослин

Таблиця 1

Динаміка параметрів висоти рослин (см) стабілізуючого добору жита озимого Гном 2 (1984–2010 рр.)

Роки	$\bar{X} \pm s_x$	<i>S_p</i>	<i>V_p</i>	<i>lim</i>	<i>S_G</i>	<i>V_G</i>	<i>H</i> ²	<i>h</i> ²	<i>S_d</i> ⁺	<i>S_d</i> ⁻
1984	59,90±0,43	8,3	30	30	3,8	5,3	0,57	0,46	15	5
1985	58,64±0,32	5,3	9,0	32	3,4	6,2	0,41	0,28	16	6
1986	54,35±0,26	3,5	6,4	21	2,6	4,3	0,55	0,44	8	3
1987	56,04±0,26	3,5	6,2	21	2,4	4,2	0,47	0,31	7	4
1988	56,28±0,32	2,8	5,0	17	2,3	3,8	0,66	[0,45]	2	5
1989	52,34±0,41	3,3	6,3	20	2,5	4,1	0,57	0,34	4	6
1990	56,82±0,52	3,3	5,8	20	2,4	4,0	0,53	0,27	6	4
1991	53,44±0,48	3,8	7,2	23	2,6	4,8	0,47	0,31	5	8
1992	52,56±0,51	3,0	5,7	18	2,2	3,9	0,54	0,27	0	8
1993	54,48±0,46	3,0	5,5	18	2,3	3,6	0,59	0,35	2	6
1994	55,86±0,52	2,7	4,8	16	2,0	3,4	0,55	0,29	6	2
1995	49,62±0,56	2,8	5,7	17	2,1	3,0	0,56	0,31	0	8
1996	52,77±0,48	3,0	5,7	18	2,3	3,9	0,59	0,33	4	4
1997	54,61±0,52	3,0	5,5	20	2,3	4,2	0,59	0,29	6	4
1998	57,32±0,50	3,2	5,5	19	2,4	4,1	0,56	0,30	6	3
1999	52,72±0,52	3,0	5,7	18	2,1	4,3	0,49	0,27	4	4
2000	54,32±0,49	3,0	5,5	18	2,0	4,2	0,44	0,29	6	9
2001	51,87±0,54	2,5	4,8	15	2,0	3,6	0,64	0,32	2	3
2002	54,71±0,52	2,8	5,2	17	2,0	4,1	0,50	0,22	5	0
2003	48,36±0,36	2,3	4,8	14	1,9	3,6	0,66	0,29	6	8
2004	55,87±0,42	2,7	4,8	16	1,9	3,7	0,51	[0,35]	4	2
2005	56,62±0,54	2,3	4,1	14	1,8	3,2	0,60	0,32	2	2
2006	54,84±0,53	3,0	5,5	14	2,1	4,8	0,49	0,28	5	3
2007	56,21±0,48	2,7	4,7	15	1,9	3,6	0,51	0,24	3	3
2008	52,04±0,44	2,0	3,8	12	1,5	2,8	0,56	0,26	0	3
2009	54,27±0,48	2,3	4,3	14	1,8	3,1	0,60	0,31	0	4
2010	54,36±0,52	2,2	3,9	13	1,6	2,8	0,55	0,27	0	4
2011	54,78±0,65	2,8	5,0	13	1,7	2,6	0,49	0,33	0	3
2012	45,55±0,61	2,8	4,0	14	1,8	2,2	0,47	0,43	0	4

вищих 60 см. Негативний селекційний диференціал ($-S_d$) помірно по роках зменшував абсолютне значення висоти рослин нащадків. Зменшення амплітуди варіювання висоти рослин по роках досліджень стабілізуючого добору призвело до скупчення варіантів навколо величини середньої арифметичної. За висотою рослин у популяції жита встановлено більшу частоту прояву риверсій у напрямку вищого стебла. Амплітуда розподілу висоти рослин у різні роки не абсолютно однакова, але під дією добору зміщувалася в напрямку нижньої заданої межі висоти рослин.

