

**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 2

Стабілізаційним (доцентровим) добором був створений донор короткостеблості життя озимого (*Secale cereale* L.) з висотою рослин 50–60 см. Уперше було запропоновано символіку нового алеля гена короткостеблості *H1-2H1-2* і назву донора Гном 2 (*Gnome 2*). У донора Гном 2 встановлено прямі генетичні кореляції висоти рослин з кількістю квіток у колосі, довжиною колоса, масою зерна з рослини, масою 100 зерен з рослини; обернені – зі щільністю колоса та масою зерна з колоса.

### Ключові слова:

жито озиме, донор ультракороткостеблості Гном 2, добір, успадкування, адитивні гени, ефект гетерозису, продуктивна кущистість

**Вступ.** Необхідність підвищення «почуття еволюційної відповідальності» за генетичну різноманітність рослинного і тваринного світу обґрунтована і набула для прогресу цивілізації стратегічного значення. Харлан підкреслював: «у майбутніх програмах селекції ми не можемо допустити ігнорування будь-якого джерела корисних генів... Доля людського роду залежить від нашої здатності розуміти і досліджувати зародкову плазму рослин» [1]. Створення, підтримання, ідентифікація, вивчення, збереження та генетично обґрунтоване використання джерел і донорів зародкової плазми рослин у більшості аграрно розвинених країн світу розглядається як національний пріоритет – найважливіша умова результативності селекційних програм.

Сьогодні відбувається «гонитва за генами», які контролюють стійкість рослин до вилягання, патогенів, зниженої температури, водозабезпеченості, освітленості, високого вмісту біологічно важливих речовин тощо. Оскільки створення господарсько-цінних геноносіїв пов'язано зі значними витратами коштів, передача їх для загального використання впродовж відповідного часу в більшості країн світу обмежується.

Поняття ідеатипу (ідеального типу) як рослини «з модельними ознаками», що впливають на фотосинтез, ріст і (у хлібних злаків) зернову продуктивність було введено Дональдом [2]. Він підкреслював, що селекція переважно спрямована на ліквідацію недоліків і підвищення врожайності, однак, на його думку, цього недостатньо. Модель рослин для специфічних цілей існує з найдавніших часів.

Вивчення селекції, генетики, фізіології, росту, конкуренції різноманітних умов вирощування рослин упродовж останніх 40 років призвело нас до власного опрацювання ідеатипу життя озимого, яке вирощується у сприятливих умовах. Ідеатип життя озимого повинен мати коротке (до 100 см), товсте, міцне стебло з коротким верхнім підколосовим міжвузлям; п'ять прямостоячих листків з кутом відхилення від стебла 15–20° з фотосинтетичною потужністю, що наростає знизу до гори [3]; колос «петкуського» типу з рівномірним чотирирядним розміщенням не менше 68 великих зерен [4]; рівномірні довгі вустюки; вісім-десять розвинутих з осені сланких стебел, які за відновлення вегетації весною набувають рівномірного вертикального напрямку з

високим співвідношенням первинних [3] і додаткових коренів. Ідеатип життя передбачає стійкість до умов перезимівлі, фузаріозних хвороб (снігова пліснява, кореневі гнилі), імунітет до борошнистої роси [5], бурої і листової іржі, ріжок, високу озерненість, помірну щільність колоса, великозернистість [6] (> 60 г маса 1000 зерен). Ідеатип повинен передбачати високу конкурентоздатність з бур'янами [7], мати високу продуктивність колосу (> 2,5 г) і рослин, потребувати помірної норми висіву насіння (1,5–2 млн/га). Фундаментальні дослідження описаного ідеатипу життя набули актуальності. Успішність селекції життя тісно пов'язана з постійним пошуком нових генетичних джерел і донорів специфічної короткостеблості [8]. Мета селекції життя озимого – досягнення максимального виходу продукції з одиниці площі (> 10 т/га) при мінімальних витратах викопної енергії і максимальному збереженні довкілля.

**Методика досліджень.** У 1974 р. розпочато добір найкороткостебловіших рослин з популяції життя озимого F<sub>3</sub> Саратовське 4/к-10028, висота яких зумовлена домінантним геном у гетерозиготному і гомозиготному стані з метою виділення серед них

гомозиготних генотипів ННН. Після десяти циклів добору в 1984 р. популяція набула гомозиготного стану за геном короткостеблості ННН, а середня висота новоствореної субпопуляції зменшилася до 59,90 см. За десять циклів добору в мінус-напрямку висота рослин зменшилася від вихідної популяції в 1974 р. на 60,43 см, що становило 49,80% [6].

