

УСПАДКОВУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК F_2 ТРИГІБРИДНОГО СХРЕЩУВАННЯ ЖИТА ОЗИМОГО (*Secale cereale* L.) В РІЗНИХ УМОВАХ СЕРЕДОВИЩА

В. В. Скорик, доктор сільськогосподарських наук

Н. В. Симоненко, молодший науковий співробітник

Носівська селекційно-дослідна станція Чернігівського інституту АПВ НААНУ,

І. М. Давидюк, студент,

С. С. Неїжпапа, студентка,

П. В. Харченко, студент,

О. О. Бутунець, студентка

Національний університет біоресурсів і природокористування України, V курс,

З. О. Мазур, кандидат сільськогосподарських наук

Верхняцька селекційно-дослідна станція,

І. І. Майстер, завідувача лабораторії селекції жита

Волинський інституту АПВ НААНУ

Вступ. Незважаючи на величезні досягнення в галузі генетики, теорія спадкування кількісних ознак у ній все ще знаходиться лише на перших етапах свого розвитку [1-6].

Підвищення вимог наукового планування селекції приводить до необхідності враховувати ситуації, коли передбачено неадитивне успадковування. Адитивна теорія задовольняє вимоги селекції, коли можна для кожної конкретної популяції з допомогою відповідної системи тестів встановити настільки конкретна модель справедлива, тобто наскільки можна знехтувати такими ефектами, як генетичні взаємодії, випадковості і закономірності у процесі гаметогенезу, неврівноваженість популяції тощо. Деякі тести, основані на кореляціях між спорідненими особинами, опрацьовані для вузькоспеціальних ситуацій (однолокусна детермінація ознаки, рівноважна будова популяції, однаковість умов вирощування) і тому дають лише приблизну інформацію про ступінь справедливості адитивної моделі успадковування. Селекціонер має справу зі спадковим потенціалом рослин, прояв якого залежить від умов зовнішнього середовища, і тому вибір відповідної селекційної програми залежить від відносного вкладу генетичної й екологічної складової

мінливості у загальну мінливість урожайності, її компонентів і субкомпонентів.

У літературних джерелах немає інформації про спадкування морфологічних і одночасного успадковування кількісних ознак при тригібридному схрещуванні жита озимого і впливу на них різноманітних умов середовища.

Методика і матеріали досліджень. Проведено реципрокні схрещування нового донора жита з домінантною короткостеблістю, рецесивною еректоїдністю листя і відсутністю воскового нальоту (HhHlelelwcwc) з високорослим сортом В'ятка 2, що має звичайну звисаючу листову пластинку і густий восковий наліт (hhHlelelWcWc). Як попередньо вказувалося, реципрокні F_1 за проявом висоти були вирівняними тому, що рослини гетерозиготні за алелем гена короткостеблості (Hh), еректоїдності (Ee), відсутності воскового нальоту (Wcwc) [7]. Нагадаємо, що насіння 40 рослин кожного реципрокного схрещування після аналізу в F_1 було поділене на три частини і висіяне на F_2 за однаковою методикою вирощування в оптимальні строки на полях трьох селекційних установ – Носівської селекційно-дослідної станції (НСДС), Верхняцької селекційно-дослідної станції (ВСДС) і Волинського Інституту АПВ (ВІАПВ).

Статистичну обробку результатів проводили за Рокицьким П. Ф., Меркур'євою Е. К. і Stahl W. [8-11].

Результати й обговорення досліджень. Аналіз генетично статистичних параметрів кількісних ознак з характеристики середніх величин жита озимого F_2 hIhIEIeIwCwC/hIhIeIeIwCwC наведено в табл. 1. Висота рослин у батьківському поколінні (F_1) виявилася найбільш вирівняною ознакою, яка не виходила за межі нормального розподілу ($lim = 90-110$ см), але була істотно ($P < 0,001$) вищою від середньої арифметичної висоти рослин у нащадків (F_2), які вирощувалися в трьох різних екологічних умовах. Середня висота рослин жита F_2 не змінювалася залежно від зони вирощування і визначалася переважно генетичними чинниками. Коефіцієнти успадковування висоти рослин у широкому розумінні виявилися високими – ($H^2 = 0,6944$ на НСДС; $H^2 = 0,8049$ на ВСДС і $H^2 = 0,5259$ у ВІАПВ). Порівняння фенотипічних (V_P) і генотипічних (V_G) коефіцієнтів варіювання підтверджує незначний вплив різноманітних умов середовища вирощування на висоту рослин прямих нащадків ($V_E = 0,76-1,55\%$). Класифікація висоти рослин, як ознаки «якісної» у попередньому повідомленні [7], на наше переконання, виправдана. Порівнюючи величини коефіцієнтів успадковування у широкому (H^2) і вузькому (h^2) розумінні встановлено переважний вплив на висоту рослин F_2 hIhIeIeIwCwC/hIhIeIeIwCwC генів з адитивною дією (НСДС і ВСДС). У Волинському ІАПВ за цієї комбінації схрещування висоти рослин H^2 виявився помірним, а h^2 – низьким. Переважаючий ефект висоти рослин у ВІАПВ проявили гени з неадитивною дією. Для результативної селекції за висотою рослин необхідно застосовувати тривалий у часі інтенсивний добір.