Коефіцієнт успадковування визначав міру питомого впливу генетичної мінливості у загальній мінливості популяції [8]. Експеримент побудований таким чином, що кожного року визначалися коефіцієнти успадковування в широкому (H^2) і вузькому (h^2) розумінні, а також проводилося порівняння їх з реалізованими показниками успадкованості. Успадковування в широкому розумінні визначалося відношенням генотипної до фенотипної дисперсії. Коефіцієнт успадковування в широкому розумінні проявляв середню величину; по роках досліджень не встановлено істотної різниці між величинами варіації, зумовленої спадковими відмінностями. Успадковування в вузькому розумінні визначалося більш складними алгоритмами – за подвоєним коефіцієнтом кореляції в системі батьки–нащадки. У випадках, коли кореляція між батьками і нащадками перевищувала 0,5, застосовували трансформацію кореляції в регресію і обчислювали відповідний коефіцієнт успадковування [8]. В табл. 1 випадки обчислення коефіцієнта успадковування за регресією нащадків до батьків по-

значені квадратними дужками. Параметр h^2 у часі коливався від низького до помірного, але не перевищував $h^2 = 0,46$. Випадків оберненої адитивної кореляції між висотою батьків і нащадків у експерименті не встановлено.

Коефіцієнт h^2 показував величину генетипної адитивної компоненти у загальній фенотипній мінливості висоти рослин. Адитивні компоненти генетичного варіювання зумовлюють частку спадкових чинників, які в мейозі і при заплідненні передаються безпосередньо від батьків до нащадків. Успадковування в широкому розумінні показує загальний генетичний вплив ознаки батьківського покоління на нащадків, а в вузькому розумінні виключається ефект дії домінантних і епістатичних чинників. Порівнянням між собою величини успадковування в широкому і вузькому розуміннях визначали стратегію селекції ознаки і прогнозували ефективність прямого добору. В середньому за роки досліджень $H^2 = 0,54$, а $h^2 = 0,31$, тобто, 57% загальної генетичної мінливості висоти рослин зумовлено адитивними генами, які доступні прямому добору за фенотипом. Решта генетичної мінливості (43%) випадала на домінантні і епістатичні чинники, які, переважно, зумовлювали ефект прояву гетерозису. В наступне покоління вплив домінантних і епістатичних генів не передавався, оскільки в результаті кросинговеру в мейозі змінювався вміст генетичного матеріалу в нових хромосомах порівняно з вихідними [13]. Співвідношення впливу адитивних, з одного боку, та неадитивних чинників, з іншого, по роках досліджень проявлялося неоднаково. Результати кожного циклу добору перевірялися випробуванням прямих нащадків. Прогнозована

ефективність прямого добору в плюс і мінус напрямках наближена до реалізованої.

Застосування стабілізуючого добору передбачало прагматичну мету – створення донора з заданою висотою рослин і довжиною колоса жита. Закріплення гомозиготності по гену домінантної короткостеблості ННН після восьмого циклу добору найкороткостеблїших рослин і наступне відгалуження спрямованого добору короткостеблових рослин на рівні 50–60 см виявляло поліморфізм висоти за фенотипом. Генетичну відмінність популяції утворену і підтриману штучним добором М.Е. Лобашов називав генетичним поліморфізмом [14], а М.А. Соколов, і А.А. Жученко генетичною гетерогенністю [15,1].

Гомозиготні по домінантному алелю ННН рослини проявляли різний рівень короткостеблості, зокрема в 1984 р. – від 45 до 75 см. Рекурентні стабілізуючі добори в межах домінантно короткостеблїх гетерогенних по алелю ННН рослин дали можливість зафіксувати постійний прояв висоти на рівні 50–60 см. У ході цього експерименту реакція на стабілізуючий добір не була рівномірною, або строго лінійною, хоча триває він достатньо довго. Експеримент продовжується, щоб мати переконливу впевненість у достовірності ефекту закріплення бажаних рекомбінацій [16]. Використана потенційна мінливість висоти рослин, обумовлена гетерогенністю домінантного гена-супресора НІ, яка в результаті стабілізуючого добору повільно переходила в гомогенний стан. Перегрупування декількох алелів полігенів відбувалося шляхом послідовних доборів відповідних кросинговерів. У низці поколінь стабілізуючого добору результати кросинговерів закріплювалися в комбі-

нації полігенів, це фенотипово утримувало популяцію на рівні 50–60 см висоти рослин. Селекціонера приваблювала звичайна природна допитливість: «А що з цього вийде?».

