

В. В. Скорик,
доктор сільськогосподарських наук
Носівська селекційно-дослідна станція
Чернігівського інституту
АПВ НААН

УДК 633.14 «324»:631.527.541

Донор ультракороткостеблості життя озимого (*Secale cereale* L.) Гном 3

Наведена динаміка генетичного зниження висоти жита F_3 -к-10029/Саратовське 4 протягом 1974-2010 рр. добором найкороткостебловіших рослин. За 37 років добору найкороткостебловіших генотипів висота рослин зменшилася з 119,33 см до 22,57 см. Спрямованим добором у мінус напрямку зменшено висоту рослин у 5,29 рази на фоні прояву домінантного гена H_1 .

У середньому висота рослин протягом 37 циклів добору зменшувалася на 2,69 см, але відбувалося це нерівномірно. Створено новий донор ультракороткостебловості жита озимого Гном 3 з символікою алелів H_1-3H_1-3 . Визначено відносний вплив на ефективність мінус добору по висоті рослин селекційного диференціала (38,00%) і коефіцієнта успадкування в вузькому розумінні (14,56%). Реалізована ефективність добору при зниженні висоти рослин жита озимого у 72,08% випадків відповідало прогнозованій результативності селекції. Проведено аналіз генетикостатистичних параметрів і кореляційних плеяд (кластерів) 11 утилітарних середніх ознак ультракороткостеблового жита Гном 3 за 1974-2010 рр.

Ключові слова:

жито озиме, донор ультракороткостебловості Гном 3, кореляційні плеяди, кластери, добір, успадкування.

Вступ. Майбутнє селекції – у всебічній оцінці і науково обґрунтованому використанні різноманітного вихідного матеріалу [1]. Впевнено прогнозувати селекційну цінність будь-якої вихідної батьківської форми можна лише коли відомі її генетичні особливості. Необхідна така система вивчення вихідного матеріалу для селекції, яка б створювала умови для прояву генотипного потенціалу виду. Це дасть можливість свідомо залучати до селекційного використання гени, які відіграють найбільш важливе значення в розвитку бажаної ознаки. Актуальними залишаються розширення і поглиблення досліджень, спрямованих на вдосконалення методів пошуку, створення і використання донорів селекційно цінних ознак жита озимого. Динамічне залучення в селекцій-

ний процес нового вихідного матеріалу – одна з умов прогресивної селекції. Особливе значення має виділення і використання генетичних донорів, які забезпечують стратегічний розвиток актуальних напрямів селекції жита на короткостеблість, крупність і якість зерна, імунітет, толерантність до ураження грибовими хворобами [2]. Селекціонери обмежені жорсткими вимогами ринку, і їм потрібний вихідний матеріал, який давав би можливість отримувати бажані результати з найменшими витратами часу, праці і ресурсів. Розподіл виділених по фенотипу зразків у групи, що різняться за селекційною цінністю, дав можливість сформулювати А.Ф. Мережко чіткі критерії для визначення уявлення «джерело» і «донор» [3]. Джерелами називають виділені за фе-

нотипом форми з потрібними селекціонеру значеннями будь-якої цінної ознаки, що належить до вирощуваних або споріднених видів культурних рослин. До донорів віднесено генетично вивчені джерела, які схрещуються з бажаними зразками і утворюють фертильних нащадків, достатньо універсальні і забезпечують планований ефект у гібридних комбінаціях, не мають істотних недоліків плейотропно пов'язаних з ознакою, яка передається. Однією з обов'язкових умов для включення кращих зразків до числа донорів повинні бути генетичні характеристики, за якими можна прогнозувати можливі результати їх використання в селекції.

Світова практика селекції основним засобом боротьби з виляганням зернових куль-

тур обрала створення короткостеблових сортів. У 1967 р. у Всеросійському інституті рослинництва (ВІР) виявлені і запропоновані для селекції нові короткостеблові форми жита озимого – природний (естественный) мутант ЕМ-1 і генотипи зі зразка місцевого болгарського жита (к-10028), у яких короткостеблості обумовлена одним геном-супресором у гомозиготному (ННН) і гетерозиготному стані (Ннн) по домінуючій алелю [4]. На основі донора домінуючої короткостеблості створено понад три десятки сортів жита в Україні, Російській Федерації і Білорусі. При висоті стебла менше 120 см такі сорти здатні формувати врожайність зерна до 7-8 т/га. Для створення сортів-гетерозисних синтетиків і гібридів з урожайністю понад 10 т/га необхідні стійкіші до вилягання короткостеблові донори жита озимого.

Матеріали та методи дослідження. З 1974 р. на Новосибірській селекційно-дослідній станції проводяться дослідження на зменшення висоти рослин жита озимого подібно класичному добору на Іллінойській станції на високий і низький уміст білка та олії в кукурудзі, започаткованого Хопкінсом у 1896 р [5]. На відміну від нього в жита проводилася спрямована селекція на зниження висоти рослин. Добір на збільшення висоти не має інтересу для практичної селекції.