У 1984 р. незалежно від основного напрямку селекції найкороткостебловіших рослин започатковано відгалуження стабілізаційного (доцентрового) добору рослин з висотою нижче 60 см і вище 50 см. Селекція проводилася з дотриманням вимог панміксії на просторово ізольованих ділянках. Щорічно перед початком квітання видалялися особини з крайніми вираженнями висоти, а для спрямованого перезапилення залишалися рослини виключно з висотою 50–60 см. Протягом 27 років відбувалася стабілізація висоти рослин на заданому рівні. Кожне наступне покоління утворювалося спрямованим перезапиленням у межах рослини з нижчою фенотипічною і генотипною мінливістю, в результаті амплітуда варіювання висоти рослин-нащадків постійно зривувалася. Висота рослин популяції набувала ексцесивного розподілу з характерним значним накопиченням частот у класах, наближених за величиною до середнього значення ознаки [9–12].

**Результати досліджень.** Основним результатом стабілізаційного (доцентрового) добору вважаємо планомірну зміну популяційної середньої висоти рослин в поколіннях нащадків у бажаному для селекціонера напрямку. За фенотипічними значеннями висоти батьківських рослин проводився стабілізаційний добір з оцінками відповідних значень кількісних ознак у їхніх прямих нащадків. У табл. 1 наведено динаміку зміни статистичних параметрів висоти рослин із застосуванням стабілізаційного добору під час створення донора домінантної коротко-

стеблості Гном 2 упродовж 27 років. Середня висота рослин за роки досліджень становила  $54,49 \pm 0,49$  см, виявляла незначну відмінність в окремі роки і не виходила за межі 50–60 см. Амплітуда варіювання ( $lim$ ), фенотипічні та генотипні середні квадратичні відхилення ( $S_p$  і  $S_G$ ), фенотипічні і генотипні коефіцієнти варіювання ( $V_p$  і  $V_G$ ), виявляли поступове, хоча і нерівномірне за роками, зменшення абсолютних величин під впливом дії стабілізаційного добору.

На початкових етапах добору в нащадків виявлялися рослини, які перевищували верхню задану межу висоти 60 см на 15–16 см. За повторення стабілізаційних доборів величини позитивного селекційного диференціалу (+ $S_d$ ) нерівномірно за роками зменшувалися. Негативний селекційний диференціал (- $S_d$ ) більш повільно рівномірно за роками також зменшував абсолютне значення. Зменшення амплітуди варіювання висоти рослин за роками досліджень стабілізаційного добору призвело до скупчення варіантів навколо величини середнього

арифметичного. За висотою рослин у популяції жита встановлено помітно більшу частоту вияву риверсій у напрямку вищого стебла. Амплітуда розподілу висоти рослин у різні роки не абсолютно однакова, за роками зміщувалася в напрямку нижньої заданої межі висоти рослин.

Коефіцієнт успадковування визначає міру питомого впливу генетичної мінливості у загальній мінливості популяції [8]. Експеримент побудований таким чином, що кожного року визначалися коефіцієнти успадковування в широкому ( $H^2$ ) і вузькому ( $h^2$ ) розумінні, а також була можливість порівняти їх з реалізованими показниками успадкованості. Успадковування в широкому розумінні визначалося відношенням генотипної до фенотипічної дисперсії. Коефіцієнт успадковування в широкому розумінні виявляв середню величину – за роками досліджень не встановлено істотної різниці між величинами варіації, зумовленими спадковими відмінностями. Успадковування у вузькому розумінні визначалося більш складними алгоритмами – за подвоєним коефіці-

Таблиця 1

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

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



**Професор В. Д. Кобилянський (Росія, зліва) і доктор с.-г. наук В. В. Скорик (Україна, справа) під час дискусії на міжнародному симпозиумі EUCARPIA. 29.06 – 02.07.2010 р. Мінськ-Жодіно, Білорусь**

ентом кореляції в системі батьки – нащадки. У випадках, коли кореляція між батьками і нащадками перевищувала 0,5, застосовували трансформацію кореляції в регресію і обчислювали відповідний коефіцієнт успадкування [8]. В табл. 1 випадки обчислення коефіцієнта успадкування за регресією нащадків до батьків виділені квадратними дужками. Параметр  $h^2$  у часі коливався від низького до помірного, але жодного разу не перевищував  $h^2 = 0,46$ . Випадків оберненої адитивної кореляції між висотою батьків і нащадків в експерименті не встановлено.