У дискусії з професором В.Д. Кобилянським (фото), першим оригіном доміантних алелів гена короткостеблості *Н1*, ми спільно дійшли висновку, що виявлено новий алель доміантного гена, погодилися з його символікою – *Н1-2Н1-2* і назвою донора Гном 2 (*Gnome 2*) [17]. На нашу думку, у вихідній популяції у гомозиготному стані доміантна короткостеблость контролювалася серією множинних алелів гена-супресора *Н1*. Спрямований негативний, а потім стабілізуючий добори зменшили генотипну мінливість і вираження компонент варіанси. Рекомбінація перетворила приховану мінливість у фенотипічно виражену. Алель *Н1-2* повністю підкорив популяцію, що забезпечило стабільний прояв частоти генотипів з висотою 50–60 см. Добір підвищив частоту прояву генів, поступово зафіксував і перевів їх у гомозиготний стан. Створена можливість швидкого залучення нового донора короткостеблості в динамічний процес селекції з використанням спрямованих або насичуючих схрещувань [18].

Визначити селекційну цінність рослини безпосередньо за фенотипічною цінністю без порівняння з їх прямими нащадками неможливо. В процесі стабілізуючого добору по висоті рослин у межах доміантного генотипу короткостеблості жита озимого варіаційні розподіли зберігали симетричність ряду і його кривої, але проявилися нехарактерні для нормального розподілу скупчення частот у центральних класах, у значенні ознаки, близької до величин

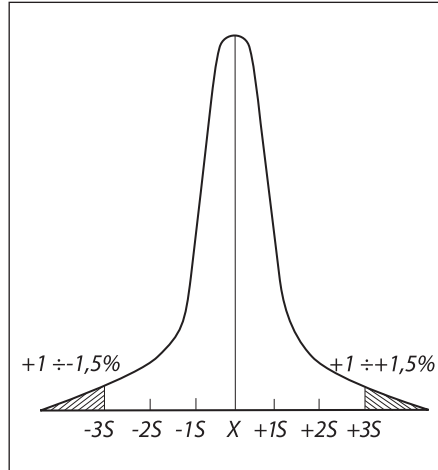


Рис. Позитивний ексцес варіювання висоти рослин донора короткостеблості Гном 2 (*Gnome 2*) жита озимого (*Secale cereale* L.)

середньої арифметичної (\bar{X}), моди (M_0) і медіани (Me). Такі скупчення утворювали високу, пікоподібну криву, галуззя якої круто опускалися по вісях ординат на вісі абсцис і потім різко переходили у вигляді сплюснених «хвостових» частин кривої, утворюючи «шлейфи» в обидва боки (рисунок). Тип розподілу, що проявився в цьому випадку, називається ексцесивним або позитивним ексцесом [9, 10, 12].

Бажано щоб новий донор доміантної короткостеблості не втрачав, а поєднував основні

складові елементи продуктивності жита, які накопичені попередньою селекцією протягом тривалого часу. Середня продуктивність нащадків є кращим і більш надійним показником, ніж продуктивність окремої батьківської рослини [17].

Однією з обов'язкових умов для включення кращих зразків до числа донорів повинно бути наявність відповідної інформації про їх генетичну природу [18]. У табл. 2 наведено генетико-статистичні параметри кількісних ознак донора короткостеблості Гном 2.

За співвідношенням генотипної і фенотипічної дисперсій (S^2) визначають важливий селекційний параметр успадковування в широкому розумінні, яке за висотою рослин становило $H^2 = 0,5327$. Коефіцієнт успадковування в вузькому розумінні, обчислений за подвоєною кореляцією між батьками і нащадками, становив $h^2 = 0,5083$. За абсолютними значеннями H^2 і h^2 висоти рослин помірні і близькі. Це означає, що в популяції донора Гном 2 висота рослин зумовлена переважно дією адитивних чинників. Для практичної селек-

Таблиця 2

Генетико-статистична характеристика донора доміантної короткостеблості жита озимого Гном 2 (2010 р.)