Гомозиготація за домінуючим геном короткостеблості НН- проводилася вибірковою селекцією перед квітанням рослин з генотипом *hlhl* схрещування F_3 к-10028/Саратовське 4 і спрямованим добором найкороткостебловіших рослин. Починаючи з F_5 до квітання повністю вибіракувалися сі-

м'ї, в яких проявлялися хоча б окремі рослини з генотипом *hlhl*. Інтенсивним добором у F_8 високорослі рослини з популяції були остаточно витіснені.

Інтенсивність добору визначалася селекційним диференціалом, який представляв різницю між фенотиповою середньою висотою батьківського покоління до добору (\bar{X}_0) і середньою відібраної групи рослин (\bar{X}_1). Позначали його літерою $S_d = \bar{X}_0 - \bar{X}_1$ при негативному доборі по висоті рослин.

Загальне рівняння між зрушенням добору і селекційним диференціалом з урахуванням коефіцієнта успадкованості у вузькому розумінні визначалося як $R = h^2 S_d$. Коректність використання такого алгоритму проведена з дотриманням обмежень, передбачених подібністю між батьками і нащадками зумовленими причинами спадкового характеру, фенотипові значення висоти рослин, корелятивно не пов'язані з життєздатністю і фертильністю у межах популяції, дотримувалися умов панміксії [6].

Спрямованим рекурентним добором найкороткостебловіших рослин за 37 генерацій створено новий донор ультракороткостеблості Гном 3. У кожному циклі спрямованих доборів визначалися генетико-статистичні параметри за ознаками: висота рослин (1), продуктивна кущистість (2), довжина колоса (3), число квіток (4) і зерен у колосі (5), озерненість колоса (6), щільності колоса (7), маса зерна з колоса (8), маса зерна з рослини (9), маса 100 зерен з рослини (10) і число зародкових коріньців (11). Спорідненість варіювання ознак визначалася за коефіцієнтом кореляції між ознаками в одному поколінні як фенотипові (r_p), між батьками і

нащадками – як генотипні адитивні кореляції (r_A). Визначення загальної генотипної кореляції (r_G) проводилося за формулою Хейзеля [7]. Для проведення комплексної оцінки кореляцій між середніми висоти рослин за 37 років спрямованих доборів використовувався метод кореляційних плеяд [8-15] або кластерів [16]. Метод плеяд (кластерів) передбачає побудову кореляційних циліндрів і аналіз зв'язків на різних рівнях вірогідності. Графічне зображення асоціацій між ознаками у вигляді розрізаних кореляційних кілець значно полегшує аналіз порівняно з табличним викладенням експериментального матеріалу.

Результати та обговорення. На рис. 1 наведена динаміка зниження висоти жита озимого F_3 к-10028/Саратовське 4 з 1974 по 2010 рр. у результаті спрямованих доборів найбільш короткостеблових рослин. У F_3 відібрано 466 короткостеблових рослин з домінуючим геном НН- у гомо- або гетерозиготному стані. Висота рослин вихідної популяції виявила широкий діапазон мінливості ($lim = 89-145$ см), крайні варіанти якого виходили за межі трьох стандартних відхилень у плюс і мінус-напрямах від середньої арифметичної. З проаналізованих за висотою і ознаками продуктивності рослин відібрана група особин, індивідуальні значення висоти яких виходили за межі мінус $4,46S$, що в абсолютному значенні становило нижче 100 см. Величина селекційного диференціалу (S_d) відібраної групи дорівнювала 19,94 см.

Сформована в першому циклі селекції популяція використана вихідним матеріалом для наступних доборів, де з кожним циклом збільшу-

валася концентрація бажаних адитивних генів короткостеблості і зменшувалася – генів високостеблості. У 1975 р. середня висота сімей короткостеблових рослин виявилася на рівні 91,11 см, що на 28,22 см (23%) нижче середньої вихідної популяції в 1974 р. З 1231 індивідуально проаналізованого, повторно відібрана група найнижчих рослин з середньою висотою 69,17 см, що складало 1,87S від середньої сукупності. Іменованій селекційний диференціал відібраної групи особин становив 21,93 см.

Серед короткостеблових нащадків перед квітуванням бракували рослини з проявом генотипу *hlhl*. У 1976 р. проаналізовано 1551 рослин у із середньою висотою 103,39 см, що на 12,29 см (13,48%) виявилось вище відібраної батьківської, але на 15,94 см (13,36%) нижче вихідної популяції в 1974 р. У межах проаналізованих особин повторно добирали групу найнижчих рослин, середня висота яких становила 72,40 см.