Порівняльна характеристика параметрів кількісних ознак реципрокної популяції F_2 hIhIeIeIwCwC/hIhIeIeIwCwC наведена в табл. 2. У першому і другому поколіннях в указаній популяції висота рослин виявилася істотно ($P < 0,001$) нижчою від реципрокної комбінації схрещування, тобто, повсюдно за цією ознакою проявився материнський ефект. Розмах фенотипічного значення мінливості (lim)

висоти рослин у трьох місцях випробування не виходив за межі щільного нормального розподілу з позитивним ексцесом.

Коефіцієнти успадковування висоти рослин у широкому розумінні в обговорюваній популяції, виявилися високими в усіх екологічних місцях проведення експерименту ($H^2 = 0,6100$ на НСДС; $0,9869$ – ВСДС і $0,7901$ ВІАПВ). Величини паратипового варіювання (V_E) у загальному фенотипічному (V_P) виявилися низькими, що вказує на переважний контроль висоти рослин генотипними чинниками. Для науково обґрунтованої селекції доступна компонента генотипної дисперсії висоти, зумовленої адитивними генами. На Верхняцькій СДС між висотою батьківських рослин і середньою висотою рослин нащадків встановлено прямий взаємозв'язок ($r_{op} = 0,5233^{***}$). Подвоєна величина r_{op} у даному випадку утворить h^2 , який перевищить одиницю. Це генетично некоректно. Тому було трансформовано коефіцієнт кореляції в коефіцієнт регресії і за ним обчислено h^2 [31]. На НСДС $h^2 = 0,5958$; ВСДС – $0,6700$ (трансформований) і ВІАПВ – $0,7362$. Порівнявши величини H^2 і h^2 висоти рослин у F_2 hIhIeIeIwCwC/hIhIeIeIwCwC встановлено переважний вплив адитивних генів у загальному генотипному варіюванні. Спрямований добір за висотою рослин у плюс або мінус напрямку передбачається ефективним.

Генетично статистична інформація дає можливість створення високоврожайних синтетиків і гібридів з домінантною короткостебловістю без загрози прояву небажаного ефекту гетерозису по висоті рослин. У нашому випадку з тактичних міркувань ефективніше було використовувати для подальшого селекційного поліпшення висоти рослин популяцію F_2 hIhIeIeIwCwC/hIhIeIeIwCwC в усіх екологічних місцях проведення експерименту. Це не означає, що реципрокна популяція не має за висотою рослин селекційної перспективи. Спрямований добір необхідно проводити на стабілізацію висоти шляхом виключення розмноження рослин з крайньою виразністю цієї ознаки.

Природно, що така селекція має проводитися окремо для кожної конкретної популяції і ознаки.

Таблиця 1

**Порівняльна характеристика генетично статистичних параметрів десяти кількісних ознак жита озимого
F₂hIhIEIeIWcWc/HIhIeIelwсwс у трьох еколого-географічних місцях проведення експерименту**

Параметри	Ознаки									
	Висота рослин, см	Продуктивна куцистість, шт.	Довжина колоса, см	Число квіток у колосі, шт.	Число зерен у колосі, шт.	Озерність колоса, %	Щільність колоса	Маса зерна з колоса, г	Маса зерна з рослини, г	Маса 100 зерен з рослини, г
<i>Носівська селекційно-дослідна станція, батьки (F₁)</i>										
X ± s _x	103,32±0,89	10,70±0,85	13,57±0,20	77,20±1,54	66,40±2,26	85,70±2,20	2,85±0,05	2,63±0,10	28,03±2,27	3,83±0,07
S ± s _s	5,64±0,63	5,36±0,60	1,26±0,23	9,72±1,09	14,30±1,60	13,92±1,55	0,31±0,03	0,66±0,07	14,34±1,60	0,47±0,05
V ± s _v	5,46±0,61	50,09±5,60	9,28±1,03	12,59±1,40	21,54±2,41	16,24±1,82	10,88±1,22	25,09±2,81	51,16±5,72	12,27±1,37
lim	90-110	4-23	11 - 16	56 - 96	26 - 88	29 - 96	2,3 – 3,4	0,89 – 3,82	7,2 – 74,5	2,8 – 5,0
<i>Носівська селекційно-дослідна станція, нащадки (F₂)</i>										
X ± s _x	98,25±0,74	6,37±0,25	12,25±0,16	74,65±0,66	52,70±0,95	70,42±1,17	3,06±0,02	1,64±0,03	9,37±0,34	2,39±0,04
S ± s _s	4,70±0,53	1,53±0,17	1,01±0,11	4,20±0,47	6,02±0,67	7,39±0,83	0,14±0,02	0,21±0,02	2,13±0,24	0,28±0,23
V ± s _v	4,78±0,53	24,02±2,68	8,24±0,92	5,63±0,63	11,42±1,28	10,49±1,17	4,57±0,51	12,60±1,43	22,73±2,54	11,71±1,31
lim	88 - 107	4 - 12	11 - 14	66 - 84	42 - 64	55 - 93	2,7 – 3,4	1,14 – 2,10	6,2 – 15,2	1,7 – 2,9
<i>Верхняцька селекційно-дослідна станція, нащадки (F₂)</i>										
X ± s _x	97,26 ±0,66	5,68±0,18	15,63±0,11	84,24±0,78	74,65±0,81	88,72±0,66	2,73±0,03	2,78±0,19	14,43±0,90	3,11±0,06
S ± s _s	5,06 ±0,46	1,16±0,13	0,71±0,08	4,91±0,55	5,10±0,57	4,20±0,47	0,21±0,02	0,22±0,05	5,69±0,64	0,39±0,04
V ± s _v	5,20 ±0,48	20,40±2,28	4,54±0,51	5,83±0,65	6,83±0,76	4,73±0,53	7,61±0,85	14,04±0,92	39,42±4,41	12,70±1,42
lim	90-107	3- 8	14-17	71-93	65 - 85	78 - 95	2,3 – 3,4	1,10 – 2,21	6,6 – 38,7	2,4 – 4,8
<i>Волинський інститут агропромислового виробництва, нащадки (F₂)</i>										
X ± s _x	99,87±0,65	4,29±0,14	12,74±0,11	70,53±0,48	42,15±0,80	59,66±0,93	2,80±0,02	0,91±0,03	3,88±0,20	2,45±0,06
S ± s _s	4,09±0,46	0,86±0,10	0,69±0,08	3,06±0,34	5,04±0,56	5,90±0,66	0,12±0,01	0,18±0,02	1,30±0,14	0,41±0,05
V ± s _v	4,10±0,46	20,04±2,24	5,40±0,60	4,34±0,49	11,95±1,34	9,89±1,11	4,19±0,47	20,02±2,24	33,37±3,73	16,59±1,85
lim	92 - 109	3 - 6	11 - 14	64 - 78	30 - 52	46 - 71	2,5 – 3,0	0,57 – 1,57	1,78 – 9,50	1,6 – 3,9