Ознаки		$\bar{X} \pm s_x$	$S \pm s_s$	$V \pm s_v$	lim
Висота рослин, см	P	51,83±0,37	1,74±0,26	4,34±0,61	50–54
	G	53,50±0,73	1,27±0,52	3,04±0,89	51–57
Продуктивна кущистість, шт	P	12,92±1,37	3,73±0,97	36,61±7,47	5–21
	G	13,67±0,62	2,75±0,44	20,12±3,21	9–17
Довжина колоса, см	P	8,58±0,45	0,94±0,32	10,95±3,71	6–12
	G	9,33±0,22	0,78±0,16	8,36±1,71	8–10
Число квіток у колосі, шт	P	62,67±2,33	8,06±1,64	12,86±2,62	52–82
	G	60,92±0,90	6,12±0,64	10,04±1,04	57–67
Число зерен у колосі, шт	P	40,33±3,87	13,38±2,73	33,18±6,77	27–70
	G	50,17±2,56	8,85±1,81	17,64±3,60	46–56
Озерненість колоса, %	P	63,83±4,78	16,53±3,37	26,10±5,33	42–85
	G	82,83±1,01	3,51±0,72	4,24±0,86	76–87
Щільність колоса	P	3,71±0,18	0,61±0,12	16,44±3,35	2,9–4,7
	G	3,25±0,06	0,21±0,04	6,46±1,32	3,0–3,4
Маса зерна з колоса, г	P	1,81±0,25	0,67±0,18	37,02±0,81	1,17–4,36
	G	1,16±0,03	0,22±0,02	18,96±2,11	0,96–1,39
Маса зерна з рослини, г	P	20,86±1,64	5,66±1,16	27,13±5,54	13,2–29,0
	G	15,18±0,61	2,11±0,43	13,90±2,84	11,9–18,8
Маса 100 зерен з рослини, г	P	2,67±0,12	0,42±0,09	15,73±4,55	2,0–3,0
	G	2,42±0,06	0,21±0,04	8,68±1,77	2,1–2,8

ції визначено концептуальний висновок, про необхідність застосування прямого добору по висоті рослин з перевіркою його результатів по нащадках. Величини мінливості (V_p і V_G) різнилися між собою неістотно, як і розмах варіювання (lim).

Зміна ознак у бажаному напрямку – мета селекції. Для оцінки опосередкованого впливу добору на ознаки використовують коефіцієнт кореляції (r). Кореляція між значеннями двох ознак у рослин називається фенотипічною кореляцією (r_p). Кореляція між генотипними значеннями ознак називається генотипною (r_G), а кореляція між відповідними адитивними генотипними значеннями цих ознак зветься адитивною кореляцією (r_A). Кореляцію між середовищними ефектами двох ознак називають середовищною кореляцією (r_E). У зв'язку з радикальним штучним зменшенням висоти рослин жита Гном 2 відносно вихідної популяції представляє інтерес визначити паралелізм зміни складових ознак продуктивності, які не піддавалися дії прямого добору. В подальшому аналізі, з метою скорочення об'єму тексту публікації фенотипові і середовищні кореляції обговорювати не будемо, а обмежимося лише генотипними і адитивними кореляціями, які мають виключно важливе значення для селекції. Генотипові кореляції визначалися за Хейзелем [11, 12]. Генотипові адитивні кореляції визначалися між ознаками батьків і середніми прямих нащадків. Істотне зменшення і генетичне закріплення висоти у нового донора Гном 2 на рівні 50–60 см створило умови для прояву прямої генетичної кореляції між висотою рослин і числом квіток у колосі ($r_G = 0,4219^{**}$), довжиною колоса ($r_G = 0,2182$), масою зерна з рослини ($r_G = 0,4182^{**}$),