Після трьох років інтенсивного добору найкороткостебловіших рослин середня висота їх нащадків зменшилася ще на 27,75 см (23,26%). У четвертому циклі спрямованим доббором сформували групу рослин з середньою висотою стебла 74,50 см. Селекційний диференціал становив при цьому мінус 17,08 см або 1,62 одиниці середнього квадратичного відхилення від середньої висоти рослин батьківської сукупності. У 1978 р. висота рослин нащадків з відібраних найнижчих рослин становила 101,07 см, що на 9,49 см (10,36%) вище від середньої сукупності в 1977 р. З них у п'ятому циклі відібра-

на група особин з середньою висотою стебла 81,71 см. При цьому селекційний диференціал становив 19,36 см або 2,02S від середньої сукупності.

У 1979 р. в генерації F_8 після п'яти циклів добору найкороткостебловіших рослин ще з'являлися окремі високостеблові генотипи, які видалялися з ділянки перед квітуванням. У результаті п'яти циклів спрямованих рекурентних доборів по короткостеблості в 1979 р. середня висота рослин нащадків становила 71,77 см або на 9,94 см (28,99%) нижче середньої сукупності в 1978 р. Повторно були відібрані найкороткостебловіші рослини з середньою висотою 57,03 см. У стандартизованих величинах це становило мінус 1,66S від середньої висоти субпопуляції.

З 1980 р. тактику негативної браковки високорослих рослин змінено. Перед квітуванням видаляли повністю сім'ї, в яких вищиплювалася хоча б одна рослина з генотипом *hlhl*. Панміктичне Perezапилення відбувалося виключно в межах константних нащадків (сімей) за проявом ознаки короткостеблості. В популяції залишилися тільки рослини з генотипом *HNHl*. Рослини з генотипом *HNHl* з популяції були остаточно витіснені сімейним доббором і в наступних генераціях більше не з'являлися особини з проявом рецесивної високостеблості *hlhl*.

Після шостого циклу рекурентних доборів найкороткостебловіших рослин середня висота стебла становила 87,73 см, що на 15,96 см (22,24%) виявилася вищою від довжини соломини після п'ятого циклу селекції. Незважаючи на потужний тиск добору в мінус напрямку довжина

стебла в нащадків у третьому, п'ятому, шьомому і дев'ятому поколіннях схилилася до прояву більшої висоти рослин у межах гомозиготної по гену *HNHl* субпопуляції. Відбувалася своєрідна протидія спрямованому добору. Системно наполегливо проводили добір найкороткостебловіших рослин, середня висота яких становила в 1980 р. 71,58 см. Селекційний диференціал при цьому дорівнював 16,15 см, що відповідало 1,77S у мінус напрямку.

Середня висота рослин субпопуляції в 1981 р. становила 72,31 см. У восьмому циклі рекурентної селекції виділено 54 рослини, висота яких не перевищувала 45 см. При цьому, селекційний диференціал дорівнював 29,81 см, що відповідало 3,53 одиниці стандартного відхилення від середньої висоти популяції рослин у 1981 р. Варіювання висоти рослин субпопуляції після восьмого циклу добору набуло вигляду негативної асиметричної кривої, в якій видовжена частина знаходилася зліва, а мода змістилася від середньої арифметичної вправо ($\bar{x} < M_0$). Лівосторонній «шлейф» розподілу варіації висоти рослин «відрізався» спрямованим доббором від основної частини популяції. Після восьми циклів добору в 1982 р. висота стебла становила 62,22 см або на 10,09 см (13,95%) нижче середньої сукупності популяції в шьомому циклі. В усіх сім'ях проявилися рослини з незвичайним коротким стеблом. Колос у ультракороткостеблових рослин щільний, а останнє підколосове міжвузля стало настільки коротким, що колос часто не повністю виходив з піхви листка. У дев'ятому циклі тиск добору на короткостеблість свідомо знижено. Приділена увага добору рослин з

комплексом цінних кількісних ознак, які визначають структуру врожаю жита озимого.

На 1983 р. у результаті дев'яти циклів добору висота рослин дорівнювала 68,30 см. У десятому циклі відібрана група рослин з висотою 54,56 см, що складало мінус 3,19S. Крива розподілу висоти рослин залишалася асиметричною, як у попередньому році. Від спрямованого селекційного тиску середня висота рослин жита озимого в 1984 р. знизилася до 59,90 см. За десять циклів добору висота рослин зменшилася на 60,43 см, що становило 49,80% від вихідної середньої в 1974 р.

У 1984 р. проаналізовано 605 рослин, середня висота яких дорівнювала 59,90 см. Амплітуда варіювання (lim = 38-79 см) у плюс-напряму не перевищувала середню на +3S, але розподіл у мінус-напряму на 2,26 см виходив за межі -3S. Крива розподілу висоти наближалася до нормальної з незначною лівоспрямованою асиметрією. З'явилися рослини з висотою, якої жодного разу не було в попередніх поколіннях.

Під урожай 1986 р. з 605 проаналізованих відібрано 29 (4,79%) найкороткостебловіших рослин, середня яких становила 46,83 см. Селекційний диференціал складав 13,57 см (2,0S). З 29 сімей проаналізовано 401 рослину, середня висота яких була 56,76 см. Ефективність добору в 1985 р. становила 3,14 см. Крайні варіанти розподілу висоти рослин не виходили за межі нормального розподілу.