Коефіцієнт  $h^2$  показує величину генетичної адитивної компоненти у загальній фенотипічній мінливості висоти рослин. Адитивні компоненти генетичного варіювання зумовлюють частку спадкових чинників, які в мейозі і під час запліднення передаються безпосередньо від батьків до нащадків. Успадкування в широкому розумінні показує загальний генетичний вплив ознаки батьківського покоління на нащадків, а в вузькому розумінні виключається ефект дії домінантних та епістатичних чинників. Порівнюючи між собою величини успадкування в широкому та вузькому розуміннях, визначають стратегію селекції ознаки і прогнозують ефективність прямого добору. В середньому за роки досліджень  $H^2 = 0,54$ , а  $h^2 = 0,31$ , тобто 57% загальної генетичної мінливості зумовлено адитивними генами, які доступні прямому до-

бору за фенотипом. Решта генетичної мінливості (43%) припадала на домінантні та епістатичні чинники, які переважно зумовлюють ефект вияву гетерозису. В наступне покоління дія домінантних та епістатичних генів не передається, оскільки в результаті кросинговеру в мейозі змінюється вміст генетичного матеріалу в нових хромосомах порівняно з вихідними [13]. Співвідношення впливу адитивних чинників, з одного боку, та неадитивних, з другого, за роками досліджень виявлялося неоднаково. Результати кожного циклу добору перевірялися випробуванням прямих нащадків. Прогнозована ефективність прямого добору в плюс- і мінус-напрямах наближена до реалізованої.

Застосування стабілізаційного добору передбачало прагматичну мету – створення донора із заданою висотою рослин жита. Закріплення гомозиготності за геном домінантної короткостеблості ННН після восьмого циклу добору найкороткостебловіших рослин і наступне відгалуження спрямованого добору короткостеблових рослин на рівні 50–60 см виявляло факт поліморфізму висоти за фенотипом. Генетичну відмінність популяції, утворену і підтримувану штучним добром, М. Є. Лобашов називав генетичним поліморфізмом [14], а М. А. Соболев та А. А. Жученко генетичною гетерогенністю [15,1].

Гомозиготні за домінантним алелем ННН рослини виявляли різний рівень короткостеблості, зокрема в

1984 р. – від 45 до 75 см. Рекурентні стабілізаційні добори в межах домінантно короткостеблових гетерогенних за алелем ННН рослин дали можливість зафіксувати постійний вияв висоти на рівні 50–60 см. У ході цього експерименту реакція на стабілізаційний добір не була ні постійною, ні строго лінійною, хоча триває він досить довго. Експеримент триває, щоб мати цілковиту впевненість у достовірності ефекту закріплення рекомбінацій. [16]. Використано потенційну мінливість висоти рослин, зумовлену гетерогенністю домінантного гена-супресора НН, яка в результаті стабілізаційного добору повільно переходила в гомогенний стан. Перегрупування кількох алелів полігенів відбувалося способом послідовних доборів відповідних кросинговерів. У низці поколінь стабілізаційного добору кросинговери закріплювалися в комбінації полігенів, це утримувало популяцію на рівні 50–60 см висоти рослин. Селекціонера спонукала звичайна природна допитливість: «А що з цього вийде?».

У дискусії з професором В. Д. Кобилянським, першим оригіном домінантних алелів гена короткостеблості НН, ми спільно дійшли висновку, що виявлено новий алель домінантного гена, погодилися з його символікою – НН-2НН-2 і назвою донора Гном 2 (Gnome 2) [17]. На нашу думку, у вихідній популяції в гомозиготному стані домінантна короткостеблість контролювалася серією множинних алелів гена-супресора НН. Спрямований в мінус-напрямку, а потім стабілізаційний добори зменшили генотипну мінливість і вираження компонент варіанси. Рекомбінація перетворила приховану мінливість у виражену через зниження кореляції між алельними ефектами у зчеплених локусах. Алель НН-2 повністю підкорив популяцію, що забезпечило стабільний вияв частоти генотипів з висотою 50–60 см. Добір підвищив частоту вияву генів, поступово зафіксував



і перевів їх у гомозиготний стан. Створено можливість швидкого залучення нового донора короткостеблості в динамічний процес селекції з використанням спрямованих або насичувальних схрещувань [18].

