

В.В. Скорик,

УДК 631.527.12.526.633.14.324(477.51)

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

Ефективність добору за крупністю зерна жита озимого (*Secale cereale* L.)

Крупність зерна жита озимого генетично детермінована ознака, контролюється серією множинних алелів і доступна для штучного добору. В результаті довготермінового інтенсивного добору середня маса 100 зерен з рослини збільшена від 2,94 до 6,94 г або у 2,4 раза. Реалізована ефективність добору за масою 100 зерен з рослини в напрямку збільшення була систематичною, але нерівномірною. Протягом 42 генерацій спостерігалися періоди швидкої відповіді на спрямований добір, тривалі уповільнення збільшення і навіть риверсії середньої маси 100 зерен з рослини. Швидке збільшення ефективності спрямованої селекції відповідало змінам, які створювали відносно великий ефект, і в наступному утворювали плато, коли ультракрупнозернистість досягала високої частоти. Мінливість популяції жита за високого тиску добору за масою 100 зерен з рослини переважно відбувалася згідно з нормальним розподілом, та проявом негативної асиметрії після ефекту «вибуху» появи екстремумних класів. Після досягнення найвищої середньої крупності зерна жита спостерігалось невелике подальше уповільнення збільшення маси 100 зерен, незважаючи на сильний тиск добору.

Протягом 42 генерацій на ефективність селекції найвищий вплив виявив іменованний селекційний диференціал (36%), інтенсивність добору (22%), коефіцієнт успадковування у широкому розумінні (8%), коефіцієнт успадковування у вузькому розумінні (10%). Прогнозована й реалізована ефективність добору за 42 генерації співпадала у 37% випадків і свідчить про реальний прогноз селекційного передбачення.

Ключові слова:

жито озиме, ефективність добору зерна, маса 100 зерен жита, селекційний диференціал, ультракрупнозернистість жита, успадковування крупності зерна, екстремум.

Актуальність проблеми. Отримання нових сортів, селекційних зразків і донорів з високим потенціалом урожайності і здатних протистояти основним несприятливим чинникам зовнішнього середовища – актуальна проблема селекції польових культур. Жито озиме (*Secale cereale* L.) – важлива продовольча культура України. Цінність її визначається кращою, порівняно з пшеницею озимого, морозо- і посухостійкістю, здатністю рос-

ти на бідних ґрунтах і продукувати при цьому високі врожаї. Стримуючим чинником збільшення врожайності жита є нижча крупність зерна порівняно з пшеницею.

Крупність зерна жита озимого, що визначається середньою масою однієї зернівки за вибіркою 1000 або 100 зерен, є важливим складовим елементом урожайності. Отримання вихідних зразків шляхом збільшення крупності зернівки – перспективний напрям селек-

ційного поліпшення жита озимого, якому нині не приділяється належної уваги.

Висока ефективність селекції на крупність зерна засвідчена створенням сортів жита – Немишлянське 963 [1, 2] Саратовське крупнозернисте [3–7], Казанське [8, 9], Партизанське [10], Львівське [11], Поліське [12], Новозибківське, Крупнозерне [13].

Основним критерієм при доборі вихідних материнських рослин жита озимого є їхня

оцінка за фенотипом. Ефективність такого добору висока, коли різноманітність зумовлена генотипом рослин. У селекційному покращенні жита мало використовувалися генетико-статистичні параметри оцінки ознак, зокрема за крупністю зерна.

Обговорюючи результати багатьох дослідників, Т. Roemer [14] указував на значне успадкування крупності зерна у жита озимого. Т. Wolski et al. [15, 16] встановили кореляцію мати–нащадок у сортів і гібридів жита за масою 1000 зерен ($r_{op} = 0,233-0,559$). За високої інтенсивності ефект штучного добору за крупністю зерна виявився великим.

Переконливі коефіцієнти успадкування маси 1000 зерен у пшениці встановлені у дослідях. Дослідники вважають важливим істотно збільшувати масу 1000 зерен. Практична селекція намагається підвищувати масу 1000 зерен. Крупні насінини мають більші за розміром зародки, а більші зародки знаходяться у позитивній кореляції з числом продуктивних стебел [18–21].

Методика досліджень.

Перші добори за крупністю насіння жита проводилися на решетах з прямокутними отворами 3,0 x 20 мм [22–25]. Крупність зерна жита у нащадків визначали за масою 100 зерен з однієї рослини. Для відрахування відповідного числа зерен виготовлені спеціальні рахівниці у вигляді пеналу, з допомогою яких швидко і безпомилково можна відібрати потрібне число зерен у польових умовах. Насіння крупнозернистих рослин жита висівалося на ізолюваних ділянках, нащадки аналізувалися за масою 100 зерен з кожної росли-

ни. За результатами аналізу для наступного покоління добиралися рослини з найкрупнішим насінням і виключалися гірші серед можливих запилювачі методом педігрі [26]. Чисельність вихідних рослин у селекційних розсадниках забезпечувала достатню гетерогенність сформованих субпопуляцій, тому небажаних наслідків інбридингу протягом 42 поколінь не спостерігалось. При проведенні селекції у популяції використовували коефіцієнт успадкування маси 100 зерен з рослини для прогнозування ефекту добору. Під ефектом добору розуміють зрушення генетичної середньої, яке відбувається в популяції від одного покоління до іншого.

Протягом 42 поколінь визначалися генетико-статистичні параметри, обчислювалася очікувана ефективність добору і визначався ступінь узгодження її з фактичною реакцією на добір. Найкрупнозерніші рослини без помітних негативних ознак використовувалися для подальшої селекції. Аналізу підлягало все потомство відібраної батьківської рослини і визначався генетичний адитивний коефіцієнт кореляції із середньою прямих нащадків за масою 100 зерен з рослини.

Результати досліджень.