У дванадцятому циклі рекурентної селекції проведено менш інтенсивний добір (11,22%). Мета зменшення тиску добору полягала в генетичній стабілізації популяції

за висотою рослин на досягнутому рівні, а основна увага приділена селекції на елементи врожайності. Перед квітванням видалялися рослини, які не задовольняли бажаному рівню складових селекційних ознак. Сформована субпопуляція із 45 рослин, висота яких становила всього 40-50 см. Середня висота потомства від цих рослин у 1986 р. виявилася на 2,99 см нижче від середньої минулорічної. Відбувалося подальше зміщення амплітуди мінливості висоти рослин у мінус напрямку (lim = 25-75 см). Крива розподілу висоти рослин набула нормального вигляду. З проаналізованих у 1986 р. 601 рослину відібрано 60 найкороткостебловіших (lim = 25-42 см) на тринадцятий цикл спрямованої рекурентної селекції. Середня висота відібраної субпопуляції становила 39,05 см ($S_d = 14,72$ см).

Наводити повну хронологію спрямованих доборів протягом 37 генерацій у цій публікації вважаємо недоцільним. У кожному циклі селекції в субпопуляції залишали достатню чисельність особин для панмічного перезапилення. Метою спрямованої селекції найкороткостебловіших рослин було прогнозовано створення нового донора, що визначає висоту

рослин, оптимально уникаючи генетично непоправних втрат цінних ознак.

За 37 років селекції найкороткостебловіших генотипів популяції F₃k-10028/Саратовське 4 висота рослин з 119,33 см у 1974 р. зменшилася до 22,57 см у 2010 р., тобто, абсолютне значення різниці становить 96,76 см. Спрямованим рекурентним добором у мінуснапряму за 37 циклів удалося у 5,29 раза! зменшити висоту стебла жита озимого на фоні прояву домінантного гена короткостеблості НІ. Висота при доборі найкороткостебловіших рослин у популяції щорічно в середньому зменшувалася на 2,64 см, але проходило це зниження нерівномірно. У третьому, п'ятому, сьомому і дев'ятому циклах інтенсивного спрямованого негативного добору найкороткостебловіших рослин спостерігалися риверсії середньої висоти в протилежному напрямку відносно попереднього циклу. Після десятого циклу зниження середньої висоти рослин набуло урівноваженого характеру (рис. 1). Протягом тривалої в часі спрямованої селекції відбулася генетична дивергенція висоти рослин, у результаті чого варіаційні ряди штучно створеної субпопуляції і вихід-



ної контрольної популяції, де такого спрямованого добору не проводилося, не перетиналися між собою.

Вважаємо, що число локусів гена НІ у вихідній популяції F₃k-10028/Саратовське 4 було представлено не одним алелем. Завдяки генетичній мінливості відбувалася поступова заміна одних алелів за рахунок інших під дією тиску добору. В генофонд наступного покоління вносили вклад лише особини, які були у попередньому поколінні батьками, а не вся популяція в цілому. Зумовлені дрейфом генів зміни частот алелів, які відбувалися за одне покоління не завжди істотні, однак накопичуючись протягом низки поколінь, вони стали значними. Добір призвів до того, що один з алелів став фіксованим, а решта альтернативних алелів еліміновані добром з субпопуляції. Проявився ефект дрейфу генів, при якому з обмеженого числа родоначальних особин виникла нова субпопуляція. Чисельність вихідних батьківських рослин у субпопуляції була обмеженою і пройшла період «пляшкової шийки» [5]. В той час коли популяція проходила період «пляшкової шийки», у ній істотно змінилися частоти генів, і ці зміни закріпилися протягом послідовних поколінь. Відбувалося поступове диференційоване відтворення генетичних варіантів ультракороткостеблості рослин, а це фактично означало, що носії таких форм жита отримували більше шансів залишити нащадків. Спрямованим добром за період 1974-2010 рр. створено новий донор домінантної короткостеблості жита озимого Гном 3 із символікою домінантних алелів НІ-ЗНІ-3. Зниження висоти стебла в популяції відбувалося під тис-

ком інтенсивного штучного добору протягом тривалого часу завдяки використанню генів з проявом адитивного ефекту [17, 18, 19]. В дискусії на міжнародному симпозиумі EUCARPIA (Мінськ, 29.06 -02.07. 2008) з оригіном донора домінантної короткостеблості НІНІ В. Д. Кобилянським спільно дійшли висновку про виявлення нового домінантного алеля гена короткостеблості.

Багаторазовий спрямований добір призвів до появи раніше не відомих ультракороткостеблових форм жита озимого, в яких зустрічаються рослини з висотою 7-15 см. Подальший добір у напрям зменшення висоти рослин жита озимого на цьому етапі селекційного використання вважаємо недоцільним.