Визначити селекційну цінність рослин безпосередньо за фенотипічною цінністю без порівняння з їхніми прямими нащадками неможливо. У процесі стабілізаційного добору за висотою рослин у межах домінантного генотипу короткостеблості жита озимого варіаційні розподіли зберігали симетричність ряду і його кривої, але виявилися не характерні для нормального розподілу скупчення частот у центральних класах, у значенні ознаки, близької до величин середнього арифметичного ( $\bar{X}$ ), моди ( $M_0$ ) і медіани ( $Me$ ). Такі скупчення утворювали високу, пікоподібну криву, відгалуження якої стрімко опускаються по вісях ординат на вісі абсцис і потім різко переходять у вигляді сплюснених «хвостових» частин кривої, утворюючи «шлейфи» в обидва боки (рис. 1) Тип розподілу, що виявився в цьому разі, називається ексцесивним, або позитивним ексцесом [9,10,12].

Бажано, щоб новий донор домінантної короткостеблості не втрачав, а нагромаджував основні складові продуктивності жита, накопичені попередньою селекцією впродовж тривалого часу. Середня продуктивність нащадків є кращим і більш надійним показником, ніж продуктивність окремої батьківської рослини [17].

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

За співвідношенням генотипної і фенотипічної дисперсій ( $S^2$ ) визначають важливий селекційний параметр – успадкування в широкому

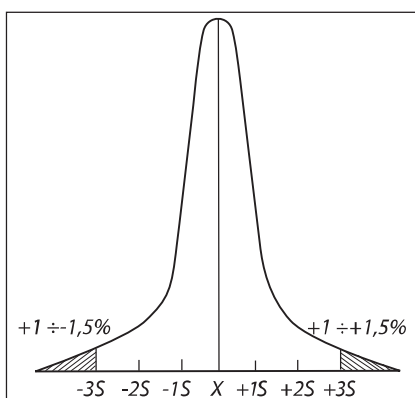


Рис. 1. Позитивний ексцес варіювання висоти рослин донора короткостеблості Гном 2 (Gnome 2) жита озимого (*Secale cereale* L.)

розумінні, що за висотою рослин становило  $H^2 = 0,5327$ . Коефіцієнт успадкування у вузькому розумінні, обчислений за подвоєною кореляцією між батьками і нащадками, становив  $h^2 = 0,5083$ . За абсолютними значеннями  $H^2$  і  $h^2$  помірні і дуже близькі. Це означає, що в популяції донора Гном 2 висота рослин зумовлена переважно дією адитивних чинників. Для практичної селекції можна зробити концептуальний висновок про необхідність застосування прямого добору за висотою рослин з перевіркою його результатів по нащадках. Величини мінливості ( $V_p$  і  $V_G$ ) різнилися між

собою неістотно, як і розкид варіювання ( $lim$ ).

Зміна ознак у бажаному напрямку – мета селекції. Для оцінки побічного впливу добору на ознаки використовують коефіцієнт кореляції ( $r$ ). Кореляція між значеннями двох ознак у рослин називається фенотипічною кореляцією ( $r_p$ ). Кореляція між генотипними значеннями ознак називається генотипною ( $r_G$ ), а кореляція між відповідними адитивними генотипними значеннями цих ознак називається адитивною кореляцією ( $r_A$ ). Кореляція між середовищними ефектами двох ознак називається середовищною кореляцією ( $r_E$ ). У зв'язку з радикальним штучним зменшенням висоти рослин жита Гном 2 відносно вихідної популяції виникає необхідність визначити паралелізм зміни складових ознак продуктивності, які не піддавалися впливу прямого добору. У подальшому аналізі з метою скорочення обсягу тексту публікації фенотипічні і середовищні кореляції обговорювати не будемо, обмежимося лише генотипними та адитивними кореляціями, які мають винятково важливе значення для селекції. Генотипні кореляції визначалися за Хейзелем [11,12]. Генотипні адитивні кореляції визначалися між ознаками батьків і