масою 100 зерен з рослини ($r_G = -0,1398$), обернені з щільністю колоса ($r_G = -0,2923$) і масою зерна з колоса ($r_G = -0,2493$). Висота вихідних батьківських рослин жита Гном 2 проявила пряму адитивну кореляцію з середнім числом квіток у колосі ($r_A = 0,5521^{***}$) і обернену з щільністю колоса ($r_A = -0,3125^*$). Адитивний компонент кореляції безпосередньо вказує «істинний» [19] вплив висоти батьківських рослин на середній прояв вказаних ознак у прямих нащадків. Продуктивна кущистість батьківських рослин ($r_A = 0,4493^{**}$), маса зерна з рослини ($r_A = 0,4797^{**}$) прямо, а крупність зерна (маса 100 зерен) обернено ($r_A = -0,5059^{***}$) впливала на середню висоту рослин нащадків. У першому випадку прями адитивні кореляції висоти рослин для практичної селекції небажані, тому що опосередковано знижують складові елементи продуктивності. Адитивна кореляція висоти батьків і маси 100 зерен з рослини нащадків також обернена, хоча за абсолютним значенням значно менша. В даному випадку можна говорити про плейотропний ефект дії генів. Зменшення висоти рослин Гном 2 свідчить про можливість закріплення в одному генотипі високої маси 100 зерен.

Успадковування продуктивної кущистості в широкому розумінні ($H^2 = 0,5436$) середнє, а в вузькому ($h^2 = 0,3034$) низьке. Продуктивна кущистість на 54% зумовлена загальними генетичними з них, зокрема, на 30% адитивними, а 24% неадитивними чинниками. Концепцією генетичного вдосконалення продуктивної кущистості жита Гном 2 необхідно передбачати використання адитивного ефекту доббором, а також, паралельно, селекційними прийомами спрямованими на ово-

лодіння явищем гетерозису, яке зумовлене генами домінантної і епістатичної дії. За парадигмою необхідно одночасно проводити добір генотипів з прямим випробуванням результатів добору за нащадками і паралельно створювати інбредні лінії з наступним їх комбінуванням і оцінкою ЗКЗ і СКЗ по продуктивній кущистості. Необхідно також враховувати, що продуктивна кущистість залежить від умов зовнішнього середовища, яке вносить істотні корективи в реалізацію потенціалу продуктивності, тому актуальними залишаються покращення агротехнічних умов, спрямованих на збільшення прояву цієї ознаки.

Генетичні коефіцієнти кореляції продуктивної кущистості (r_G) з усіма іншими визначеними в досліді ознаками – прями помірні за величиною. Як виключення, в донора Гном 2 встановлено обернену генетичну кореляцію продуктивної кущистості з масою 100 зерен з рослини ($r_G = -0,3197^*$). Коефіцієнти за формулою Хейзеля і адитивні кореляції між батьками і нащадками в обох напрямках були негативними. Селекціонер зацікавлений у одночасному підвищенні продуктивної кущистості і маси 100 зерен з рослини. Генетично поєднати це складно через те, що при селекційному збільшенні однієї з цих ознак друга неодмінно буде зменшуватися. Володіючи генетичною інформацією стосовно контролю кількісних ознак у жита Гном 2, ми ввели в популяцію новий склад генів спрямованим схрещуванням донора–носія високої крупності зерна (маса 100 зерен > 7,0 г), як материнської форми, з донором домінантної короткостеблості Гном 2, використаного за батьківський компонент. У F_2 отримали відповідну кількість рослин, які сполучають бажану

ну короткостеблості з високою крупністю зерна.

Довжина колоса в жита Гном 2 проявила однакові за абсолютним значенням коефіцієнти успадковування в широкому – $H^2 = 0,6885$ і в вузькому – $h^2 = 0,6696$ розумінні, відповідно. Стратегією селекційного вдосконалення донора Гном 2 за довжиною колоса передбачено застосування прямого добору. Фенотипові і генотипові генетико-статистичні параметри (V_p і V_G) свідчать про істотний резерв збільшення довжини колоса протягом найближчих поколінь. Пряма генетична спорідненість довжини колоса встановлена з числом квіток у колосі ($r_G = 0,2955$), продуктивністю рослини і крупністю зерна ($r_G = 0,2727$). Обернені генетичну ($r_G = -0,3932^{**}$) і адитивну кореляції ($r_A = -0,4357^{**}$) встановлено між довжиною та щільністю колоса. Непередбачувану проблему може викликати негативна генетична ($r_G = -0,3199^*$) і адитивна ($r_A = -0,3528^*$) кореляції між довжиною колоса батьків і масою 100 зерен з рослини нащадків. Нейтралізацію вказаної асоціації можливо зробити використанням доборів або спрямованими насичуючими схрещуваннями.