Іменованій селекційний диференціал являв собою різницю між середньою масою 1000 зерен, сформованої та вихідної популяції ($S_d = \bar{X}_1 - \bar{X}_0$), а стандартизований – той же показник, виражений в умовних одиницях середнього квадратичного відхилення ($i = S_d/S_p$) [27]. Маса 1000 зерен відібраної субпопуляції із сорту Веселоподолянське в 1970 р. становила 47,2 г, а вихідної популяції – 28,9 г. Селекційний диференціал ста-

новив 18,3 г на 1000 зерен. Маса 1000 зерен нащадків, вирощених з найкрупнішого насіння в умовах ізоляції в 1971 р., становила 37,0 г або на 8,1 г (28%) більше від вихідної популяції у 1970 р. Ефективність добору рослин з крупним зерном у 1972 р. становила 7 г, що узгоджувалося з результатами минулого року.

В теорії генетики та селекції рослин і тварин існують методи, на основі яких можна кількісно прогнозувати ефективність добору [46]. Для встановлення ефективності селекції за конкретною ознакою виникає необхідність передбачити, який ефект буде отриманий у нащадків, якщо відносно батьківських форм застосований відповідний рівень добору і використана та чи інша частка відібраних особин материнського покоління. Надзвичайно важливо встановити хоча б приблизний прогноз, який можна одержати спрямованим добром, при цьому яке число рослин з популяції необхідно залучати для відтворення популяції без шкідливих наслідків інбридингу, а головне, якого збільшення продуктивності можна очікувати у нащадків відібраної групи рослин. Необхідно також передбачити і дати приблизний прогноз бажаного рівня з прийнятою інтенсивністю та чисельністю відібраних елітних рослин для удосконалення ознаки.

У табл. 1 наведена ефективність прямого добору за масою 100 зерен з рослини на початку тривалої селекційної програми збільшення крупності зерна жита озимого. Пропорція добору показує число відібраних з високою масою 100 зерен від загального числа проаналізованих рослин. Насіння кожної ві-

Таблиця 1

**Ефективність добору крупнозернистих рослин жита озимого сорту
Веселоподолянське (1970–1975 рр.)**

Параметри	1971/72	1972/73	1973/74	1974/75
Пропорція добору рослин, шт.	66/648	28/246	38/365	24/318
Селекційний диференціал Sd, г	1,3	1,5	0,2	0,2
Маса 100 зерен з рослини, г вихідних	3,7	3,8	4,2	4,3
відібраних	5,0	5,3	4,4	4,5
нащадків	4,3	4,2	4,3	4,2
Коефіцієнт успадковування, h ²	0,55	0,66	0,78	0,81
Ефективність добору R _T – теоре- тична, г	0,70	0,55	0,18	0,18
%	18,9	14,6	4,3	0,4
R _F – фактична, г	0,52	0,43	0,06	-0,04
%	14,0	11,3	1,5	-0,9

дібраної рослини висівалася на площі живлення 30 x 5 см дво-рядковими ділянками довжиною 8 м з дотриманням умов ізоляції. Коефіцієнт успадковування визначався за подвоєним коефіцієнтом генетичної адитивної кореляції між батьками і середньою арифметичною нащадків. Очікувана ефективність добору визначалася як $R = S_d h^2$ [27]. Реалізована ефективність добору визначалася порівнянням нащадків з вихідними батьками.

Реалізована ефективність добору (RF) за масою 100 зерен з рослини у чотирьох поколіннях виявилася високою, але дещо нижчою, ніж очікувалося за теоретичними розрахунками (R_T). Коефіцієнт успадковування у вузькому розумінні (h²) збільшувався залежно від циклу добору. Частота алелів маси 100 зерен рослини під тиском дії спрямованого добору збільшувалася. Зниження інтенсивності добору призвело до зменшення ефективності селекції у четвертому циклі, незважаючи на високий показник успадковування ознаки. В 1974 р. установлена риверсія величини середньої маси 100 зерен за рахунок збільшення прояву частоти рослин зі звичайним зерном. Застосовувана інтенсивність добору не дала можливості популяції повернутися до вихідного стану за масою 100 зерен з рослини. Середня арифметична (X₂) відібраної крупнозернистої групи рослин істотно відрізнялася від середньої вихідної популяції (X₀). У результаті чотириразового добору за крупністю зерна відбулося зрушення популяції у напрямі збільшення частки крупнозернистих рослин. Мінливість маси 100 зерен з рослини субпопуляції створювала

умови для проведення подальшого селекційного зрушення крупності зерна у сорту Веселоподолянське.

Вплив рекурентного спрямованого добору на кількісні ознаки вивчався у різних видах панміктичних популяцій. Класичним прикладом у генетико-селекційній літературі наводиться добір кукурудзи на вміст білка й олії, який започатковано в 1896 р. у штаті Іллінойс (США). Розпочато його з вивчення 163 качанів у вільно розмножуваній популяції [28], з якої на основі хімічного аналізу було відібрано 24 качана з високим вмістом білка і 12 – з низьким, а також 24 качана з високим вмістом олії і 12 – низьким.

Вихідна популяція кукурудзи в середньому мала вміст білка 10% і олії 4,67%. Добір проводили окремо на високий і низький вміст олії в зерні. У кожному наступному поколінні в групі високо олійних проводили добір на високий, а в групі низько олійних – на низький вміст олії в зерні. Позитивних результатів добору досягали повільно, вони виявилися залежними від умов року, але після 100 генерацій добору

середній вміст білка в ІНР становив 26,9%, що майже втричі більше від вихідного сорту. У результаті тривалого добору середній вміст олії в ІНО збільшений від 4,7 до 22,4%, тобто у 4,76 раза [29]. Коефіцієнти успадковування вмісту олії та білка свідчать, що генетична мінливість залишається достатньо значною й ефективність доборів у наступному передбачається успішною.