Таблиця 2

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

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

прямих нащадків. Істотне зменшення і генетичне закріплення висоти у нового донора Гном 2 на рівні 50–60 см створило умови для вияву прямої генетичної кореляції між висотою рослин і кількістю квіток у колосі ( $r_G = 0,4219^*$ ), довжиною колоса ( $r_G = 0,2182$ ), масою зерна з рослини ( $r_G = 0,4182^{**}$ ), масою 100 зерен з рослини ( $r_G = 0,1398$ ), обернені зі щільністю колоса ( $r_G = -0,2923$ ) і масою зерна з колоса ( $r_G = -0,2493$ ). Висота вихідних батьківських рослин жита Гном 2 виявила пряму адитивну кореляцію з кількістю квіток у колосі ( $r_A = 0,5521^{***}$ ) і обернену зі щільністю колоса ( $r_A = -0,3125^*$ ). Адитивний компонент кореляції безпосередньо вказує на «істинний» [19] вплив батьківських рослин на вияв цих ознак у прямих нащадків. Продуктивна кущистість батьківських рослин ( $r_A = 0,4493^{**}$ ), маса зерна з рослини ( $r_A = 0,4797^{**}$ ) прямо, а великозернистість (маса 100 зерен) обернено ( $r_A = -0,5059^{***}$ ) впливала на висоту рослин нащадків. У першому випадку прямі адитивні кореляції висоти рослин для практичної селекції небажані, оскільки вони опосередковано знижують складові продуктивності. Обернений взаємозв'язок з великозернистістю надзвичайно сприятливий для селекції жита озимого. Адитивна кореляція висоти батьків і маси 100 зерен з рослини нащадків також обернена, хоча за абсолютним значенням набагато менша. Тут можна говорити про плейотропний ефект дії генів. Зменшення висоти рослин жита Гном 2 свідчить про можливість поєднання в одному генотипі високої маси 100 зерен.

Успадковування продуктивної кущистості в широкому розумінні ( $H^2 = 0,5436$ ) середнє, а у вузькому ( $h^2 = 0,3034$ ) низьке. Продуктивна кущистість на 54% зумовлена загальними генетичними чинниками, з них, зокрема, на 30% – адитивними, а на 24% – неадитивними. Концепцією генетичного вдосконалення продуктивної кущистості жита Гном 2

необхідно передбачати використання адитивного ефекту спрямованим добором, а також селекційними способами, спрямованими на опанування явища гетерозису, яке зумовлене генами домінантною та епістатичною дії. За парадигмою необхідно одночасно проводити добір генотипів з прямим випробуванням результатів добору за нащадками і паралельно створювати інбредні лінії з наступним їх комбінуванням та оцінкою ЗКЗ і СКЗ із продуктивної кущистості. Необхідно також враховувати, що продуктивна кущистість істотно залежить від умов зовнішнього середовища, яке вносить дуже суттєві корективи в реалізацію потенціалу продуктивності, тому актуальним залишається поліпшення агротехнічних умов, спрямованих на збільшення вияву цієї ознаки.

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

Довжина колоса в жита Гном 2 виявила практично однакові за абсолютним значенням коефіцієнти успадковування в широкому –  $H^2 = 0,6885$  та у вузькому –  $h^2 = 0,6696$  розумінні відповідно. Стратегією селекційного вдосконалення донора Гном 2 за довжиною колоса можливо застосовувати прямий добір. Фенотипічні і генотипні генетико-статистичні параметри ( $V_P$  і  $V_G$ ) свідчать про істотний резерв збільшення довжини колоса впродовж найближчих поколінь. Установлено пряму генетичну спорідненість довжини колоса з кількістю квіток у колосі ( $r_G = 0,2955$ ), продуктивністю рослини і великозернистістю ( $r_G = 0,2727$ ). Обернені генетичну ( $r_G = -0,3932^{**}$ ) та адитивну ( $r_A = -0,4357^{**}$ ) кореляції встановлено між довжиною та щільністю колоса. Непередбачувану проблему можуть викликати негативна генетична ( $r_G = -0,3199^*$ ) та адитивна ( $r_A = -0,3528^*$ ) кореляції між довжиною колоса батьків і масою 100 зерен з рослини нащадків. Нейтралізацію зазначеної асоціації можливо здійснити через використання доборів або спрямовані насичувальні схрещування.