Середні арифметичні числа квіток у колосі Гном 2 проявили високу стабільність за роки досліджень. Визначені за співвідношенням S^2_G і S^2_p коефіцієнти успадковування в широкому розумінні числа квіток у колосі становили $H^2 = 0,5765$, що майже співпадало з успадковуванням у вузькому розумінні $h^2 = 0,5694$. Число квіток у колосі визначалося переважно адитивними чинниками і таке явище ефективно використовується в практичній селекції з залученням донора Гном 2. Число квіток у колосі вихідних батьківських рослин

проявило пряму адитивну залежність з продуктивною кущистістю ($r_A = 0,5470^{***}$) і масою зерна з рослини ($r_A = 0,5174^{***}$) нащадків. Збільшення числа квіток на одну у батьківському поколінні збільшувало на 0,3969 шт. число продуктивних стебел і на 0,3825 г масу зерна з рослини у нащадків. Адитивна кореляція між числом квіток у колосі батьків і масою 100 зерен з рослини у нащадків виявилася оберненою ($r_G = -0,6044^{***}$). Це означає, що 36,5% батьківських рослин з більш довгим колосом утворювали дрібніше зерно у прямих нащадків. Кореляція між масою 100 зерен батьківських рослин і числом квіток у колосі нащадків була також оберненою ($r_G = -0,4213^{**}$). Збільшення крупності зерна у батьківському поколінні у 17,7% випадків обумовлювало зменшення чисельності зерен у колосі нащадків. Ураховуючи, що 12–19% рослин у батьківському поколінні зумовлені небажаним ефектом плейотропії, застосуванням інтенсивних доборів при одночасному сполученні числа зерен у колосі з його високою крупністю протягом низки поколінь дасть можливість «розірвати» селекційно небажану генетичну кореляцію в жита Гном 2.

Число зерен у колосі значною мірою залежить від генетичної детермінації ознаки, а також від умов середовища, які складаються під час онтогенезу рослини. Генетико-статистичні параметри числа зерен у колосі неадекватні з попередньо аналізованими довжиною і числом квіток у колосі. Коефіцієнт успадковування в широкому розумінні числа зерен у колосі жита Гном 2 виявився помірним за величиною ($H^2 = 0,4374$), але більше 56% загальної фенотипічної мінливості ознаки обумовлювалася умовами середовища. Адитивна

компонента числа зерен у колосі виявилася мізерною. Успадковування в широкому і вузькому розумінні озерненості колоса в жита Гном 2 надзвичайно низькі. Виходячи з указаних генетичних параметрів збільшення числа зерен і озерненості колоса донора короткостеблості Гном 2, стратегія селекції вказаних ознак повинна бути спрямована на використання ефекту гетерозису з одночасним покращенням агротехнічних умов вирощування жита.

Величини успадковування в широкому ($H^2 = 0,1808$) і вузькому ($h^2 = 0,1185$) розумінні показали неістотність генетичної детермінації щільності колоса. При використанні в селекційних програмах донора короткостеблості Гном 2 бажано до схрещувань залучати зразки з генетичною вираженістю більшої довжини колоса, оскільки адитивні і неадитивні компоненти генетичної варіанси у цієї ознаки вичерпані і в популяцію спрямованими схрещуваннями необхідно вводити новий склад генів. У результаті кон'югації хромосом в F_1 , в другому поколінні передбачається поява рослин з бажаним сполученням короткостеблості і довжини колоса.

Від умов середовища істотно залежить маса зерна з колоса, яка включає основні складові – число зерен у колосі і крупність зерна. Селекція на підвищення маси зерна з колоса жита озимого надзвичайно актуальне і генетично складне завдання. При створенні донора Гном 2 основна увага зосереджувалася на короткостеблості. Проводити споріднену одночасну селекцію на обидві ознаки у цього зразка некоректно, оскільки виникне необхідність аналізу великих об'ємів популяції рослин і значних витрат праці. Застосована стратегія односпрямованого до-

бору, щоб у майбутньому про- вести конвергентні схрещуван- ня і поєднати в одному генотипі короткостеблості і високу масу зерна з колоса. Генетичний кое- фіцієнт варіювання ($V_G = 18,96\%$) маси зерна з колоса майже вдві- чі нижчий від фенотипічного ($V_P = 37,02\%$) – решта мінливості ($V_E = 18,06\%$) зумовлена умова- ми зовнішнього середовища. На фоні мінливих умов середовища практично неможливо визна- чити генотипну складову про- яву маси зерна з колосу. Успад- ковування маси зерна з колоса в широкому розумінні низьке ($H^2 = 0,1078$). Прямий добір, і ефект гетерозису по масі зерна з колосу в донора Гном 2 викорис- тати надзвичайно проблематич- но. Стратегією селекції передба- чено проведення схрещувань з донорами високої маси зерна з колоса.