За даними кількісних підрахунків числа генів, мова йде не менше як про 54 локуси, що зумовлювали різноманітність високо- і низькоолійності, а також 122 локуси, що диференціювали високо- і низькобілковість. J.W. Dudley [29] дійшов висновку, що не слід остерігатися втрати генетичної мінливості врожайності зерна, оскільки частота генів 0,25 і 0,5 лише для 50–200 локусів давала можливість одержувати генетичну цінність до 20 стандартних відхилень. Проблема полягала не стільки в одержанні якомога більшої генетичної мінливості, скільки в тому, яким чином ефективніше зосередити бажані корисні алелі в одному генотипі.

Подібні висновки зробив D.S. Falconer при доборі на число вентральних щетинок у дрозюфілі. Успіх рекурентної селекції у тютюну описав D.F. Matzinger [30]. За чотири цикли рекурентної масової селекції на збільшення врожайності дало зрушення 4,29% за генерацію, тоді як передбачалося 3,52%. Очікувані кореляційні зрушення різних складових урожаю узгоджувалися з очікуваними від 5 до 50%. Швидко збільшення вмісту нікотину в тютюну не змінювало генетичну мінливість інших ознак.

Значною виявилася генетична мінливість при застосуванні рекурентної селекції за масою 100 зерен у вівса, як повідомляли F.H. Khadr et al. Генетичний успіх селекції за крупністю зерна був високим у пшениці за повідомленням J. Smosek [31]. Реакція популяції на проведення дивергентної селекції по крупності зерна виявилася вищою у позитивному напрямку, ніж у негативному. A. Singh et al. [32] встановили високий генетичний успіх добору за 1000 зерен у рису, що визначалося дією незалежних генів.

За повідомленням C.F. Getner [33, 34], за десять циклів добору на крупність зерно кукурудзи збільшилося на 171%. Найбільш високий успіх рекурентної селекції спостерігався у перших циклах добору (19–24%). Зрушення крупності зерна в інтеркросній популяції кукурудзи виявилася лінійним, але відносно збільшення між циклами поступово знижувалося, оскільки популяція ставала все адаптованішою, продуктивнішою і гомозиготнішою за цією ознакою. Автор дійшов висновку, що позитивний до-

бір за крупністю зерна завжди зменшує частоту малопродуктивних індивідів і збільшує врожай популяції. Сорти популяції мають значний потенціал генетично піднімати рівень складових урожаю, який можна використовувати кумулятивним ефектом дії добору.

S.M. Sadaqat et al. [35], вивчаючи сорти пшениці твердої ярої у Пакистані, дійшли висновку, що маса 100 зерен мала високе успадковування і виявилася найефективнішою ознакою для добору на збільшення врожайності. Високі генетичні зрушення крупності зерна одержали A. Svisubramaniam et al. [36] у рису, J.M. Yohe et al. [37] у вігні, T.P. Yadava [38] у кормовій капусти.

З 1970 р. вивчається спрямований добір на збільшення маси 100 зерен з рослини жита озимого сорту Веселоподолянське. У табл. 2 наведено динаміку і відносний розподіл маси 100 зерен з рослини протягом 42 років безперервного добору (1970–2012 рр.) Під впливом дії спрямованого добору найкрупнозерніших рослин у популяції відбувалося поступове, але нерівномірне збільшення середньої маси 100 зерен (рисунок). При високому генетичному тиску спрямованого добору за масою 100 зерен з рослини, спостерігалося поступове збільшення частки крупнозернистих рослин у нащадків і зменшення або зникнення – дрібнозернистих, які були масовими у вихідній популяції.

Варіювання маси 100 зерен з рослини відбувалося переважно за законом нормального розподілу. Генетичні зрушення ($R_F = \bar{X}_1 - \bar{X}_0$) спостерігалися у популяції під впливом спрямованої рекурентної

селекції. У перших трьох поколіннях інтенсивність добору перевищувала три стандартні відхилення від середньої нормального розподілу і спричинила значне підвищення загальної маси 100 зерен з рослини. У четвертому та п'ятому поколіннях спостерігалося деяке зниження середньої крупності зерна внаслідок зниження інтенсивності добору в попередніх поколіннях ($i = 2,98$ і $2,68$). Інтенсивність добору в п'ятому поколінні зросла, у результаті чого середня маса 100 зерен з рослини збільшилася в наступному 1987 р. (рис.). У результаті проведеної протягом 16 поколінь акумуляції алелів генів, що визначають масу 100 зерен з рослини, вдалося збільшити ознаку від 2,94 г до 6,02 г, тобто, більше ніж у два рази порівняно з вихідною популяцією. Так створено донор крупності зерна, який одержав назву Веселоподолянське крупнозернисте (ВПК).

У 1987 р. проведено схрещування найбільш крупнозернистих високорослих материнських рослин ВПК з кращими домінантно короткостебловими батьківськими рослинами зумовленими геном НІ. У F_1 середня маса 100 зерен з рослини істотно зменшилася до $\bar{X} = 4,2$ г, а відібрано було всього дві рослини, які вдало сполучали в собі домінантну короткостеблість з найвищою крупністю насіння 4,9 г. У F_2 отримано 318 рослин, з яких 235 виявилися короткостебловими, а високостеблові вибраковувалися перед квітуванням. Середня арифметична маса 100 зерен проявилася на рівні $\bar{X} = 5,1$ г – це була западина двовершинного розподілу. Вершина модального класу лівосторонньої частини розподі-

лу знаходилася на рівні $\bar{X}_1 = 4,7$ г, а правостороннього – $\bar{X}_2 = 5,5$ г. При доборі на крупність насіння у 19 циклі (F_2 з доміантним алелем гена короткостеблості) для розмноження використано всього дві рослини тому, що остерігалися негативних наслідків інбридингу в наступних поколіннях. Непередбачуваних наслідків інбредної депресії удалося уникнути збільшенням чисельності рослин у наступних поколіннях. Феномен зменшення родовідних рослин до двох, а в наступних поколіннях збільшення від них нащадків, у популяційній генетиці відомий як «ефект пляшкової шийки». Поряд з цим у сім'ях проводилися безкомпромисні браковки рослин з високорослим фенотипом *hlhl*, що також звужувало потік генів у популяції.