У рослин донора Гном 3 відбулося істотне вкорочення кожного з п'яти міжвузлів, при якому приблизно четверта частина колоса весняного утворення не завжди встигає виходити з піхви листка під час колосіння. Цитологічні дослідження чисельності і морфології хромосом у анафазі другого мейотичного поділу чоловічого гаметофіту таких рослин не виявили помітного збільшення аномалій порівняно з контрольною популяцією.

В ультракороткостеблових рослин істотно змінилася архітектура будови стебла, листка, і розвиток кореневої системи. Листкова пластинка жита Гном 3 стала значно коротшою за довжиною. Кут відходження листа від стебла став гострим (12-15°). Багаторічне спрямоване селекційне скорочення стебла зумовило значні зміни форми будови куща. Гном 3 восени формує невелику чисельність стебел (2-3), можливо, через істотно меншу кількість

зародкових корінців ($P < 0,001$). Весною Гном 3 інтенсивно відновлює вегетацію і формує розложистий кущ, а, починаючи з фази виходу рослин у трубку, стебла і листки стрімко набувають вертикального напрямку. Така архітектура будови асиміляційного апарату рослин жита вважається оптимальною для створення сортів-синтетиків і гібридів з високим фотосинтетичним потенціалом [20-26]. Будова куща, стебла і листкової пластинки успішно сприяє пригніченню бур'янів. При схрещуванні особливості кущення, розвитку стебла і листя жита Гном 3 передаються нащадкам по домінантному типу.

Результат (ефективність) добору або зрушення при добрі оцінювався різницею між середньою фенотипічною висотою в батьківському поколінні до добору і висотою рослин у отриманих нащадків [6]. Зазвичай результат (ефективність) добору позначають літерою R.

У багаторічному досліді на зменшення висоти рослин жита кожного року обчислювалися коефіцієнти успадкування, селекційні диференціали, прогнозовані (теоретичні) результати добору (R_T). За фактичними результатами добору (R_F) визначалися реалізовані коефіцієнти успадкування і порівнювалися між собою за коефіцієнтами кореляції.

Середній селекційний диференціал за всі роки досліджень дорівнював 7,58 см, а фактичний результат добору становив 2,73 см за одне покоління. Селекційний диференціал належить до числа найбільш важливих параметрів оцінки добору, тому доцільно встановити його відносний вплив на реалізовану ефективність прямого добору при зменшенні

Таблиця 1

Генетичні статистичні параметри кількісних ознак донора ультракороткостеблості жита озимого Гном 3 по середніх за 1974-2010 рр.

Ознаки	$\bar{X} \pm sx$	$S \pm ss$	$V \pm sv$	lim
Висота рослин, см	25,37±3,51	17,40±3,19	68,58±6,55	22-119
Продуктивна кущистість, шт.	14,46±0,88	5,33±0,62	36,86±4,33	7 – 33
Довжина колоса, см	8,46±2,78	1,69±0,20	19,98±2,32	6 – 12
Число квіток у колосі, шт	57,16±1,00	6,12±0,71	10,71±1,24	47-70
Число зерен у колосі, шт	48,19±7,92	7,26±0,84	15,06±1,75	33-61
Озерненість колоса, %	84,00±1,44	8,79±1,02	10,46±1,22	55-92
Щільність колоса	3,53±0,08	0,51±0,06	14,45±1,68	2,6-4,3
Маса зерна з колоса, г	0,75±0,05	0,32±0,04	42,67±4,96	0,2-1,7
Маса зерна з рослини, г	9,31±0,54	3,28±0,38	35,23±4,10	3 – 4,1
Маса 100 зерен з рослини, г	2,30±0,08	0,52±0,06	22,61±2,63	1,6-3,6
Число зародкових корінців, шт.	3,49±0,07	0,41±0,01	11,74±1,37	2,7-4,9

висоти рослин жита озимого. За 37 років кореляція між величиною селекційного диференціалу (S_d) і ефективністю добору (R_F) становила 0,6165***. Результат добору на 38,00% зумовлений величиною застосовуваного селекційного диференціалу в попередньому поколінні при зменшенні висоти рослин. Кореляція між обчисленим коефіцієнтом успадковування (h^2) у минулому і фактичним результатом добору (R_F) в поточному році дорівнювала 0,3816*. Ефективність селекції на 14,56% зумовлена коефіцієнтом успадковування в вузькому розумінні. Результативність селекції, в нашому випадку, більш істотно залежала від інтенсивності добору, ніж від коефіцієнта успадковування висоти рослин. Прогнозований (R_T) і фактичний (R_F) результати добору між собою проявили пряму кореляцію ($r = 0,8490$ ***). Реалізована ефективність добору на зниження висоти рослин жита озимого у 72,08% випадків відповідала прогнозованій результативності селекції. За генетико-статистичними параметрами успадковування у вузькому розумінні і величиною селекційного диференціалу при зниженні висоти рослин жита озимого прогнозування ефективності селекції дало позитивний результат, який можна використовувати в практичній селекційній роботі.

