

**В.В. Скорик,**

доктор сільськогосподарських наук

Носівська селекційно-дослідна станція Інституту мікробіології і агропромислового виробництва НААН

УДК 631.526.633:14:324

## Результати тривалого спрямованого добору на короткостеблість жита озимого (*Secale cereale* L.)

Наведено динаміку генетичного зниження висоти жита F3к-10029 / Саратовське 4 протягом 1974–2012 рр. добором найкороткостебліших рослин. За 38 років добору найкороткостебліших генотипів висота рослин зменшилася з 119,33 см до 21 см. Спрямованим добором у мінус напрямку зменшено висоту рослин у 5,7 рази на фоні прояву домінантного гена Hl. У середньому висота рослин протягом 38 циклів добору зменшувалася на 2,69 см, але відбувалося це нерівномірно. Створено новий креативний донор ультракороткостеблості жита озимого Гном 3 з символікою алелів Hl-3Hl-3. Визначено відносний вплив на ефективність мінус добору за висотою рослин селекційного диференціалу (38,00%) і коефіцієнта успадковування в вузькому розумінні (14,56%). Реалізована ефективність добору за зниження висоти рослин жита озимого у 72,08% випадків відповідала прогнозованому ефекту селекції. Проведено аналіз генетико-статистичних кластерів 11 середніх утилітарних ознак ультракороткостеблого жита Гном 3 за 1974–2012 рр.

### Ключові слова:

жито озиме, короткостеблість, донор ультракороткостеблості Гном 3, ефективність добору, кластери, успадковування.

**Вступ.** Майбутнє селекції – у всебічній оцінці та науково обґрунтованому використанні різноманітного вихідного матеріалу [1]. Впевнено прогнозувати селекційну цінність будь-якої вихідної батьківської форми можна лише тоді, 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 найважливіше значення в формуванні бажаної ознаки. Актуальними залишаються розширення і поглиблення досліджень, які спрямовані на вдосконалення методів пошуку, створення й використання донорів селекційно цінних ознак жита озимого. Динамічне залучення в селекційний

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, якість зерна, імунітет, толерантність до враження грибковими хворобами [2]. Селекціонери обмежені жорсткими вимогами ринку, яким потрібний вихідний матеріал, який давав би можливість отримувати бажані результати з найменшими витратами часу, праці та ресурсів. Розподіл виділених за фенотипом зразків у групи, що різняться за селекційною цінністю, дали можливість сформулювати А.Ф. Меррежко [3] чіткі критерії для визначення уявлення «джерело» і «донор». Джерелами називають виділені за фенотипом зразки

рослин із потрібними селекційно-неру значеннями будь-якої цінної ознаки, що належить до вирощуваних або споріднених видів культурних рослин. До донорів віднесено генетично вивчені джерела, які легко схрещуються з бажаними зразками й утворюють фертильних нащадків, достатньо універсальні та 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 мають бути генетичні характеристики, за якими можна прогнозувати результати їхнього використання в селекції.

Світова практика селекції основним засобом боротьби з виляганням зернових культур обрала створення короткостебло-

вих сортів. У 1967 р. у Всеросійському інституті рослинництва (ВІР) виявлено та запропоновано для селекції нові короткостеблові форми жита озимого – природний мутант ЕМ-1 і генотипи з зразка місцевого болгарського жита (к-10028), у яких короткостеблність обумовлена одним геном-супресором у гомозиготному (ННН) і гетерозиготному стані (Ннн) по домінантній алелі [4]. На основі донора домінантної короткостеблності створено понад три десятки сортів жита в Україні, Російській Федерації та Білорусі. За висоти стебла менше 120 см такі сорти здатні формувати врожай зерна до 7–8 т/га. Для створення сортів, гетерозисних синтетиків і гібридів із урожайністю більше 10 т/га необхідні стійкіші до вилягання короткостеблові донори жита озимого.