Наступні добори за крупністю зерна жита проводилися у межах доміантно короткостеблових рослин з комплексом селекційно цінних господарських ознак. У 19 поколінні за масою 100 зерен проявився надзвичайно широкий спектр мінливості нащадків двох вихідних рослин, що пройшли етап «пляшкової шийки». Уперше в короткостебловій популяції (F_2) з'явилися окремі рослини з масою 100 зерен більше 8,0 г, так звані **екстремуми** – організми з крайнім виразом ознаки, яка раніше в жита не проявлялася. Уведення у високорослу популяцію (ВПК) жита доміантних генів короткостеблості (*Hl*) у наступних генераціях підтвердило очікуване збільшення формотворчого процесу за низкою селекційних ознак, зокрема прояву маси 100 зерен із рослини. З табл. 2 можна зробити висновок про

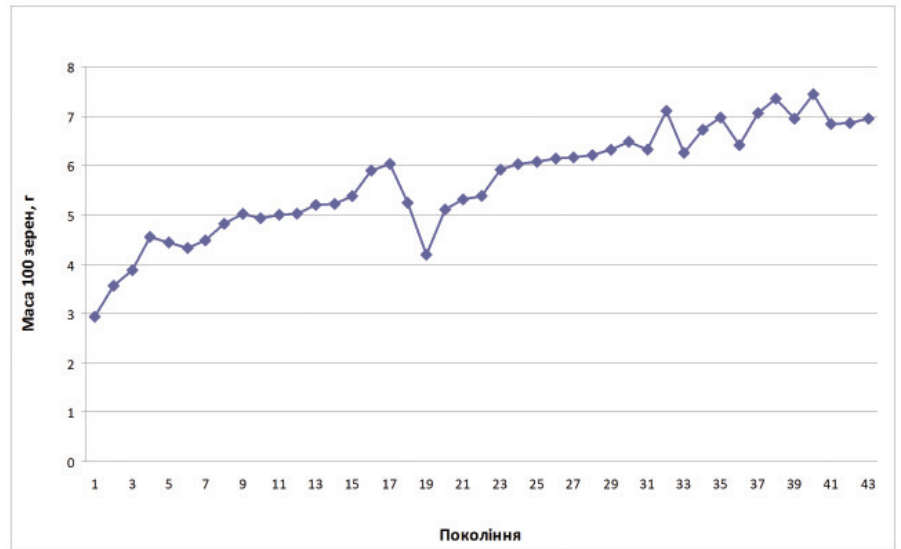


Рис. Динаміка збільшення маси 100 зерен з рослини протягом 42 поколінь рекурентного добору

позитивний асиметричний характер прояву мінливості маси 100 зерен з рослини збільшенням частоти появи класів з крупним екстремумним зерном. У вихідному матеріалі та попередніх поколіннях спрямованого добору не з'являлися рослини, чи навіть окремі зерна, з високою крупністю. Маловірогідна думка про те, що у вихідному матеріалі первісно існували такі гени, які визначали появу і розвиток екстремумів за крупністю зерна. Напевно добір сприяв створенню підвищеної мінливості у напрямку селекції. В наступних поколіннях у кросинговері відбувалися кон'югації гомологічних хромосом на ділянках близьких до розташування плюс-генів, з'являлася можливість підвищення рівня розвитку більшої маси 100 зерен і тим самим збільшення ефективності добору [27]. Таблиця 2 спеціально розбита на 26 класів, щоб наочно бачити появу–зникнення екстремумних класів, які раніше не зустрічалися у вихідній популяції за масою 100 зерен. Виділена середина класів і крайні правосторонні класи, яких у

популяції до відповідної генерації спрямованого добору не існувало. З рослин, що належали до найкрупнозернистіших класів і виходили за межі плюс трьох стандартних відхилень формувалася субпопуляція наступної генерації добору. Кожного року субпопуляція знаходилася під постійною увагою селекціонера під час вегетації та особливо після перезимівлі. Коли з'являлися потворні, хворі, малопродуктивні рослини, то нещадно бракувалися перед початком квітання.

У 20 і 21 поколіннях спрямованого добору частоти маси 100 зерен набули вигляду кривої з нормальним розподілом. Модальний клас частот розподілу встановлено на рівні $\bar{X} = 4,9$ г з рівномірним розмахом варіантів вліво і вправо. Найбільші плюс-варіанти (7,3–7,9 г), на відміну від 19 покоління (F_2 з доміантною короткостеблостю), в 20 і 21 генераціях не проявилися. Ефективність добору за крупністю зерна повільно зростала за рахунок більшого скупчення варіантів у наближених до модального класу. Розподіл

варіантів у 22 поколінні добору найбільш крупнозерних рослин характеризувався незначною правосторонньою асиметрією та зміщенням модального класу на рівень 5,2 г. З'явилася група рослин з масою 100 зерен більше 7,0 г. У 23 поколінні розподіл маси 100 зерен і модальний клас ще більше змістилися вправо, що спричинило до збільшення середньої арифметичної до $\bar{X} = 6,03$ г. Ефект селекції утворювався за рахунок високого тиску добору в попередніх генераціях, у результаті чого у поколіннях 24 і 25 відбулася фіксація модального класу на рівні 4,9, а також спостерігалася концентрація скупчення варіантів частот навколо нього. Протягом наступних трьох генерацій (26–29) зміщення модального класу не відбувалося, але частота прояву крупнозернистих класів збільшувалася. Відмічено виникнення нового класу групи крупнозернистих рослин на рівні 7,3 г, а модальний клас при цьому перемістився до відмітки 5,2 г у 30 поколінні спрямованого добору. Крива розподілу маси 100 зерен набула вигляду правосторонньої асиметрії. Незважаючи на появу нових крупнозернистих екстремумних класів, середня ефективність добору порівняно з минулим роком дещо зменшилася ($\bar{X} = 6,33$ г).