Таблиця 2

Порівняльна характеристика генетично статистичних параметрів десяти кількісних ознак жита озимого F₂НННlelelwcwc/hlhIEIIEWcWc у трьох еколого-географічних місцях проведення експерименту.

Пара метри	Ознаки									
	Висота рослин, см	Продуктивна кущистість, шт.	Довжина колоса, см	Число квіток у колосі, шт.	Число зерен у колосі, шт.	Озерненість колоса, %	Щільність колоса	Маса зерна з колоса, г	Маса зерна з рослини, г	Маса 100 зерен з рослини, г
<i>Носівська селекційно-дослідна станція, батьки (F₁)</i>										
X ± s _x	99,74±0,97	10,69±0,67	13,49±0,25	77,18±1,57	53,77±1,66	70,05±1,83	2,86±0,04	2,24±0,08	23,83±1,64	3,72±0,17
S ± s _s	6,12±0,68	4,25±0,47	1,59±0,18	9,92±1,11	10,53±1,18	11,56±1,29	0,24±0,03	0,51±0,06	10,39±1,16	1,08±0,12
V ± s _v	6,14±0,69	39,76±4,45	11,79±1,32	12,85±1,44	19,58±2,19	16,50±1,85	8,39±0,94	22,77±2,55	43,60±4,88	29,03±3,25
lim	81 - 106	3 - 22	10 - 17	60 - 96	34 - 77	42 - 96	2,3 - 3,4	1,23 - 3,52	7,8 - 45,5	2,2 - 5,1
<i>Носівська селекційно-дослідна станція, нащадки (F₂)</i>										
X ± s _x	94,92±0,76	5,23±0,17	12,95±0,15	75,61±0,66	53,26±0,78	70,15±0,85	2,93±0,02	1,87±0,05	8,62±0,20	2,24±0,04
S ± s _s	4,78±0,0,53	1,09±0,12	0,97±0,11	4,19±0,47	4,94±0,55	5,36±0,60	0,15±0,02	0,32±0,03	1,28±0,14	0,25±0,03
V ± s _v	5,04±0,0,56	20,84±2,33	7,49±0,84	5,54±0,62	9,27±1,04	7,65±0,85	5,12±0,57	17,11±1,91	14,85±1,66	11,16±1,25
lim	84 - 103	3 - 7	11 - 15	68 - 86	39 - 61	51 - 78	2,6 - 3,2	1,35 - 2,64	5,9 - 11,2	1,7 - 2,8
<i>Верхняцька селекційно-дослідна станція, нащадки (F₂)</i>										
X ± s _x	96,39±0,96	6,20±0,19	15,59±0,14	84,66±0,60	75,77±0,58	89,51±0,52	2,75±0,03	2,50±0,04	15,27±0,45	2,90±0,03
S ± s _s	6,08 ±0,68	1,23±0,14	0,89±0,10	3,78±0,42	3,69±0,41	3,26±0,36	0,18±0,02	0,27±0,03	2,87±0,32	0,19±0,02
V ± s _v	6,31 ±0,0,71	19,76±2,21	5,72±0,64	4,47±0,50	4,87±0,54	3,65±0,41	6,66±0,75	10,70±1,20	18,77±2,10	6,66±0,74
lim	86 - 111	4 - 8	13 - 17	75 - 92	67 - 82	83 - 96	2,5 - 3,4	1,91 - 3,10	9,2 - 21,3	2,5 - 3,5
<i>Волинський Інститут агропромислового виробництва, нащадки (F₂)</i>										
X ± s _v	102,91±0,86	6,02±0,13	13,07±0,12	74,11±0,59	44,20±0,80	59,62±0,87	2,86±0,03	0,87±0,03	5,08±0,17	2,39±0,05
S ± s _s	5,44±0,0,61	0,83±0,09	0,73±0,08	3,72±0,42	5,07±0,57	5,52±0,62	0,16±0,02	0,19±0,02	1,07±0,12	0,31±0,03
V ± s _v	5,28±0,0,59	13,80±1,54	5,58±0,62	5,02±0,56	11,46±1,28	9,26±1,03	5,72±0,64	21,99±2,46	21,07±2,36	12,80±1,43
lim	91 - 116	4 - 8	12 - 15	65 - 81	32 - 52	42 - 69	2,5 - 3,2	0,51 - 1,32	3,4 - 7,6	1,8 - 3,2