Середня арифметична кількість квіток у колосі Гном 2 виявила високу стабільність за роки досліджень. Визначені за співвідношенням  $S^2_G$  і  $S^2_P$  коефіцієнти успадковування в широкому розумінні – кількість квіток у колосі становила  $H^2 = 0,5765$ , що майже збіглося з успадковуванням у вузькому розумінні  $h^2 = 0,5694$ . Кількість квіток у колосі визначається переважно адитивними чинниками і таке явище необхідно ефективно використовувати в практичній селекції із залученням донора Гном 2. Кількість квіток у колосі вихідних батьківських рослин виявила пряму адитивну залежність з продуктивною кущистістю ( $r_A = 0,5470^{***}$ ) і масою зерна з рослини нащадків ( $r_A = 0,5174^{***}$ ). Збільшення кількості квіток на одну у батьківському поколінні збільшувало на 0,3969 шт. число продуктивних сте-

белі на 0,3825 г масу зерна з рослини у нащадків. Адитивна кореляція між кількістю квіток у колосі батьків і масою 100 зерен з рослини у нащадків виявилася оберненою ( $r_G = -0,6044^{***}$ ). Це означає, що 36,5% батьківських рослин з довшим колосом утворювали дрібніше зерно у прямих нащадків. Кореляція між масою 100 зерен з батьківських рослин і кількістю квіток у колосі нащадків була також оберненою ( $r_G = -0,4213^{**}$ ). Це означає, що збільшення великозернистості у батьківському поколінні в 17,7% випадків зумовлювало зменшення чисельності зерен у колосі нащадків. Враховуючи, що на 12–19% рослин у батьківському поколінні впливав небажаний ефект плейотропії, застосування інтенсивного добору за одночасного поєднання кількості зерен у колосі з його великозернистістю впродовж низки поколінь дасть можливість «розірвати» селекційно небажану генетичну кореляцію в жита Гном 2.

Кількість зерен у колосі значною мірою залежить від генетичної детермінації ознаки, а також від умов середовища, які складаються під час онтогенезу рослини. Генетико-статистичні параметри кількості зерен у колосі неадекватні попередньо аналізованим довжині та кількості квіток у колосі. Коефіцієнт успадкування кількості зерен у колосі жита Гном 2 у широкому розумінні виявився помірним за величиною ( $H^2 = 0,4374$ ), але понад 56% загальної фенотипічної мінливості ознаки залежить від умов середовища. Адитивна компонента кількості зерен у колосі виявилася мізерною. Успадкування озерненості колоса в жита Гном 2 у широкому і вузькому розумінні надзвичайно низьке. Виходячи із зазначених генетичних параметрів, збільшення кількості зерен та озерненості колоса донора короткостеблості Гном 2, стратегія селекції зазначених ознак має бути спрямована на використання ефекту гетерозису з одночасним покра-

щенням агротехнічних умов вирощування жита.

Величини успадкування в широкому ( $H^2 = 0,1808$ ) та вузькому ( $h^2 = 0,1185$ ) розумінні показали неістотність генетичної детермінації щільності колоса. За використання в селекційних програмах донора короткостеблості жита Гном 2 бажано до схрещувань залучати зразки з генетичною вираженістю більшої довжини колоса, оскільки адитивні та неадитивні компоненти генетичної варіанси у цієї ознаки вичерпані і в популяцію спрямованим схрещуванням необхідно вводити новий склад генів. У результаті кон'югації хромосом в  $F_1$ , у другому поколінні з'являються рослини з бажаним поєднанням короткостеблості та довжини колоса.

Від умов середовища істотно залежить маса зерна з колоса, яка передбачає основні складові – кількість зерен у колосі і великозернистість. Селекція на підвищення маси зерна з колоса жита озимого – надзвичайно актуальне і генетично складне завдання. Під час створення донора Гном 2 основна увага зосереджувалася на короткостеблості. Проводити споріднену селекцію одночасно на обидві ознаки у цього зразка недоцільно, оскільки виникне необхідність аналізувати великі обсяги популяції рослин і витрати праці. Застосовано стратегію односпрямованого добору, щоб у майбутньому провести конвергентні схрещування і поєднати в одному генотипі короткостеблості і високу масу зерна з колоса. Генетичний коефіцієнт варіювання маси зерна з колоса ( $V_G = 18,96\%$ ) майже вдвічі нижчий від фенотипічного ( $V_P = 37,02\%$ ) – решта мінливості ( $V_E = 18,06\%$ ) спричинена умовами зовнішнього середовища. На фоні мінливих умов середовища практично неможливо визначити генотипну складову вияву маси зерна з колоса. Успадкування маси зерна з колоса в широкому розумінні низьке ( $H^2 = 0,1078$ ). Прямий добір

та ефект гетерозису в донора Гном 2 використати надзвичайно проблематично.