Середня маса 100 зерен з рослини популяції збільшилася до незвичайної крупності ($\bar{X} = 7,11$ г) у 31 поколінні добору. Крива розподілу набула нормального вигляду із широкою амплітудою варіювання від 3,1 до 7,3 г. Більше половини частот ознаки популяції виявилось в крупнозернистій частині розподілу варіантів. Інтенсивність селекції за масою

100 зерен з рослини у цьому поколінні витримувалася високою ($i = 3,28$). Погодні умови 2001/02 р. виявилися несприятливими через тривалу затопленість експериментальної ділянки талою водою. Можливо через це результативність селекції у 2002 р. зменшилася порівняно з минулим роком до $\bar{X} = 6,25$ г. Інтенсивність добору за масою 100 зерен з рослини в 32 генерації, через незалежні від нас причини вимушено зменшилася до $i = 2,77$. Протягом 32–35 генерацій збільшення ефективності добору уповільнилося і у 2005 р. становило $\bar{X} = 6,41$ г, хоча селекційний диференціал ($S_d > 3s$) підтримувався на високому рівні. У популяції спостерігалися деякі зміщення модальних класів протягом зазначених генерацій, але істотно збільшувалася частка крупнозернистих рослин з екстремумним класом. Нові класи з екстремумною крупністю 7,6 г з'явилися у 36 і 37 генераціях, як це траплялося ще у 1989 р. Природно, що при створенні нових крупнозернистих субпопуляцій особливий пріоритет надавався тим рослинам, які проявляли екстремумну масу 100 зерен. Уперше у 37 і 38 генераціях спрямованих доборів у домінантно короткостеблових популяціях з достатньою частотою почали з'являтися екстремумні крупнозернисті рослини з масою 100 зерен понад 8,0 г. Варіаційні ряди за крупністю зерна проявляли характер кривих з нормальним розподілом і проявом модального класу на рівні 6,1 г. Уперше утворилася висока ефективність добору із середньою арифметичною ($\bar{X} = 7,36$ г), але незважаючи на це лівосторонній шлейф рослин з крупністю зерна 3,7 г

залишався. У 2007 р. інтенсивність селекції з організаційних причин була зменшена ($S_d = 2,08$). Переважно цим пояснюється, що в наступному 2008 р. ефективність селекції порівняно з минулим роком дещо зменшилася ($R_f = 6,94$ г). Але, незважаючи на це, частота появи ультракрупнозернистих рослин у цьому та наступних поколіннях збільшувалася.

Оригінальним виявився 2009 р., коли з'явилася група рослин з екстремумом маси 100 зерен 9,1 г. У популяції встановилася чітко виражена правостороння асиметричність розподілу маси 100 зерен з одночасною появою чотирьох екстремумних класів. Такої крупності зерна ще не зустрічалося у відомій нам науковій літературі і це перше повідомлення про такий феномен. При цьому, пікова вершина кривої розподілу змістилася на два класові інтервали вліво. Плосковершинна мінливість розтягнулася від 3,4 до 9,1 г, тобто зайняла 20 класів нормального розподілу.

Успадковування в широкому ($H^2 = 0,53$) і вузькому розумінні ($h^2 = 0,42$) проявили помірні величини, що свідчить про істотний резерв генетичної мінливості маси 100 зерен переважно за рахунок адитивних чинників. Інтенсивність селекції в 39 генерації спрямованого добору перевищувала $+3s$, а середня арифметична відібраної групи рослин становила $\bar{X} = 8,64$ г. Наступне покоління повністю сформоване за рахунок рослин, які проявили екстремум за масою 100 зерен з рослини. У наступному (2010 р.) нащадки екстремуму крупнозерності проявили середню масу 100 зерен на рівні 8,8 г.

У 2011 і 2012 рр. рослин з рекордною масою 100 зерен не виявлено, але середня популяція утримувалася на рівні модального класу 5,5 г, а середня арифметична залишалася високою ($\bar{X} = 6,94$ г). Експеримент по добору жита озимого на крупність зерна триває.

Обговорення результатів.

Накопичена інформація досягла критичної маси і має бути доведена до зацікавлених селекціонерів, генетиків і спеціалістів суміжних галузей. Спрямованим інтенсивним штучним добром жита озимого з найкрупнішим зерном протягом 42 поколінь збільшено масу 100 зерен з рослини від 2,94 г у 1970 р. до 6,94 г у 2012 р. або у 2,36 раза. За роки досліджень помітних селекційно небажаних зрушень за ознаками продуктивності в експериментальній популяції вдалося уникнути. До 1988 р. збільшення маси 100 зерен відбувалося на довгостеблових рослинах жита озимого. Спостерігалось зменшення або повне зникнення рослин з дрібним зерном і навпаки, збільшення та поява рослин з екстремумом крупного зерна, якого не було у вихідній популяції. Поява-зникнення незвичайно крупнозернистих рослин відбувалася з інтервалом через три-п'ять генерацій, хоча інтенсивність спрямованої селекції витримувалася високою і здебільшого перевищувала рівень трьох стандартних відхилень. Після появи екстремуму крупнозернистих рослин у наступних генераціях популяції відбувався період стабілізації за масою 100 зерен, виразніше проявлявся модальний клас, частота ознаки поступово набувала нормального розподілу. Збільшення величини середньої арифметичної (\bar{X}), незва-

жаючи на високий селекційний диференціал, відбувалося повільно.