Генетико-статистичні параметри кількісних ознак донора ультракороткостеблості жита озимого Гном 3 по середніх за 1974-2010 рр. наведено в табл. 1. Вихідними даними використано середні ознак нащадків за кожен з 37 років проведення спрямованих доборів найкороткостебловіших рослин.

Середня висоти рослин у результаті проведених доборів проявила найбільш високу мінливість серед вивчених утилітарних характеристик ($V = 68,58\%$) з амплітудою від 119 см у 1974 р. до 22 см у 2010 р. Високу мінливість за період проведення експерименту ($V > 30\%$) проявили маса зерна з колоса, продуктивна кущистість, маса зерна з рослини; середню ($V < 30\%$) маса 100 зерен з рослини і довжина колоса. У результаті генетичного зменшення висоти рослин жита у 5,4 раза, паралельно зменшився розмах мінливості маси зерна з колоса в 8,5, а продуктивної кущистості у 4,7 раза. Відбувалися споріднені зміни середніх ознак залежно від варіювання середньої висоти рослин за 37 років спрямованих доборів (рис.2).

Висота рослин (1) проявила обернену невисоку кореляцію з продуктивною кущистістю (2) і високу зі щільністю колоса (7). Зменшення висоти рослин (1) за роки досліджень привело до збільшення продуктивної кущистості (2) і щільності колоса (7). Спрямоване зниження висоти рослин (1) зумовило паралельне зменшення довжини (3), числа квіток (4), зерен (5), озерненості (6), маси зерна з колоса (8) та маси зерна з рос-

лини (9). Висота рослин (1) донора ультракороткостеблості Гном 3 утворює пряму кореляційну пляяду з вісьмома ($n_r = 8$, $r_n = 0,3718^*$), а опосередковану з усіма утилітарними ознаками, які визначалися в експерименті.

Продуктивна кущистість (2) донора Гном 3 утворювала обернену кореляційну пляяду (кластер) потужністю $n_r = 7$ і міцністю $r_n = -0,4773^{**}$. Оптимізація продуктивної кущистості донора суперкороткостеблості Гном 3 селекційно актуальна. При залученні до гібридизації донора Гном 3 необхідно в гібридних популяціях проводити добори на оптимальне число продуктивних стебел і уникати надлишкової кущистості відібраних рослин. Середня довжина колоса (3) донора Гном 3 протягом 37 років утворювала кластер з потужністю $n_r = 9$, міцністю $r_n = 0,3745^*$. Число квіток у колосі (4) Гном 3 формувало пледу ознак потужністю $n_r = 7$, $r_n = 0,3681^*$; число зерен у колосі (5) – $n_r = 9$, $r_n = 0,3657^*$; озерненість колоса (6) – $n_r = 8$, $r_n = 0,2348$; щільність колоса (7) – $n_r = 8$, $r_n = -0,6832$ ***. Ознаки продуктивності колоса донора ультракороткостеблості Гном 3 потребують генетичного вдосконалення. Залучення вказаного донора до селек-

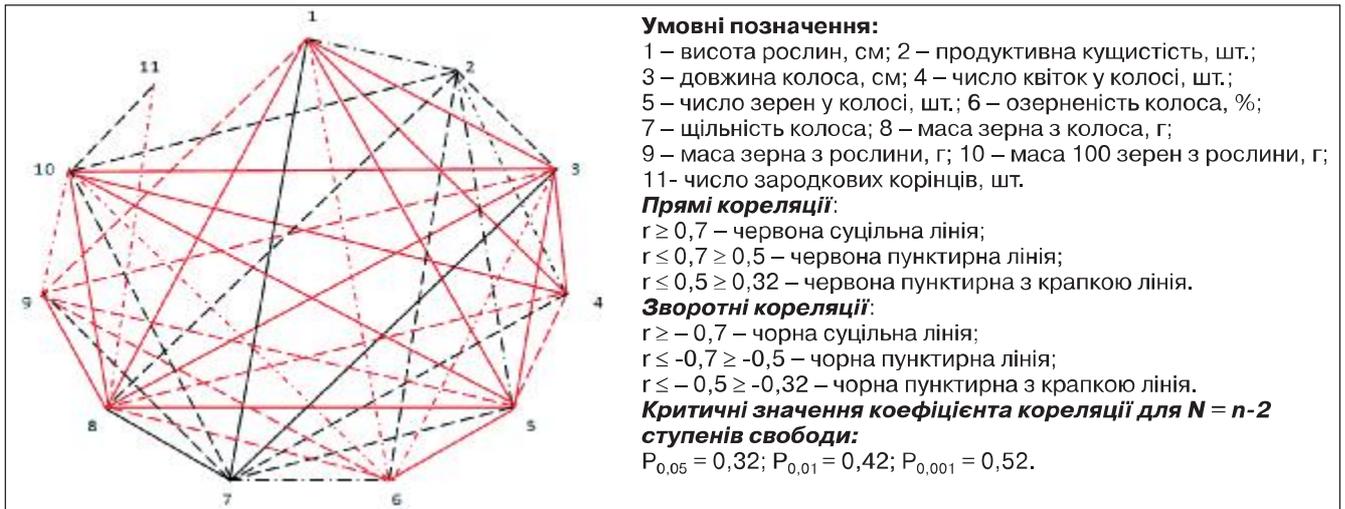


Рис. 2. Кореляційні плеяди (кластери) середніх ознак донора ультракороткостеблості жита озимого Гном 3 у 1974-2010 рр.