Маса зерна з рослини – складна агрономічна ознака. Генетика успадкування маси зерна з рослини дуже залежить від її складових. Параметри успадкування маси зерна з рослини нового донора короткостеблості Гном 2 низькі –  $H^2 = 0,1390$ . Успадкування у вузькому розумінні загалом становило мізерну величину –  $h^2 = 0,0092$ . Генетичну мінливість маси зерна з рослини визначити в експерименті буває надзвичайно складно – іноді кореляції між батьками і нащадками бувають низькими, а іноді взагалі негативними (оберненими). Масу зерна з рослини в селекції жита озимого Гном 2 можна поліпшувати використанням прямої генетичної кореляції ( $r_G = 0,3443^*$ ) з продуктивною кущистістю батьків. Опосередковано можна використовувати ефект гетерозису продуктивної кущистості нащадків, який тісно пов'язаний з масою зерна з рослини батьків.

Маса 100 зерен з рослини донора короткостеблості Гном 2 порівняно з кращими селекційними зразками дуже низька ( $\bar{X} = 2,42$  г). Фенотипічний коефіцієнт мінливості маси 100 зерен ( $V_P = 15,73\%$ ) майже вдвічі більший від генетичного ( $V_G = 8,68\%$ ). Успадкування у вузькому розумінні ( $h^2 = 0,5360$ ) досить високе, щоб проводити прямий добір. Для досягнення бажаної величини зерна у донора Гном 2 через прямий добір необхідно багато часу. Подолання генетично зумовленої перешкоди також потребує значних витрат часу, тому вважаємо за доцільне проводити насичувальні схрещування великозернистих зразків з новим донором короткостеблості. Поєднання згаданих ознак у таких схрещуваннях є ефективним.

**Висновки.** Стабілізаційним (доцентровим) добром був створений донор короткостеблості жита озимого (*Secale cereale* L.) з висотою рос-



лин 50–60 см. Висота рослин зберігала симетричність кривої розподілу і скупчення частот у центральних класах (позитивний ексцес). Вперше було запропоновано символіку нового алеля гена короткостеблості Hl-2Hl-2 і назву донора Гном 2 (Gnome 2). Упродовж 27 років стабілізаційного добору 57% загальної генетичної мінливості висоти рослин було зумовлено адитивними генами, що доступні для прямого добору за фенотипом, а 43% доміантними та епістатичними чинниками, що спричиняють ефект вияву гетерозису. У донора Гном 2 встановлено прямі генетичні кореляції висоти рослин з кількістю квіток у колосі, довжиною колоса, масою зерна з рослини, масою 100 зерен з рослини; обернені – зі щільністю колоса та масою зерна з колоса. Висота вихідних батьківських рослин виявила пряму адитивну кореляцію з кількістю квіток у колосі та обернену –

зі щільністю колоса. Адитивний компонент кореляції безпосередньо засвідчує «істинний» вплив батьківських рослин на вияв згаданих ознак у прямих нащадків. Продуктивна куцистість батьківських рослин, маса зерна з рослини прямо, а великозернистість (маса 100 зерен) обернено впливали на висоту рослин нащадків. Прямі адитивні кореляції висоти рослин для практичної селекції небажані, оскільки опосередковано знижують складові продуктивності. Обернена адитивна кореляція висоти батьківських рослин і маси 100 зерен з рослини нащадків зумовлена плейотропним ефектом дії генів, що дає можливість поєднання бажаних ознак в одному генотипі.