Зростання крупності зерна сприяло нарощуванню маси колоса. У критичних умовах високорослі рослини проявляли схильність до вилягання. Проблема стійкості проти вилягання вирішена у 18 поколінні спрямованих доборів, шляхом уведення у високорослу популяцію жита генів домінантної короткостеблості *H1*. У першому гібридному поколінні відібрано тільки дві рослини, які задовольняли вимогам одночасної крупності зерна та короткостеблості. Період коли в популяції відбувається істотне звуження генетичної основи відомий під назвою ефекту «пляшкової шийки» [27]. У результаті схрещування з донорами короткостеблості, які не були крупнозернистими, маса 100 зерен з рослини в F_1 різко знизилася. У другому поколінні відбулося розщеплення за проявом домінантного гена короткостеблості й одночасно крупності зерна. Збільшилася генетична адитивна варіанса крупності зерна, у результаті чого збільшилися коефіцієнти успадковування в широкому ($H^2 = 0,84$) і вузькому ($h^2_{o-p} = 0,82$) розумінні. Реалізоване успадковування також виявилось високим ($h^2_{RF} = 0,79$). Уперше за період проведення спрямованих доборів у популяції з'явилася група короткостеблових рослин із масою 100 зерен більше 8,0 г. Екстремум крупності зерна рослини на рівні 7,6 г уперше проявлявся ще у 16 поколінні добору. Після переведення популяції на домінантну короткостеблості збільшення ефективності добору за масою 100 зерен уповільнилося.

Збільшення середньої крупності зернівки відбувалася переважно за рахунок накопичення частоти прояву крупності зерна у модальних класах. Частота прояву екстремумних крупнозернистих рослин ($>7,0$ г) була рідкісною, але з кожним циклом спрямованих доборів їхня поява поступово збільшувалася. Розподіл варіантів за крупністю зернівки у популяціях нащадків у більшій частині наближався до нормального. Істотне зрушення середньої ефективності добору за масою 100 зерен з рослини відбулося в 35 поколінні добору, коли з'явилися екстремумно крупнозернисті класи рослин з масою 100 зерен 7,6 г (35 і 36 генерації), та 7,9 г (37 і 38 покоління) відповідно. Надзвичайно високий ефект добору за масою 100 зерен установлено в 39 генерації спрямованого добору. Середня арифметична в генерації досягнула рівня $\bar{X} = 7,43$ г, при цьому у популяції з'явилася група рослин з масою 100 зерен 9,1 г. Такий екстремум (крайній вираз ознаки) за 42 роки спрямованої селекції виявився вперше. Пропорція рослин з масою 100 зерен менше середньої арифметичної ($<\bar{X}$) у цій генерації становила 34,4% від загального об'єму популяції. В наступному поколінні середня ефективність за масою 100 зерен з рослини дещо зменшилися ($\bar{X} = 6,84$ г). Екстремум крупності зерна (9,1 г) у 40 поколінні утворив прямих нащадків із середньою масою 100 зерен 8,8 г, а в наступних двох генераціях (41 і 42) до 8,6 г. «Вибух» екстремуму крупності в 2009 р. змінився деяким зменшенням середньої маси 100 зерен у 2010 р. і збільшенням ефективності добору у наступні два ро-

ки ($\bar{X} = 6,86$ і $6,94$ г, відповідно). Збільшення середньої ефективності добору за останні два роки відбувалося за рахунок збільшення частоти рослин із середньою крупністю зерна у модальному класі. Розподіл варіантів за крупністю зерна став близьким до нормального.

Незважаючи на високий тиск спрямованого добору за масою 100 зерен, ефективність селекції уповільнено збільшувалася протягом 3–5 або навіть 16 генерацій. За цей час частота розподілу крупності зерна рослин набувала вигляду нормальної кривої і «вибухала» каскадом появи екстремумно крупнозернистих рослин. Спрямований добір сприяв створенню більшої мінливості за крупністю зерна і діяв у тому ж напрямку, в якому проводилася селекція. Очевидно, що при інтенсивному доборі у попередніх поколіннях накопичувалася генетична мінливість за рахунок сполучення різних комбінацій хромосом або їхніх плечей у популяції. Така мінливість здатна вивільнюватися без кросинговеру у відповідному місці або декількох ділянках хромосоми. При наявності такої форми мінливості реакція на добір проявлялася на наступних етапах селекційного експерименту. Потенційна мінливість вивільнювалася повільно, оскільки для цього необхідне перегруповування кількох алелів полігенів, що відбувалося шляхом декількох кросинговерів в одній парі хромосом. При проходженні кросинговеру в послідовних поколіннях виникали, розповсюджувалися та підхоплювалися штучним доббором комбінації полігенів, які утворювали кожне покоління, або це могло бути результатом взаємодії мажорних генів,

локалізованих на гомологічних ділянках хромосом, що зумовлювали збільшення ефективності добору.

Протягом терміна проведення селекційного збільшення середньої маси 100 зерен з рослини середні величини фенотипічної ($V_p = 11,06 \pm 0,56\%$) і генотипної ($V_G = 5,98 \pm 0,22\%$) мінливості між генераціями добору зменшувалися неістотно. Співвідношення генотипних до фенотипічних коефіцієнтів варіювання свідчить про переважний вплив на розвиток ознаки маси 100 зерен з рослини генотипних чинників. Середній коефіцієнт успадкування у широкому розумінні проявив помірну величину за роки проведення доборів ($H^2 = 0,45 \pm 0,03$). Коефіцієнти успадкування у вузькому розумінні маси 100 зерен, обчислені методом подвоєної кореляції між батьками та нащадками, об'єктивно показали загальне спрямування спадково зумовлених чинників ($h^2_{O-P} = 0,39 \pm 0,04$). Відмінність між H^2 і h^2 вказує на переважний вклад адитивних чинників у загальне генетичне варіювання маси 100 зерен. Ефекти домінування й епістазу в середньому за роки проведення спрямованих доборів виявилися невисокими. Реалізований коефіцієнт успадкування виявився ($h^2_R = 0,25 \pm 0,03$).