**Матеріали та методи дослідження.** З 1974 р. на Носівській селекційно-дослідній станції проводиться експеримент на зменшення висоти рослин жита озимого подібно класичному добору на Іллінойській станції на високий і низький уміст білка та олії в кукурудзи, започаткованого Хопкінсом у 1896 р. [5, 6, 7]. На відміну від нього, в жита проводили спрямовану селекцію на зниження висоти рослин. Добір на збільшення висоти не представляє інтересу для практичної селекції.

Гомозиготацію за домінантним геном короткостеблності НН- проводили вибраковуванням перед квітуванням рослин з генотипом ннн схрещування F<sub>3</sub>к-10028/Саратовське 4 і наступним спрямованим добором найкороткостеблліших рослин. Починаючи з F<sub>5</sub> до квітування повністю вибраковували сім'ї, в яких проявлялися хоча б окремі рослини з генотипом ннн. Інтенсивним добором у F<sub>8</sub> високо-

рослі рослини з популяції були остаточно витіснені.

Інтенсивність добору визначали селекційним диференціалом, який представляв різницю між фенотипічною 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 за висотою рослин.

Загальне рівняння між зрушенням добору і селекційним диференціалом з урахуванням коефіцієнта успадкованості у вузькому розумінні визначали як  $R = h^2 S_d$ . Коректність використання такого алгоритму проведено з дотриманням обмежень передбачених подібністю між батьками і нащадками, зумовленими причинами спадкового характеру, фенотипові значення висоти рослин корелятивно не пов'язані з життєздатністю та фертильністю, в межах популяції дотримувалися умови панміксії [8].

Спрямованим рекурентним добором найкороткостеблліших рослин за 38 генерацій створено новий донор ультракороткостеблності Гном 3. У кожному циклі спрямованих доборів визначали генетико-статистичні параметри за ознаками висоти рослин (1), продуктивної кущистості (2), довжини колоса (3), кількості квіток (4) і зерен у колосі (5), озерненості колоса (6), щільності колоса (7), масі зерна з колоса (8), масі зерна з рослини (9), масі 100 зерен з рослини (10) і кількості зародкових корінців (11). Спорідненість варіювання ознак визначалася за коефіцієнтом кореляції. Кореляції між ознаками в одному поколінні визначали як фенотипові ( $r_p$ ), між батьками і нащадками – як генотипові адитивні кореляції ( $r_A$ ). Визначення загальної генотипової кореляції ( $r_G$ ) здійснюва-

ли за формулою Хейзеля [8, 9]. Для проведення комплексної оцінки кореляцій між середніми висоти рослин за 38 років спрямованих доборів використовували метод кореляційних плеяд [10–117] або кластерів [18]. Метод плеяд (кластерів) передбачає побудову кореляційних циліндрів і аналіз зв'язків на різних рівнях вірогідності. Графічне зображення асоціацій у вигляді розрізаних кореляційних кілець значно полегшує аналіз, порівняно з табличним викладенням експериментального матеріалу.

#### Результати та обговорення.

На рис. 1 наведено динаміку зниження висоти жита озимого F<sub>3</sub>к-10028/Саратовське 4 з 1974 по 2012 рр. у результаті спрямованих інтенсивних доборів найкороткостеблліших рослин. В F<sub>3</sub> відібрано 466 короткостеблових рослин з домінантним геном НН- у гомо- або гетерозиготному стані. Висота рослин вихідної популяції виявила широкий діапазон мінливості (lim = 89–45 см), крайні варіанти якого виходили за межі трьох стандартних відхилень у плюс і мінус напрямках від середньої арифметичної. З проаналізованих за висотою й 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 збільшувалася концентрація бажаних адитивних генів короткостеблності і зменшувалася – генів високостеблності. У 1975 р. середня висота сімей короткостеблних рослин виявилася на рівні 91,11 см, що на 28,22 см

(23%) нижче середньої вихідної популяції в 1974 р. З 1231 індивідуально проаналізованих, 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 з 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 на 27,75 см (23,26%). У четвертому циклі спрямованим добром 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 відібрана 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. у генерації F<sub>8</sub> після 5 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 перезапилення відбувалося виключно в межах константних нащадків (сімей) за проявом ознаки короткостеблості. В популяції залишилися тільки рослини з генотипом HlHl. Рослини з генотипом HlHl з популяції були остаточно витіснені сімейним добром 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 селек-