Маса зерна з рослини склад- на агрономічна ознака. Гене- тика спадкування маси зерна з рослини істотно залежить від її складових елементів. Параме- три успадковування маси зерна з рослини нового донора корот- костеблості Гном 2 низькі – $H^2 = 0,1390$. Успадковування в вузь- кому розумінні взагалі становило мізерну величину – $h^2 = 0,0092$. Генетичну мінливість маси зерна з рослини визначити в експери- менті буває надзвичайно склад- но – в одному випадку кореля- ції між батьками і нащадками бувають низькими, а іноді вза- галі негативними (оберненими). Масу зерна з рослини в селек- ції жита озимого Гном 2 можна покращувати використанням прямої генетичної кореляції ($r_G = 0,3443^*$) з продуктивною кущистістю батьків. Опосеред- ковано можна використовувати ефект гетерозису продуктивної кущистості нащадків, який тісно

пов'язаний з масою зерна з рос- лини батьків.

Маса 100 зерен з рослини до- нора короткостеблості Гном 2 по- рівняно з кращими селекційни- ми зразками низька ($\bar{X} = 2,42$ г). Фенотипічний коефіцієнт мін- ливості ($V_P = 15,73\%$) маси 100 зерен майже вдвічі більший від генетичного ($V_G = 8,68\%$). Успад- ковування в вузькому розумін- ні ($h^2 = 0,5360$) дає можливість проводити прямий добір. Для реалізації генетично обумовле- ного потенціалу необхідні значні витрати часу, тому проведена серія насичуючих схрещувань крупнозерних зразків з новим донором короткостеблості. Спо- лучення вказаних ознак при та- ких схрещуваннях ефективне.

Висновки. Стабілізуючим (до- центровим) добором створено донор короткостеблості жита озимого (*Secale cereale* L.) з ви- сотою рослин 50–60 см. Висота рослин зберігає симетричність кривої розподілу та скупчен- ня частот у центральних класах (позитивний ексцес). Уперше за- пропоновано символіку ново- го алеля гена короткостеблості H1-2H1-2 і назву донора Гном 2 (Gnome 2). Протягом 28 років стабілізуючого добору 57% за- гальної генетичної мінливості висоти рослин зумовлено ади- тивними генами, які доступні для прямого добору за фенотипом, а 43% домінантними і епістатич- ними чинниками, що зумовлю- ють прояв ефекту гетерозису. У донора Гном 2 встановлені пря- мі генетичні адитивні кореляції висоти рослин з числом квіток у колосі, довжиною колоса, ма- сою зерна з рослини, масою 100 зерен з рослини; обернені – з щільністю колоса і масою зерна з колоса. Висота вихідних бать- ківських рослин проявила пря-

му адитивну кореляцію з чис- лом квіток у колосі та обернену з щільністю колоса. Адитивний компонент кореляції безпосе- редньо вказує «істинний» вплив батьківських рослин на прояв вказаних ознак у прямих на- щадків. Продуктивна кущистість батьківських рослин, маса зер- на з рослини прямо, а крупність зерна (маса 100 зерен) оберне- но впливала на висоту рослин нащадків. Обернена адитивна кореляція висоти батьків і маси 100 зерен з рослини нащадків зумовлена плейотропним ефек- том дії генів, що дає можливість поєднання бажаних ознак в од- ному генотипі.