Продуктивна кущистість – один з найважливіших елементів структури врожаю жита озимого, яка перебуває під впливом спадкових і середовищних чинників. У осінній період при оптимальній температурі утворення колосоносних пагонів залежить від часу тривалості вегетації рослин. Зимом рослини перебувають під стресовим впливом мінливих чинників середовища – перепаду температур, товщини снігового покриву, частоти відлиг, утворення льодяної кірки, затоплення, пошкодження гризунами, тощо. Весною утворення колосоносних пагонів відновлюється при поступовому збільшенні впливу тепла і світла. У цей період виконуються технологічні заходи догляду за посівами – внесення мінеральних добрив, обприскування фунгіцидами, інсектицидами і гербіцидами. Середовищний вплив на розвиток продуктивної кущистості жита виключно великий. Визначення генетичної складової цієї ознаки інтерферується впливом оточуючого середовища й існуючими методами оцінити її можна лише приблизно.

У першому поколінні між реципрокними схрещуваннями продуктивна кущистість була ідентичною. Кущистість рослин жита F_1 реципрокних популяцій проявила негативний асиметричний розподіл, при якому видовжена частина кривої розташована з лівого боку, а мода зміщена вправо від середньої арифметичної ($X < M_0$). Кількість рослин вище середньої ознаки виявилася більшою, що зумовило прояв ефекту гетерозису за продуктивною кущистістю F_1 . У F_2 порівняно з F_1 (табл. 1 і 2) відбулося зменшення середніх величин і спостерігалася диференціація прояву продуктивної кущистості між реципрокними комбінаціями та місцем проведення експериментів ($P < 0,001$). Таку характеристику кущистості можна пояснити розщепленням гетерозигот у F_1 , падінням ефекту гетерозису, різним сполученням алелів відомих генів Hl -, EI - і Wc - та неоднаковою реакцією «генотип-середовище» у трьох різних селекційних установах України. Реакція «генотип-середовище» реципрокних популяцій F_2 за проявом продуктивної кущистості була різною. За середньою арифметичною $F_2hlHlEI EI Wc Wc / Hl Hl eI eI w c w c$ комбінація істотно ($P < 0,001$) зменшувала

продуктивну кущистість у Волинському ІАПВ як відносно напряму схрещування, так і місця проведення експерименту (табл. 1). Реципрокна комбінація F_2 за продуктивною кущистістю (табл. 2) порівняно не так різко зменшувала показник середньої, однак відмінності між станціями випробування були в обох популяціях істотними ($P < 0,001$).

Фенотипічні коефіцієнти варіювання продуктивної кущистості в F_1 виявилися високими ($V_P = 39,76 - 50,09\%$), які в 1,91 – 2,88 раза перевищували генотипні ($V_G = 13,80-24,02\%$) у реципрокних популяціях. Загальна фенотипічна мінливість продуктивної кущистості переважно зумовлена зовнішнім середовищем ($V_E = 18,92-30,05\%$). Порівнюючи між собою коефіцієнти успадкованості продуктивної кущистості у широкому і вузькому розуміннях можна визначити загальний вплив дії генетичних і безпосередній вклад адитивних чинників у загальне фенотипічне варіювання. Успадкованість продуктивної кущистості в усіх пунктах проведення експерименту виявилася невисокою ($H^2 = 0,2864-0,3122$), тобто лише одна третина фенотипічної мінливості ознаки була зумовлена генетичними чинниками. Аналізом коефіцієнтів успадкованості у вузькому розумінні встановлено статистично неістотні кореляції між кущистістю рослин батьків і відповідною середньою ознакою нащадків (r_A). Найвища адитивна кореляція між батьками і нащадками встановлена на Верхнячці у популяції $F_2HlHl eI eI w c w c / hlHl EI EI Wc Wc$ - $r_A = 0,1390$. Виходячи з аналізу коефіцієнтів успадкованості в загальному фенотипічному варіюванні генетичні чинники становили приблизно третину, вплив адитивних генів на вказану ознаку був мінімальним, а основну частку генотипної мінливості роз-кривали неадитивні гени, які визначали домінування й епістаз. Основною стратегією селекційного покращення продуктивної кущистості в реципрокних популяціях доцільно обрати селекцію на використання ефекту гетерозису, а також покращення умов середовища при вирощуванні F_1 . У поколінні F_2 ефект впливу домінантних і епістатичних генів на продуктивну кущистість зменшувався.

Середні параметри і параметри довжини колоса в F_1 реципрокних селек-

ційних популяцій були однаковими (табл. 1, 2). У другому поколінні реципрокні популяції за середньою арифметичною довжини колоса виявилися істотно відмінними як між собою, так і за місцем вирощування. Найдовшим колос у F_2 реципрокних схрещувань виявився на Верхняцькій СДС, а найкоротшим – у Волинському ІАПВ ($P < 0,001$). Розподіл довжини колоса в трьох місцях вирощування зберігав симетричність ряду і його кривої, але спостерігалися нехарактерні для нормального розподілу скупченості частот у центральних класах, наближених до середньої моди і медіани. Такі скупчення частот утворювали високу пікоподібну криву, гілки якої круто опускалися по осі ординат до осі абсцис. Розподіл частот довжини колоса в другому поколінні реципрокних комбінацій схрещування різних за висотою рослин, еректоїдністю і проявом воскового нальоту рослин жита проявив позитивний ексцес в усіх регіонах вирощування.