ції. Незважаючи на потужний тиск добору в мінус напрямку довжина стебла в нащадків у третьому, п'ятому, сьомому і дев'ятому поколіннях схилилася до прояву вищого рівня висоти рослин у межах гомозиготної за геном HlHl субпопуляції. Відбувалася своєрідна протидія спрямованому добору [19, 20, 21]. Системно проводили добір найкороткостебловіших рослин, середня висота яких становила в 1980 р. 71,58 см. Селекційний диференціал становив 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 становив 29,81 см, що відповідало 3,53 одиниць 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 добром 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 сьомому циклі. В усіх сім'ях проявилися рослини з не-



Рис. 1. Динаміка зниження висоти рослин жита озимого F3к-10028/ Саратовське 4 з 1974 по 20102 рр. По вертикалі – висота рослин, см; горизонталі – роки досліджень.

звичайним коротким стеблом. Колос у ультракороткостеблових рослин виявився щільним, а останнє підколосове міжвузля утворювалося настільки коротким, що колос часто не повністю виходив з піхви листа. В дев'ятому циклі тиск добору на короткостеблість свідомо знижено. У цій генерації приділена особлива 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 становило мінус 3,19S. Крива розподілу висоти рослин залишалася асиметричною, як у минулому році. Від спрямованого селекційного тиску середня висота рослин жита озимого в 1984 р. знизилася до 59,90 см. За десять генерацій 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 напрямку не перевищувала середню на +3S, але розподіл у мінус напрямку 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 була в попередніх поколіннях.

Під урожай 1986 р. з 605 проаналізованих відібрано 29 (4,79%) найкороткостебловіших рослин, середня яких становила 46,83 см. Селекційний диференціал склав 13,57 см (2,0S). З 29 сімей проаналізована 401 рослина, середня висота яких дорівнювала 56,76 см. Ефективність добору в 1985 р. становила 3,14 см

за генерацію. Крайні варіанти розподілу висоти рослин не виходили за межі нормального розподілу.

У дванадцятому циклі рекурентної селекції проведено меншінтенсивний добір (11,22%). Мета зменшення тиску добору полягала в генетичній стабілізації популяції за висотою рослин на досягнутому рівні, а основна увага приділена селекції на складові елементи врожайності. Перед квітуванням видаляли рослини, які не задовольняли бажаному рівню складових селекційних ознак. Сформована субпопуляція з 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 поступово набула нормального вигляду. З проаналізованих у 1986 р. 601 рослин відібрано 60 найкороткостеблівіших ( $lim = 25-42$  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 38 генерацій у цій публікації вважаємо недоцільним. У кожному циклі селекції в субпопуляції залишали достатню чисельність особин для панміктичного переzapилення. Метою спрямованої селекції найкороткостебловіших рослин було прогнозоване створення нового донора, що визначає висоту рослин оптимально, уникаючи генетично непоправних втрат цінних ознак.

За 38 років селекції найкороткостебловіших генотипів популяції F<sub>3</sub>k-10028/Саратовське 4 висота рослин з 119,33 см у 1974 р.

зменшилася до 21 см у 2012 р, що в абсолютному значенні становить 98,33 см. Спрямованим рекурентним добром у мінус напрямку за 38 циклів удалося в 5,68 рази зменшити висоту стебла жита озимого на фоні прояву домінантного гена короткостеблості H1. Висота за добору найкороткостеблівіших рослин у популяції щорічно в середньому зменшувалася на 2,58 см, але проходило це зниження нерівномірно. У третьому, п'ятому, сьомому і дев'ятому циклах інтенсивного спрямованого негативного добору найкороткостеблівіших рослин спостерігалися риверсії середньої висоти в протилежному напрямку відносно попереднього циклу. Після десятого циклу зниження середньої висоти рослин набуло уповільненого характеру (рис. 1). Протягом тривалої в часі спрямованої селекції відбулася генетична дивергенція висоти рослин, у результаті чого варіаційні ряди штучно створеної субпопуляції і вихідної контрольної популяції, де такого спрямованого добору не проводили, не перетинаються між собою.