Продуктивна кущистість на 54% зумовлена загальними ге- нетичними з них, зокрема, на 30% адитивними, а на 24% не- адитивними чинниками. Кон- цепцією генетичного вдоскона- лення продуктивної кущистості жита Гном 2 передбачається ви- користання адитивного ефекту спрямованим добором, а також застосуванням селекційних при- йомів, спрямованих на оволо- діння ефектом гетерозису, яке зумовлене генами домінантною й епістатичною дією. За парадиг- мою селекції необхідно одно- часно проводити добір геноти- пів з прямим випробуванням результатів добору за нащад- ками і паралельно створюва- ти інбредні лінії з наступним їх комбінуванням і оцінкою ЗКЗ і СКЗ по продуктивній кущистості. Необхідно також враховувати, що продуктивна кущистість іс- тотно залежить від умов зовніш- нього середовища, яке вносить істотні корективи в реалізацію потенціалу продуктивності, тому актуальними залишаються по- кращення агротехнічних умов, спрямованих на збільшення прояву цієї ознаки.

ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Жученко, А.А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбинация, агробиоценоз. / А.А. Жученко. – Кишинев, «Штиинца», 1980, с. 352.
2. Donald, C.M. / C.M Donald // The breeding of ideatypes. – *Euphytica*, 1968. – 17, 85. – 403 p.
3. Скорик, В.В. Селекція жита (*Secale cereale* L.) на підвищену фотосинтетичну активність листя. / Вікт. В. Скорик, Волод. В. Скорик, Н.В. Симоненко, О.П. Скорик // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. – К., 2009. – № 1 (9), С. 19–25.
4. Скорик, В.В. Селекція жита (*Secale cereale* L.) на потужність кореневої системи. / Вікт. В. Скорик, Волод.В. Скорик, Н.В. Симоненко, О. П. Скорик // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. – К., 2009. – № 1 (9), С. 3–11.
5. Скорик, В.В. Варьирование и наследуемость признаков иммунной к мучнистой росе популяции озимой жи. / В.В. Скорик, В.И. Москалец // Селекция и семеноводство.– Киев, 1983. – Вып. 55. – С. 15–21.
6. Скорик, В.В. Генетические взаимосвязи признаков при селекции короткостебельной озимой ржи на высокую урожайность. / В.В. Скорик // Вестник с.-х. науки, 1988. – № 4 (380). – С. 46–52.
7. Скорик, В.В. Эффективность отбора по крупности зерна у озимой ржи / В.В. Скорик // Селекция и семеноводство. – Киев: Урожай,1975. – Вып. 31. – С. 6–14.
8. Меркурьева, Е.К. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных / Е.К. Меркурьева. – М.: Колос, 1970. – 123 с.
9. Меркурьева, Е.К. Генетика. / Е.К. Меркурьева. – М.: Агропромиздат, 1991. – 207 с.
10. Рокицкий, П.Ф. Введение в статистическую генетику / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Высшэйшая школа, 1974. – 448 с.
11. Шталь, В. Полпуляционная генетика для животноводов-селекционеров / В. Шталь, Д. Раш, Р. Шиллер, Я. Вахал. М.: Колос, 1973. – 439 с.
12. Константинов, А.В. Общая цитология. / Ф.В. Константинов. – Минск: из-во Высшэйшая школа, 1968. – 174 с.
13. Лобашов, М.Е. Генетика / М.Е Лобашов // Изд-во Ленинградского университета, 1969. – 496 с.
14. Соболев, Н.А. Генетическая гетерогенность популяции. / Н.А. Соболев // Сб. Генетика зернобобовых культур. – Орел, 1972. –56 с.
15. Майо, О. Теоретические основы селекции растений / О. Майо // Пер. с англ. В.В. Иноземцева, А.А. Наумова; Под ред. и с предисл. Ю.Л. Гужова. – М.: Колос,1994. – 295 с.
16. Bunyak, O. Evaluation of short-strawed winter rye hybrids controlled by dominant gen H1 of new donors. / O. Bunyak, V. Skoryk // International Symposium on Rye Breeding & Genetics. – Minsk, Belarus, 29 June – 2 July 2010. – 54 p.
17. Шмальц, Х. Селекция растений / Х. Шмальц. – М.: Колос, 1973. –113 с.
18. Мережко, А.Ф. Проблема доноров в селекции растений / А.Ф. Мережко. – Санкт-Петербург, 1994. – 127 с.
19. Galton, F. Natural inheritance / F. Galton.– MacMillan, London, 1889. – 28 p.