Коефіцієнти успадковування в широкому розумінні F_2 у межах популяцій і місць вирощування виявилися переважно помірними ($H^2 = 0,2108-0,3702$) і, як виключення, лише на Носівській СДС у F_2 hIhIEIwCwC/HIhIeIeIwCwC він був високим ($H^2 = 0,6425$). Генетична зумовленість довжини колоса проявила незалежність від напрямку схрещування і місця вирощування другого покоління. Розкладаючи загальні генотипні компоненти на складові адитивного і неадитивного походження встановлено специфічність їх прояву залежно від реципрокності схрещувань і від місця вирощування другого покоління відповідних гібридів. На Носівській і Верхняцькій СДС коефіцієнти успадковування у вузькому розумінні були дещо меншими від величини H^2 , що логічно пояснюється високим проявом адитивних генів на фоні загальних генетичних чинників. Стратегія селекції за довжиною колоса у відповідних популяціях і місцях вирощування без сумніву має будуватися на прямому фенотипічному доборі в бажаному для селекціонера напрямку.

Прояв адитивних чинників довжини колоса на Волині виявився неадекватним його прояву на Носівці і Вехнячці. Коефіцієнти успадкованості у вузькому

розумінні на Волині були високими у прямому ($h^2 = 0,6892^*$) і зворотному ($h^2 = 0,8566^{**}$) напрямках схрещування, тоді як у широкому розумінні виявилися нижчими - $H^2 = 0,2999$ і $H^2 = 0,2108$ відповідно. Більшу величину адитивного впливу на фоні загального істотно нижчого генетичного варіювання пояснити непросто. Методологічних і методичних відхилень під час проведення експерименту і його аналізу не було. В дослідженнях за деякими ознаками встановлено взаємодію генотип-середовище. Зміна умов середовища по-різному може впливати на різні генотипи. Тобто, викликає в одних генотипів більші зміни ознаки (більшу фенотипічну дисперсію), а у інших – меншу. При наявності взаємодії «генотип-середовище» фенотипічні значення тих же генотипів змінюють ранги у трьох різних умовах середовища. Нелінійна взаємодія приводить до зміни генотипних рангів, оцінених на основі фенотипічних значень, якщо вимірювання проводяться у різноманітних умовах середовища. Виникає методологічне питання - при яких же умовах має проводитися селекція рослин за довжиною колоса у відповідних гібридних популяцій? За оптимальних умов, у яких рослини існують і реалізують свою продуктивність! Останнє припущення має низку переваг і селекція у цих умовах передбачається найбільш ефективною.

Від довжини колоса в значній мірі залежить число квіток і зерен у ньому. Схрещувані батьківські форми істотно різнилися за числом квіток і зерен у колосі, але між реципрокними рослинами F_1 істотної різниці не встановлено [7]. Вирощені в різних місцях рослини F_2 реципрокних схрещувань проявили несуттєву відмінність за вираженістю середніх арифметичних числа квіток, зерен і озерненості колоса. Південні умови середовища Верхняцької СДС виявилися сприятливими для прояву найбільшого числа квіток, зерен і озерненості колоса рослин F_2 реципрокних комбінацій ($P < 0,001$), порівняно з Волинським ІАПВ і Носівською СДС.

Фенотипічне варіювання числа квіток, зерен і озерненості (V_P) колоса удвічі більше від генотипного (V_G). Більшу мінливість проявляло число зерен у колосі, оскільки воно в значній мірі залежа-

ло від генетичних чинників і умов середовища під час квітання і запліднення квіток. Невисокими виявилися показники успадкованості в широкому і вузькому розуміннях числа квіток, зерен і озерності колоса в реципрокних популяціях. У експериментальних популяціях F_2 за вказаними ознаками необхідно проводити стабілізуючий добір, за якого середнє значення ознак у популяції мало змінюватиметься. Рослини з дуже високими або дуже низькими значеннями ознак, тобто, з крайнім їх виразом, від розмноження мають усуватися.

Показник щільності колоса в реципрокних популяціях F_2 суттєвої відмінності за величиною середньої не виявляв. Найвища щільність колоса в реципрокних схрещуваннях встановлена у Носівці, а найменша - у Верхнячці. Коефіцієнти успадковання у широкому розумінні показника щільності колоса відносно місця проведення експерименту виявилися неадекватними. Стабільно середні коефіцієнти успадковання у широкому розумінні в реципрокних комбінаціях F_2 проявилися у Верхнячці ($H^2 = 0,4589$ і $H^2 = 0,5625$), дещо нижчі в Носівці ($H^2 = 0,2039$ і $H^2 = 0,3906$) та на Волині ($H^2 = 0,1498$ і $H^2 = 0,4444$). Відносний вплив генотипних чинників у загальному фенотипічному варіюванні щільності колоса істотний, хоча розмах значень коефіцієнтів успадковання в широкому розумінні достатньо великий.

Величини коефіцієнтів успадковання щільності колоса у вузькому розумінні в реципрокних популяціях і місцях вирощування виявилися нижчими від успадковання у широкому розумінні. Адитивні чинники вносили основний вклад у загальне генотипне варіювання. Найбільш дієвим генетичним чинником при селекційній зміні щільності колоса передбачається прямий добір у низці послідовних поколінь.