Припускаємо, що кількість локусів гена H1 у вихідній популяції F<sub>3</sub>k-10028/Саратовське 4 було представлено не одним алелем. Під дією спрямованого добору відбувалася поступова заміна одних алелів за рахунок інших. У 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, за якого з обмеженої кількості родоначальних особин виникла нова субпопуляція. Чисельність вихідних батьківських рослин у субпопуляції була обмеженою і вона пройшла період «пляшкової шийки» [5]. Водночас, коли популяція проходила період «пляшкової шийки», в ній істотно змінювалися частоти генів, і ці зміни закріпилися штучним добром протягом послідовних поколінь. Відбувалося поступове диференційоване відтворення генетичних варіантів ультракороткостеблності рослин, а це фактично означало, що носії таких форм жита отримували більше шансів залишити нащадків. Спрямованим добром за період 1974–2012 рр. створено новий донор домінантної короткостеблності жита озимого Гном 3 (Gnome 3) з символікою домінантних алелів HI-3HI-3. Зниження висоти стебла в популяції відбувалося під тиском інтенсивного штучного добору протягом тривалого часу завдяки використанню генів з проявом адитивного ефекту [17, 18, 19]. В дискусії на міжнародному симпозіумі EUCARPIA (Мінськ, 29.06–02.07. 2008) з оригінатором донора домінантної короткостеблності НІНІ В. Д. Кобилянським ми спільно дійшли висновку щодо виявлення нового домінантного алеля гена короткостеблності.

Багаторазовий спрямований добір призвів до появи раніше не відомих ультракороткостеблових форм жита озимого, в яких зустрічаються рослини з висотою 7–15 см. (екстремум – крайній вираз ознаки). Подальший добір у напрямку зменшення висоти рослин жита озимого на цьому етапі селекційного використання вважаємо недоцільним.

У рослин донора Гном 3 відбулося істотне вкорочення кож-

Таблиця 1  
**Генетико-статистичні параметри кількісних ознак донора ультракороткостеблності жита озимого Гном 3 по середніх за 1974–2012 рр.**

Ознаки	$\bar{X} \pm s_x$	$S \pm s_s$	$V \pm s_v$	lim
Висота рослин, см	25,37±3,51	17,40±3,19	68,58±6,55	21-119
Продуктивна куцтість, 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
Кількість квіток у колосі, шт	57,16±1,00	6,12±0,71	10,71±1,24	47-70
Кількість 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, шт	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 - 14,1
Маса 100 зерен з рослини, г	2,30±0,08	0,52±0,06	22,61±2,63	1,6-3,6
Кількість зародкових корінців, шт	3,49±0,07	0,41±0,01	11,74±1,37	2,7-4,9

ного з п'яти міжвузолів, за якого приблизно четверта частина колосу весняного утворення не завжди встигає виходити з піхви листка у фазу колосіння. Цитологічні дослідження чисельності і морфології хромосом у анафазі другого мейотичного поділу чоловічого гаметофіту таких рослин не виявили істотного збільшення аномалій, порівняно з контрольною популяцією.

В ультракороткостеблових рослин істотно змінилася архітектура будови стебла, листка і розвитку кореневої системи. Листкова пластинка жита Гном 3 стала значно коротшою за довжиною. Кут відходження листка від стебла став гострим (12–15°). Багаторічне спрямоване селекційне скорочення стебла обумовило значні зміни форми будови куца. 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 куц, 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 [21–28]. Будова куца, стебла і листкової пластинки успішно сприяє пригніченню бур'янів. При схрещуванні особливості куцення, розвитку стебла і листя жита Гном 3 передаються нащадкам за домінантним типом.

Результат (ефективність) добору, або зрушення за умов добору оцінювали за різницею між середньою фенотипічною висотою в батьківському поколінні до добору і висотою рослин у отриманих нащадків [19]. Зазвичай результат (ефективність) добору позначали літерою R.