ційних програм з використанням схрещувань, необхідно за материнську форму підбирати зразки з високим числом зерен і озерненістю колоса. В гібридних популяціях від таких схрещувань необхідно спрямовувати добори на оптимальному поєднанні бажаної висоти рослин з високою масою зерна з колоса. Маса зерна з рослини (9) сформувала кластер потужністю $n_r = 7$ і міцністю $r_n = 0,4096^*$, а маса 100 зерен з рослини (10) – $n_r = 9$, $r_n = 0,3388^*$ відповідно. Найбільш потужну плеяду кількісних ознак утворювала маса зерна з колоса (8) – $n_r = 10$ з міцністю $r_n = 0,3758^*$. Ознаки продуктивності рослин жита Гном 3 зумовлені значним числом складових, тому генетичне покращення їх у нащадків схрещування потребуватиме застосування витончених селекційних прийомів. Найслабкіший кластер формувало число зародкових корінців (11) – $n_r = 2$, $r_n = 0,3264^*$. На початкових етапах селекції збільшення числа зародкових корінців використанням прямих доборів передбачається ефективним.

Середні донора ультракороткостеблості жита Гном 3 проявляють прямі й опосередковані

корельовані реакції на спрямований добір і істотно впливають на значення всіх урахованих ознак. Відокремлено проявляється ознака «число зародкових корінців», яка зумовлена невисокими кореляціями маси зерна з колоса (8) і маси 100 зерен з рослини (10). Високих прямих зв'язків числа зародкових корінців з досліджуваними ознаками в експерименті не виявлено, але згідно з величиною кореляційних шляхів опосередковано можна визначити вплив кожної на прояв середньої цієї ознаки у жита Гном 3. «Добір за будь-якою ознакою, яким би незначним він не був, діє на організм у цілому і жодну ознаку не можна змінити ізольовано від усієї генетичної системи» – підкреслював У. Уільямс [27]. Встановлення корелятивних зв'язків має концептуальне значення в сучасних генетико-селекційних програмах. Необхідно враховувати, що в інтегрованій системі є ознаки, які порівняно легко піддаються змінам під дією добору або природних чи регульованих чинників середовища, і є ознаки, які досить консервативні.

Коректне науково обґрунтоване застосування генетико-

статистичних параметрів утилітарних ознак створює можливість передбачення результатів добору (селекція – наука!), а коректність, своєрідність оцінки, яку навіть неможливо описати, наполегливість, послідовність проведення досліджень у часі (селекція – мистецтво!) – необхідна умова створення донорів бажаних селекційних ознак у майбутньому. Бейлі вказував, що селекціонеру «необхідно чітко уявити ідеал бажаного сорту ще до того, як зроблена будь-яка спроба проведення селекції» [28]. Навіть у наші дні селекцію рослин не можна назвати точною наукою, хоча і зроблена спроба дещо наблизити її до такої. На даному етапі ми вимушені погодитися з Байроном, який вважав, що «... наука лише замінює одну невизначеність іншою».

Висновки. З популяції жита озимого *F₃к-10028/Саратовське 4* з 1974 по 2010 рр. на Носівській селекційно-дослідній станції спрямованими доборами на короткостеблість створено новий донор ультракороткостеблості Гном 3 з середньою висотою рослин 22-25 см. За 37 циклів спрямованих доборів висоту рослин

жита зменшено у 5,29 раза. Вперше запропонована символіка домінантних алелів генів суперкороткостеблості в гомозиготному стані *Н1-ЗН1-3*. Визначено відносний вплив на ефективність мінус добору за висотою рослин селекцій-

ного диференціалу (38,00%) і коефіцієнта успадкування у вузькому розумінні (14,56%). Реалізована ефективність добору при зниженні висоти рослин жита озимого у 72,08% випадків відповідала прогнозованій результативності се-

лекції. Наведена генетико-статистична характеристика середніх, кластерний аналіз 11 утилітарних ознак, запропоновано генетичну концепцію використання нового донора в практичній селекції.

ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

- Жуковский, П. М. Культурные растения и их сородичи. / П. М. Жуковский. – Л.: Колос, 1971. – 65 с.
- Урбан, Э. П. Озимая рожь в Беларуси. / Э. П. Урбан. – Минск: Беларуская наука, 2009. – 34 с.
- Мережко, А. Ф. Проблема доноров в селекции растений. / А. Ф. Мережко. – Санкт-Петербург, 1994. – 125 с.
- Кобылянский, В. Д. Рожь. Генетические основы селекции. / В. Д. Кобылянский. – М.: Колос, 1982. – 97 с.
- Айала, Ф. Современная генетика. В трёх томах. / Ф. Айала, Дж. Кайгер. – М.: Мир, 1987. – 812 с.
- Falconer, D. S. Introduction to quantitative genetics. / D. S. Falconer. – Oliver and Boyd, London and Edinburgh, 1960. – P. 315.
- Бриггс, Ф. Научные основы селекции растений. / Ф. Бриггс, П. Ноулз. – М.: Колос, 1972. – 192 с.
- Терентьев, П. В. Метод корреляционных плеяд. / П. В. Терентьев. – Вестник Ленинградского университета, 1959. – № 2. – С. 137–141.
- Терентьев, П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. / П. В. Терентьев. // Применение математических методов в биологии. – Л.: ЛГУ, 1960. – № 1. – С. 27–36.
- Матвиенко, В. С. Фенотипические корреляции озимой пшеницы сорта Безостая 1. / В. С. Матвиенко. // Сб. науч. работ аспирантов и молодых ученых. – Краснодар, 1970. – Вып. 2. – С. 21–25.
- Матвиенко, В. С. Корреляционные плеяды и селекционный отбор. / В. С. Матвиенко. // Сб. науч. работ аспирантов и молодых ученых. – Краснодар, 1971. – Вып. 3. – С. 71–80.
- Фадеева, Т. С. Корреляционная структура количественных признаков у гибридов и исходных форм озимой ржи. / Т. С. Фадеева, Жорж Шахла, С. Ф. Колодяжный. // Генетика и селекция количественных признаков. – Киев: Наукова думка, 1976. – С. 39–45.
- Шмидт, В. К. Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубатки *Odentites Zinn*. / В. К. Шмидт. // Применение математических методов в биологии. сб. 2. – Л.: ЛГУ, 1963. – С. 81–84.
- Берг, Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор. / Р. Л. Берг. // Применение математических методов в биологии: сб. 3. – Л.: ЛГУ, 1964. – С. 23–60.
- Петрушевская, М. Г. Сравнение групп *Azygina* по морфологическим признакам. / М. Г. Петрушевская. // Третье совещание по применению математических методов в биологии: тез. док. – Л.: ЛГУ, 1961. – С. 61–62.
- Барон, О. И. Кластерный анализ и его применение (Методы, меры сходства и свойства кластеров). / О. И. Барон, Ю. А. Григорьев, И. Ф. Мингазов. // www.ni.kpq.ru/konf.doc/doc8.doc.
- Рокицкий, П. Ф. Введение в статистическую генетику. / П. Ф. Рокицкий. – Минск.: Высшая школа, 1974. – 368 с.
- Хатт, Ф. Генетика животных. / Ф. Хатт. – М., 1969. – 184 с.
- Гершензон, С. М. Основы современной генетики. / С. М. Гершензон. – Киев: Наукова думка, 1983. – 93 с.
- Кумаков, В. А. Эволюция показателей фотосинтетической деятельности яровой пшеницы в процессе селекции и их связь с урожайностью и биологическими особенностями растений. / В. А. Кумаков // Автореф. дисс. доктора биол. наук. – Л., 1971. – 51 с.
- Кунакбаев, С. А. Некоторые данные о динамике высоты и площади листовой поверхности у короткостебельной ржи типа сорта Чулпан. / С. А. Кунакбаев, Н. И. Лещенко. // Сб. труд. Башкирского НИИСХ. – Уфа, 1977. – Вып. X. – С. 9–14.
- Тарчевский, И. А. Особенности фотосинтеза сортов яровой пшеницы. / И. А. Тарчевский, В. И. Чиков, А. П. Иванова [и др.]. // Генетика фотосинтеза. – Душанбе: изд-во «Дониш», 1977. – С. 234–237.
- Газиянц, С. М. Генетический анализ фотосинтетической деятельности сортов хлопчатника. / С. М. Газиянц. // Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Ташкент, 1979. – 20 с.
- Тромпель, А. Ф. Ростовые и фотосинтетические характеристики тетра- и диплоидных сортов озимой ржи различной продуктивности. / А. Ф. Тромпель. // Автореф. дисс. канд. биол. наук. – М., 1980. – 19 с.
- Авратошуква, Н. Генетика фотосинтеза. / Н. Авратошуква. – М.: Колос, 1980. – 25 с.
- Рахманкулов, С. Р. Интенсивность работы фотосинтетического аппарата межвидовых гибридов хлопчатника в связи с хозяйственной продуктивностью. / С. Р. Рахманкулов, С. М. Газиянц. // Сельскохозяйственная биология. – 1980. – Т. XV, № 3. – С. 374–378.
- Уильямс, У. Генетические основы селекции растений. / У. Уильямс. – М., 1968. – С. 221.
- Майо, О. Теоретические основы селекции растений. / О. Майо. – М., 1984. – С. 24, 25.