До основних складових урожайності жита озимого відноситься маса зерна з колоса. В дослідженнях маса зерна з колоса визначалася як похідна ознака від маси зерна і продуктивної кущистості кожної окремої рослини. У першому гібридному поколінні встановлено ефект гетерозису за масою зерна з колоса [29]. Друге покоління реципрокних популяцій

висяє в різних екологічних місцевостях, в різні календарні строки. Між строками сівби в Носівці (11.09.09), Верхнячці (04.10.09) і Волині (9.10.09) розрив 24, у другому випадку 29 днів. Зважаючи на це, однакові за генотипом особини реципрокних популяцій F_2 виявилися неоднаковими за проявом маси зерна з колоса в різних екологічних місцях (табл. 1 і 2). Найбільшою маса зерна з колоса в реципрокних популяціях встановлена на Верхнячській СДС, що за абсолютним значенням перевищує середню F_1 ($P < 0,001$). Для прояву маси зерна з колоса найбільш комфортним виявився південний район Верхнячки, найменш сприятливими – умови Волині ($P < 0,001$). Генотипні коефіцієнти мінливості (V_G) у трьох селекційних установах виявилися середніми за величиною, тоді як фенотипічне варіювання (V_P) маси зерна з колоса було високим. Переважаючий вклад у загальну фенотипічну мінливість ознаки вносять генетичні чинники. Коефіцієнти успадковання маси зерна з колоса F_2 H1H1e1e1wсwс/h1h1E1E1WсWс були нижчими, порівняно з реципрокним схрещуванням в усіх місцях проведення експерименту. Коефіцієнти успадковання у вузькому розумінні реципрокних популяцій F_2 коливалися в межах 0,2554-0,3494. Порівнюючи величини H^2 і h^2 встановлено, що переважний вклад у загальне генотипне варіювання вносять гени з адитивним ефектом. Стратегія селекції покращення маси зерна з колоса в експериментальних популяціях мусить ґрунтуватися на застосуванні спрямованого добору. Однак поряд з адитивним ефектом проявляється дія доміантних і епістатичних генів, які визначають прояв ефекту гетерозису за цією ознакою в даних популяціях. Відповідно слід створювати гомозиготні лінії з високим проявом маси зерна з колоса, виявляти з них кращі з використанням оцінок загальної і специфічної комбінаційної здатності (ЗКЗ і СКЗ) і, відповідним чином, використовувати ефект гетерозису за масою зерна з колоса в експериментальних популяціях жита озимого.

Маса зерна з рослини – показник продуктивності жита. Це – інтегральна ознака, яка акумулює всі перемінні продуктивності рослин. Маса зерна з росли-

ни проявляла найвищу мінливість серед ознак, які вивчалися ($V_p = 43,60-51,16\%$). Середовищні фактори мінливості ознаки (V_E) майже завжди складають більше половини від фенотипічних (V_p). Виокремити генетичний вплив за масою зерна з рослини надзвичайно важко, оскільки генотипні і середовищні параметри сильно інтерферуються. Маса зерна з рослини за розподілом у варіаційному ряду переважно набуває характеру негативної асиметрії, коли видовжена частина розподілу знаходиться з лівого боку, а мода зміщена від середньої арифметичної вправо ($x < M_0$). Специфічність негативного асиметричного варіювання маси зерна з рослини жита озимого зумовлена істотним впливом умов середовища, а також проявом явища домінування зумовленого алельними і неалельними генами. Коефіцієнти успадкування в широкому розумінні маси зерна з рослини в реципрокних популяціях F_2 низькі, а в вузькому частіш мізерні, але в деяких випадках набували істотного значення. У популяції F_2 $h_1h_1E_1E_1W_cW_c$ у Волинському ІАПВ і Верхняцькій СДС $h^2 = 0,5372$ і $h^2 = 0,5600$, відповідно. Тут створилися сприятливі умови для прямого добору на підвищення маси зерна з рослини.

Підвищення маси зерна з рослини у жита озимого – актуальне завдання. Виходячи з аналізу генетично статистичних параметрів можна зробити узагальнення вибору стратегії покращення продуктивності досліджуваних популяцій жита в різних пунктах України. На продуктивність рослин жита вирішальний вплив проявляло покращення умов зовнішнього середовища оскільки загальні генетичні і безпосередньо адитивні дисперсії у популяцій жита з домінантними генами короткостебловості, еректоїдності листка і відсутності воскового покриву на листках і стеблі невисокі. Основною стратегією генетичного покращення продуктивності жита необхідно обрати селекцію з використанням ефекту гетерозису, оскільки дисперсії домінування й епістазу в популяціях досить високі.

Показником крупності і вирівняності зерна жита застосовано масу 100 зерен з рослини. Це – важливий елемент