Істотний паралелізм мінливості ефективності прямого добору R_F за масою 100 зерен з рослини проявив іменний селекційний диференціал S_d ($r_{RFSd} = 0,5982^{***}$). Це означає, що фактична ефективність добору (R_F) на 35,78% залежала від величини іменованого селекційного диференціала (S_d) у попередньому поколінні. Залежність ефективності

добору від інтенсивності селекції в попередній генерації ($i = S_d/S$) виявилася дещо меншою ($r_{RFi} = 0,4688^{***}$). Стандартизована інтенсивність селекції на 21,97% визначала ефективність добору в наступній генерації. Між результативністю селекції та коефіцієнтом успадкування в широкому розумінні встановлена помірна пряма кореляція ($r_{RFH^2} = 0,2774^*$), що становить лише 7,96% паралельного варіювання цих генетико-статистичних параметрів. Незважаючи на складний метод обчислення коефіцієнта успадкування, у вузькому розумінні його вплив на фактичну ефективність селекції при спрямованому доборі на масу 100 зерен з рослини виявився вищим від H^2 ($r_{RFh^2_{O-P}} = 0,3240^*$). Реалізована ефективність селекції (R_F) протягом усього терміна проведення експерименту на 10,50% залежала від коефіцієнта успадкування у вузькому розумінні ($h^2_{O-P} = 0,3925^{**}$). Коефіцієнт успадкування у вузькому розумінні виявився величиною нестабільною протягом проведення експерименту і коливався від 0,93 (15 генерація) до 0,01 (16 покоління) відповідно. За роки досліджень середній коефіцієнт варіювання величини h^2_{O-P} становив $V_p = 61,15 \pm 6,84\%$. Обчислення h^2 за подвоєною кореляцією між масою 100 зерен батьків і середньою цієї ознаки у прямих нащадків викликало певні ускладнення. Якщо коефіцієнт кореляції між батьками та нащадками перевищував 0,5, то доводилося проводити трансформацію коефіцієнта кореляції в коефіцієнт регресії, що викликало відповідні неточності в обчисленнях результуючої ознаки – прогнозованої ефек-

тивності добору. Але жодного випадку негативної кореляції між батьками і нащадками за масою 100 зерен нами не встановлено. Коефіцієнт успадкування – важливий показник для прогнозування або визначення ефективності добору. Безпосередньо у цьому багаторічному експерименті найбільш важливим для визначення ефективності добору виявився іменованний селекційний диференціал і дещо нижчим стандартизована інтенсивність селекції, ніж показники успадкування у широкому та вузькому розумінні, а також реалізований показник успадкування, отриманий за результатами добору.

Між прогнозованим (R_p) і реалізованим (R_r) ефектом добору встановлена пряма кореляція ($r = 0,6057^{***}$). Одержана наближена до прогнозованого реалізована ефективність добору за масою 100 зерен з рослини жита озимого 42 генерацій інтенсивної селекції. Прогнозована та реалізована ефек-

тивність добору за масою 100 зерен з рослини жита озимого співпадали у 37% випадків, що свідчить про можливість використання селекційного диференціала і коефіцієнта успадкованості в практичній селекції.

Висновки. Крупність зерна жита озимого генетично детермінована ознака, контролюється серією множинних алелів і доступна для штучного добору. В результаті тривалого інтенсивного добору середня маса 100 зерен з рослини збільшена від 2,94 г до 6,94 г або у 2,4 раза. Реалізована ефективність добору за масою 100 зерен з рослини в напрямі збільшення була систематичною але нерівномірною. Протягом 42 генерацій спостерігалися періоди швидкої відповіді на спрямований добір, тривалі уповільнення збільшення і навіть риверсії середньої маси 100 зерен з рослини. Швидке збільшення ефективності спрямованої селекції відповідало змінам, які створювали відносно великий

ефект, і в наступному утворювали плато, коли ультракрупнозерність досягала високої частоти. Мінливість популяції жита при високому тиску добору за масою 100 зерен з рослини головним чином відбувалася згідно з нормальним розподілом, з проявом негативної асиметрії після ефекту «вибуху», появи екстремумних класів. Після досягнення найвищої середньої крупності зерна жита спостерігалася невелике уповільнення збільшення маси 100 зерен, незважаючи на сильний тиск добору.

Протягом 42 генерацій на ефективність селекції найбільш високий вплив виявив іменованний селекційний диференціал (36%), інтенсивність добору (22%), коефіцієнт успадкування у широкому розумінні (8%), коефіцієнт успадкування у вузькому розумінні (10%). Прогнозована та реалізована ефективність добору за 42 генерації співпадала у 37% випадків і свідчить про реальний прогноз селекційного передбачення.

ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Пахомова В.П. Методика селекционной работы с рожью на Харьковской селекционной станции / В.П.Пахомова//Сб. научных работ за 1951–1953 гг.– Харьков, 1954. – С. 24.
2. Пахомова В.П. Озимая рожь Харьковская 194 / В.П. Пахомова // Селекция и семеноводство зерновых культур. – М., 1963. – С. 46.
3. Краснюк А.А. Озимая рожь Волжанка / А.А. Краснюк. – Саратов, 1950.
4. Краснюк А.А. Селекция озимой ржи на крупнозерность / А.А. Краснюк // Отчет НИИ земледелия Юго-Востока за 1952 г. – Саратов, 1953. – 15 с.
5. Краснюк А.А. Саратовская крупнозерная рожь // А.А. Краснюк // Сельское хозяйство Поволжья. – 1958. – № 2 – С. 32.
6. Краснюк А.А. Селекция крупнозерной ржи // А.А. Краснюк // Селекция и семеноводство. – 1959. – № 3. – С. 16.
7. Краснюк А.А. Крупнозерная рожь / А.А. Краснюк // Сельское хозяйство Поволжья. – 1960. – № 7. – С. 22.
8. Байчурова Х.Х. Сорт озимой ржи Казанская 5+6 / Х.Х. Байчурова // Селекция и семеноводство. – 1960. – № 9. – С. 38.
9. Байчурова Х.Х. Селекция озимой ржи в условиях Татарской АССР / Х.Х. Байчурова. – Бюлл. УНИИРСиф. – 1960. – № 9. – С. 33.
10. Семенова Н.Ю. Селекционное улучшение сортов озимой ржи Патизанская местная: // Автореф. дисс. канд. с.-х. наук. – Минск, 1966. – С. 22.
11. Кияк Г.С. Некоторые вопросы селекции зерновых культур в Западных районах Украинской ССР / Г.С. Кияк // Селекция и семеноводство. – К., 1969. – Вып. 11. – С. 14.
12. Микитенко А.С. Селекция и семеноводство озимой ржи / А.С. Микитенко // Селекция и семеноводство. – К., 1969. – Вып. 11. – С. 38–41.
13. Михайлова Е.И. Основные итоги селекционных работ с озимой рожью Новозыбковской опытной станции ВИУА / Е.И. Михайлова. – Брянск, 1970. – Вып. 3. – С. 31.

14. Roemer T. Roggen, *Secale* кстрє L // In. Handbuch der Pflanzenzuchtung, 1939. – Lief 5. – Bd. 11. – P. 34–74.
15. Wolski T. Kierunki I tendencje w hodowli roslin zbozowjch.i // Postepy nauk roslinicznych, 1968. – 15. – P. 2.
16. Laube W., Quadt F. Roggen (*Secale cereal*) // Hand. D. Pflanzenzuchtung. – 1959. – P. 11.
17. Rasmusson D.S., Glass R. L. Effetiveness of early generation selection for four quality characters in barley // Crop science. 1965. – 5.– P. 48–52.
18. Белецкий С.М. Крупность зерна и урожай / С.М. Белецкий, Л. Г. Ковалев // Селекция и семеноводство. – 1969. – № 4. – С. 60–63.
19. Губанов Я.В. Интенсивность начального роста озимой пшеницы в связи с размером зерна / Я.В. Губанов, З. Г. Вертий // Труды Кубанского СХИ. – 1970. – Вып. 27. – С. 19–23.
20. Якубцінер М.М., Шкуров М. Крупность семян и урожай / М.М. Якубцінер, М. Шкуров / Земледелие. 1969. – № 4. – С. 29.
21. Росенкова В.Е. Влияние отборов зерна на урожайность яровой пшеницы / В.Е. Росенкова // Земледелие и растениеводство в БССР. – Минск, 1964. – С. 228–235.
22. Скорик В.В. Эффективность отбора на крупность зерна озимой ржи / В.В. Скорик // Вопросы молекулярной биологии и генетики. – Киев: Наукова думка, 1972. – 28 с.
23. Скорик В.В. Наследуемость и эффективность отбора по крупности зерна у озимой ржи / В.В. Скорик // Селекция семеноводство и сортовая агротехника озимой ржи. – Москва, 1974. – С. 34.
24. 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.
25. Скорик В.В. Генетические взаимосвязи признаков при селекции короткостебельной озимой ржи на высокую урожайность / В.В. Скорик // Вестник с.-х. наук. – 1988. – № 4 (380). – С. 46–52.
26. Бриггс Ф. Научные основы селекции растений / Ф. Бриггс // . – М.: «Колос», 1972. –192 с.
27. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Высшэйшая школа, 1974. – 448 с.
28. Бороевич С. Принципы и методы селекции растений / С. Бороевич, – Москва: Колос, 1984. –234 с.
29. Dudley J.W., Lambert R. J. 100 generation of selection for oil and protein in corn. – Plant Breed Rev (2004). – 24:97–110.
30. Matzinger D.F., Wernsman E.A. Four cycles of mass selection in a synthetic variety of an autogamous species *Nicotiana tabacum* L. // Crop Scitnce. – 1968. – Vol. 8.– P. 239–243.
31. Smocek J., Krustof Z. Realisovana dedivost a vzajemna vztany mezi znaky pri neprime selkci u pseenice // Genetica a slechteni.– 1975. – Vol. 11. – № 2 – P. 105–111.
32. Singh A., Jatasra D.S., Ram C., Singh B. Banwar D. V. S. Components of Grain in Rice // Cereal re Research Communications. – 1979. – Vol. 7, № 3. – P. 241–247.
33. Genter C.F. Mass selection in a composite of itercross of races of maise // Crop Science. – 1976. – Vol. 16. – P. 556–558.
34. Genter C.F. Recurrent selection for yield in the F₂ of maise single cross // Crop Science. – 1976. – Vol. 16. – P. 350–352.
35. Sadagt S. M. Siraj-Ud-Din-Shah. Variability and correlation studies in durum wheatю//Pakistan J. of Scientific Research. – 1973. – Vol. 31. – № 1–2. – P. 26–28.
36. Sivasubramaniam S.R., Madhava Menon. Heritability in Rice // Madras Agric. J. – 1973. – Vol. 60. – P. 1777–1778.
37. Yohe J.M., Poehlman J.M. Regression, correlations and combinig ain mung beans (*Vigna radiate* (L.) Wilzek) // Tropical Agriculture. – 1975. – Vol. 52, № 4. – P. 343–352.
38. Yadava T.R., Variability and correlation studies in Brassica Juncef (L.) // Madras Agr. J. – 1973. – Vol. 60, № 9–12. – P. 1508–1511.