Продуктивна куцистість на 54% зумовлена загальними генетичними чинниками, з них, зокрема, на 30% – адитивними, а на 24% – неадитивними чинниками. Концеп-

цією генетичного вдосконалення продуктивної куцистості жита Гном 2 передбачається використання адитивного ефекту спрямованим добором, а також застосуванням селекційних способів для опанування ефекту гетерозису, зумовленого генами доміантної та епістатичної дії. За парадигмою селекції необхідно одночасно проводити добір генотипів з прямим випробуванням результатів добору за нащадками і паралельно створювати інбредні лінії з наступним їх комбінуванням та оцінкою ЗКЗ і СКЗ за продуктивної куцистості. Необхідно також враховувати, що продуктивна куцистість істотно залежить від умов зовнішнього середовища, яке вносить суттєві корективи в реалізацію потенціалу продуктивності, тому актуальним залишається поліпшення агротехнічних умов, спрямованих на збільшення вияву цієї ознаки.

#### ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Жученко, А. А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбинация, агробиоценоз.) А. А. Жученко. – Кишинев: «Штиинца», 1980, – 352 с.
2. Donald, C. M. The breeding of ideatypes. *Euphytica*, 1968, 17, 85, p. 403.
3. Скорик, В. В. Селекція жита (*Secale cereale* L.) на підвищену фотосинтетичну активність листя. / Вікт. В. Скорик, Волод. В. Скорик, Н. В. Симоненко [та інші]. Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. – К., 2009. – № 1 (9), С. 19–25.
4. Скорик, В. В. Селекція жита (*Secale cereale* L.) на потужність кореневої системи. / Вікт. В. Скорик, Волод. В. Скорик, Н. В. Симоненко [та інші]. Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. – К., 2009. – № 1 (9), С. 3–11.
5. Скорик, В. В. Донор короткостеблості жита озимого (*Secale cereale* L.) Гном 3. / В. В. Скорик. Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. – К., 2011. – № 1 (13), С. 4–11.
6. Скорик, В. В. Варьирование и наследуемость признаков иммунной к мучнистой росе популяции озимой ржи. / В. В. Скорик, В. И. Москалец. Селекция и семеноводство. – К., 1983. – Вып. 55. – С. 15–21.
7. Скорик, В. В. Генетические взаимосвязи признаков при селекции короткостебельной озимой ржи на высокую урожайность. / В. В. Скорик // Вестник с.-х. науки. – 1988, № 4 (380). – С. 46–52.
8. Скорик, В. В. Эффективность отбора по крупности зерна у озимой ржи. / В. В. Скорик. // Селекция и семеноводство. – К.: Урожай, 1975. – Вып. 31. – С. 6–14.
9. Меркурьева, Е. К. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. / Е. К. Меркурьева. – М.: Колос, 1970. – С. 123.
10. Меркурьева, Е. К. Генетика. / Е. К. Меркурьева. – М.: Агропромиздат. 1991. – С. 207.
11. Рокицкий, П. Ф. Введение в статистическую генетику. / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Высшэйшая школа, 1974. – 448 с.
12. Шталь, В. Популяционная генетика для животноводов-селекционеров. / В. Шталь, Д. Раш, Р. Шиллер, Я. Вахал. – М.: Колос, 1973. – 439 с.
13. Константинов, А. В. Общая цитология. / А. В. Константинов. – Минск: Высшэйшая школа, 1968. – 174 с.
14. Лобашов, М. Е. Генетика. / М. Е. Лобашов. – Изд-во Ленинградского университета, 1969. – 496 с.
15. Соболев, Н. А. Генетическая гетерогенность популяции. / Н. А. Соболев. // Сб. Генетика зернобобовых культур. – Орел, 1972. – 56 с.
16. Майо, О. Теоретические основы селекции растений. / О. Майо. // Пер. с англ. В. В. Иноземцева, А. А. Наумова; Под ред. и с предисл. Ю. Л. Гузова. – М.: Колос, 1994. – 295 с.
17. Bunyak, O. Evaluation of short-strawed winter rye hybrids controlled by dominant gen Hl of new donors. / O. Bunyak, V. Skoryk. International Symposium on Rye Breeding & Genetics. – Minsk, Belarus, 29 June – 2 July 2010, p. 54.
18. Шмальц, Х. Селекция растений. / Х. Шмальц. – М.: Колос, 1973. – 113 с.
19. Мережко, А. Ф. Проблема доноров в селекции растений. / А. Ф. Мережко. Санкт-Петербург, 1994. – 127 с.
20. Galton, F. Natural inheritance. / F. Galton. MacMillan, London, 1889, p. 28.