структури врожайності. У досліджуваних реципрокних популяціях F_1 маса 100 зерен з рослини проявила ефект гетерозису відносно батьківських форм [7]. У другому поколінні рівень середньої арифметичної маси 100 зерен порівняно з першим істотно знизився ($P < 0,001$). Середня маса 100 зерен F_2 $h_1h_1E_1E_1W_cW_c$ / $H_1H_1e_1e_1w_cw_c$ була істотно вищою ($P < 0,05$) від реципрокного схрещування в Носівці і Вернячці, а на Волині різниця виявилася неістотною. Розширену амплітуду варіювання маси 100 зерен проявила вказана популяція на Верхнячці (2,4 г) і Волині (2,3 г), а звужену в реципрокній популяції – на всіх екологічних місцях (1,0-1,4 г). Добір рослин з крупнішим зерном F_2 $h_1h_1E_1E_1W_cW_c$ / $H_1H_1e_1e_1w_cw_c$ передбачається ефективнішим порівняно з популяцією реципрокного схрещування. Показовим прикладом застосування генетично статистичних параметрів у селекції жита може бути характер успадкування маси 100 зерен з рослини в другому поколінні тригібридного схрещування, вирощеного в трьох екологічних місцевостях України. Коефіцієнти успадкування в широкому розумінні проявили істотну диференціацію між реципрокними популяціями в другому поколінні, а однаково спрямовану в трьох екологічних точках (табл. 3). Високі величини H^2 встановлені у F_2 $h_1h_1E_1E_1W_cW_c$ / $H_1H_1e_1e_1w_cw_c$ на Волині і Верхнячці, середні – у Носівці. Реципрокна популяція F_2 в усіх екологічних точках проведення експерименту проявила адекватні показники успадкування в широкому розумінні. Прояв загальної генетичної зумовленості маси 100 зерен не залежав від напряму схрещування і місця випробовування популяцій другого покоління. Згідно з планом експерименту генотипні варіанси розподілені на їхні адитивні і неадитивні компоненти. Кореляції між вихідними батьківськими рослинами і похідними прямих нащадків, вирощених у трьох селекційних установах, виявилися стабільно помірними. Успадковування у вузькому розумінні отримані за подвійною кореляцією батьки-нащадки близькі в реципрокних схрещуваннях і в усіх установах проведення експерименту.

**Успадковування маси 100 зерен з рослини реципрочних комбінацій
тригібридного схрещування жита озимого в різних селекційних
установах України (2010 р.)**

Селекційні установи	F ₂ hIhIEIeIwCwC/ hIhIeIeIwCwC		F ₂ HIHleIeIwCwC/ hIhIEIeIwCwC	
	H ²	h ²	H ²	h ²
Носівська селекційно-дослідна станція	0,5549	0,5068	0,5598	0,5486
Верхняцька селекційно-дослідна станція	0,6885	0,5422	0,5864	0,5284
Волинський інститут АПВ	0,7610	0,4592	0,6248	0,5486

Переважний вклад у генетичну мінливість маси 100 зерен з рослини вносили гени з адитивним ефектом. При відсутності домінантних і неалельних взаємодій генотипна варіанса стала повністю адитивною. Адитивна варіанса була головною причиною подібності між батьками і нащадками [34]. Лише на Волині проявилася деяка невідповідність між величинами H² і h², що могло бути причиною прояву домінантних і неалельних генів у відповідних умовах середовища.

Стратегією покращення маси 100 зерен з рослини жита озимого на відповідному етапі має бути обраний прямиий добір, оскільки кращі за цією ознакою рослини виділяються завдяки своїм спадковим особливостям і передають частину своїх задатків нащадкам. При схрещуванні рослин з відмінними морфологічними ознаками – висота, еректоїдність, відсутність воскового нальоту - за масою 100 зерен проявився ефект гетерозису в F₁, зумовлений домінантними і неалельними генами. Перспективними селекційними програмами необхідно передбачати використання потенціалу ефекту гетерозису за масою 100 зерен рослини жита озимого. Будь яка стратегія селекції має супроводжуватися відповідними «ювелірними» покращеннями умов середовища в усіх селекційних установах України.

Висновки. Визначення коефіцієнтів успадкованості в широкому (H²) і вузькому (h²) розуміннях дає можливість на перших етапах селекційного процесу отримувати оцінку перспективності вихідного матеріалу з метою його генетичного

покращення і коректно вибирати найбільш ефективні заходи селекції.

Висота рослин, довжина колоса, число квіток і зерен у колосі, озерненість і щільність колоса, переважно, проявили близькі за абсолютними значеннями коефіцієнтів успадковування H² і h². Для вказаних ознак проявився помірний вплив адитивних чинників у загальному генетичному варіюванні ознак. Генетично статистична інформація дає можливість створення високоврожайних синтетиків і гібридів з домінантною короткостеблїстю без загрози прояву небажаного ефекту гетерозису по висоті рослин. За масою зерна з колоса стратегією селекційного покращення необхідно проводити на основі використання ефекту адитивних генів прямим добром, а в наступному – ефективною передбачається селекція на гетерозис. Продуктивна кущистість і маса зерна з рослини найбільш мінливі селекційні ознаки жита озимого. Більша частина фенотипічного варіювання визначалася середовищними чинниками. Генотипна мінливість цих ознак зумовлена ефектами домінування й епістазу, тому перспективною прогнозується селекція на оволодіння ефектом гетерозису з використанням ЗКЗ і СКЗ.

Маса 100 зерен з рослини перебувала переважно під впливом адитивних генів. На початкових етапах в досліджених реципрочних популяціях жита актуальними передбачаються заходи традиційної селекції. Використання явища гетерозису за масою 100 зерен з рослини передбачається перспективним за умови

створення крупнозерних гомозиготних ліній.

Використана література:

1. Скорик, В. В. Сопряженность варьирования количественных признаков озимой ржи. / В. В. Скорик. // Тезисы докладов 111 Всесоюзного совещания по селекции, семеноводству и сортовой агротехнике озимой ржи. – Москва: Ротапринт ВАСХНИЛ, 1974. – 20 с.

2. Скорик, В. В. Эффективность отбора по крупности зерна у озимой ржи. / В. В. Скорик. // Селекция и семеноводство. – К.: Урожай, 1975. – Вып. 31. – С. 8–10.

3. Smith, H. H. Recent studies on Inheritance of quantitative Characters in Plants. / H. H. Smith. – Bot. Rev., 1944. – vol. 10, № 6. – 340 p.

4. Литун, П. П. Некоторые вопросы определения коэффициента наследуемости при селекции сельскохозяйственных растений. / П. П. Литун. // Селекция и семеноводство. – К.: Урожай, 1969. – Вып. 12. – С. 76–82.

5. Драгавцев, В. А. Пути и принципы выявления малых мутаций у растений. / В. А. Драгавцев. // Индуцированный мутагенез у растений. – Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1972. – С. 47–55.

6. Мошкин, В. А. Роль показателей изменчивости и наследуемости в повышении эффективности отбора у клещевины. / В. А. Мошкин, И. К. Сачли. // Селекция и семеноводство масличных культур. – Краснодар: Всес. НИИ масличных культур, 1972. – № 7. – С. 198–203.

7. Скорик, В. В. Спадкування морфологічних і кількісних ознак F_1 від схрещування донорів з відмінними селекційними ознаками жита озимого (*Secale cereale*). / В. В. Скорик, І. М. Ляшко, С. С. Неїжпапа [та інші]. // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин, 2009. – № 2 (10). – С. 27–35.

8. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика. / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Высшая школа, 1973. – 6 изд. испр. – 320 с.

9. Рокицкий, П. Ф. Введение в статистическую генетику. / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Высшая школа, 1974. – 448 с.

10. Меркурьева, Е. К. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйствен-

ных животных. / Е. К. Меркурьева. – Москва: Колос, 1970. – 119 с.

11. Stahl W., Rasch D., Siler R., Vahal J. / Populations genetic fur Tierzuchter. – Berlin-Prag, 1969. – 439 p.

12. Брюбейкер, Дж. Л. Сельскохозяйственная генетика. / Дж. Л. Брюбейкер. – Москва, 1966. – 96 с.

УДК 631.527:633.14 «324»

Скорик В. В., Симоненко Н. В., Давидюк І. М., Неїжпапа С. С., Харченко П. В., Бутунець О. О., Мазур З. О., Майстер І. І. Успадковування кількісних ознак F_2 тригібридного схрещування жита озимого (*Secale cereale* L.) в різних умовах середовища. / Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин: науково-практичний журнал. / М-во аграрної політики України, Державна служба з охорони прав на сорти рослин, Український інститут експертизи сортів рослин; шефред. Мельник С. І. [та ін.]. – К. 2010. – № 2 (12).

Проведено генетично статистичний аналіз успадковування десяти кількісних ознак реципрокних популяцій F_2 тригібридного схрещування за висотою рослин, еректоїдністю листової пластинки і відсутністю воскового нальоту на рослинах жита озимого у трьох селекційних установах (Носівська СДС, Верхняцька СДС і Волинський інституті АПВ). Переважна частина фенотипічного варіювання визначалася середовищними чинниками. Генотипна мінливість цих ознак, зумовлена ефектами домінування й епістазу, тому перспективною прогнозується селекція на оволодіння ефектом гетерозису з використанням ЗКЗ і СКЗ.

Ключові слова: успадковування кількісних ознак, тригібридне схрещування, генотипна мінливість ознак, генотип-середовище.

УДК 631.527:633.14 «324»

Скорик В. В., Симоненко Р. В., Давидюк І. Н., Неїжпапа С. С., Харченко П. В., Бутунець О. О., Мазур З. А., Майстер І. І. Наследуемость количественных признаков F_2 тригибридного скрещивания ржи озимой (*Secale cereale* L.) в различных условиях среды. / Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин: науково-практичний журнал. / М-во аграрної політики України. Державна

служба з охорони прав на сорти рослин, Український інститут експертизи сортів рослин; шеф-ред. Мельник С. І. [та ін.]. – К., 2010. – № 2 (12).

Проведен генетически статистический анализ наследуемости десяти количественных признаков рецiproкных популяций F₂ тригибридного скрещивания по высоте растений, эректоидности листовой пластинки и отсутствия воскового налета на растениях ржи озимой у трех селекционных учреждениях (Носовская СОС, Верхнячская СОС и Волынский институт АПП). Преимущественная часть фенотипической вариации определялась факторами среды. Генотипическая изменчивость названных признаков обусловлена эффектами доминирования и эпистаза, поэтому перспективной прогнозируется селекция овладением эффектом гетерозиса с использованием ОКС и СКС.

УДК 631.527:633.14 «324»

Skoryk, V., Symonenko, N., Davidiyk, I., Neizhpapa, S., Kharchenko, P., Butunets, O., Mazur, Z., Maiester I.I. Inheritance of Quantitative Characteristics F₂ of Three-Hybrid Crossing of Winter Rye (*Secale cereale* L.) under Different Environmental Conditions. / Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин: науково-практичний журнал. / М-во аграрної політики України, Державна служба з охорони прав на сорти рослин, Український інститут експертизи сортів рослин; шеф-ред. Мельник С. І. [та ін.]. – К. 2010. – № 2 (12).

Genetic and statistical analyzes of ten quantitative characteristics inheritance of reciprocal populations F₂ of three-hybrid crossing by plant height, leaf blade *erectoidy* and absence of glaucosity on the plants of Winter Rye in three breeding institutions – Nosivskiy Variety Testing Station (VTS), Verhnianskiy VTS and Volynskiy Institute APV. Major portion of phenotype variation has been determined by environmental factors. Genotype variability of those characteristics is predetermined by effects of domination and epistasis, so the breeding aimed at acquirement of heterosis effect when ZKZ (3K3) and SKZ (CK3) are applied is expected to be promising.