У багаторічному досліді на зменшення висоти рослин жита кожного року обраховували коефіцієнти успадкування, селекційні диференціали, прогнозовані (теоретичні) результати добору ( $R_T$ ). За фактичними результатами добору ( $R_F$ ) визначали реалізовані коефіцієнти успадкування і порівнювали 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 найважливіших

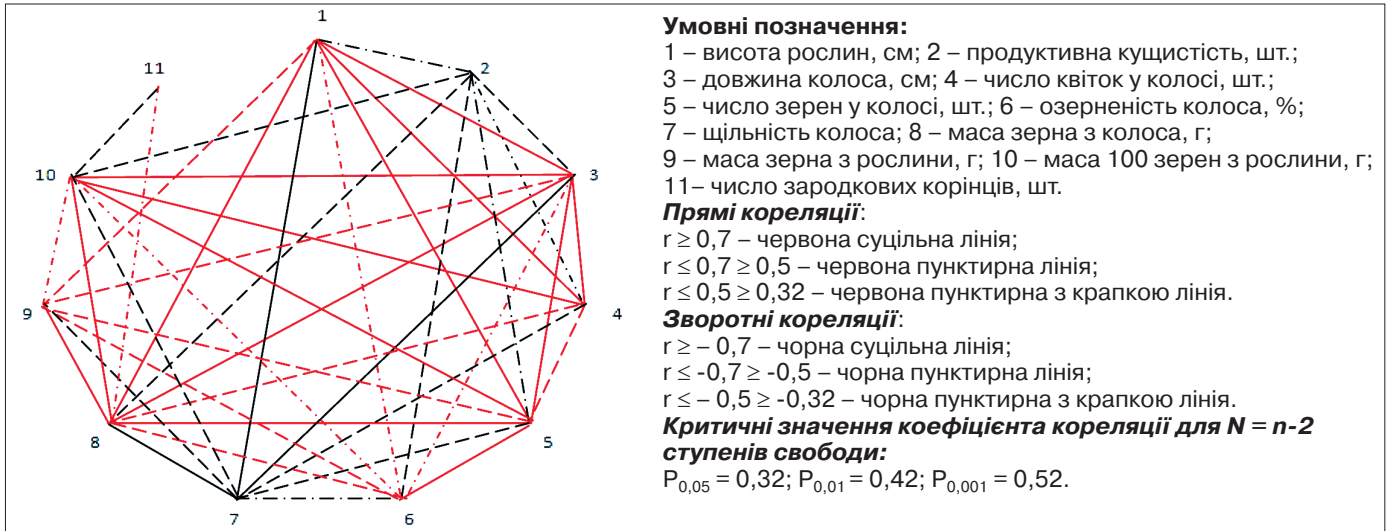


Рис. 2. Кореляційні плеяди (кластери) середніх ознак донора ультракороткостеблості жита озимого Гном 3 у 1974–2012 рр.

показників оцінки добору, тому доцільно встановити його відносний вплив на реалізовану ефективність прямого добору за умов зменшення висоти рослин жита озимого. За 38 років кореляція між величиною селекційного диференціалу ( $S_d$ ) і ефективністю добору ( $R_F$ ) становила  $0,6165^{***}$ . Результат добору на 38% зумовлений величиною застосовуваного селекційного диференціалу в попередньому поколінні при зменшенні висоти рослин. Кореляція між обчисленим коефіцієнтом успадкування ( $h^2$ ) у минулому і фактичним результатом добору ( $R_F$ ) в поточному році дорівнювала  $0,3816^*$ . Ефективність селекції на 14,56% зумовлена коефіцієнтом успадкування в вузькому розумінні. Результативність селекції, в нашому випадку, істотніше залежала від інтенсивності добору, ніж від коефіцієнта успадкування висоти рослин. Прогнозований ( $R_F$ ) 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 прогнозований результативності селек-

ції. За генетико-статистичними параметрами успадкування у вузькому розумінні і величиною селекційного диференціалу за умов зниження 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 1974-2012 рр. наведено в табл. 1. Вихідними даними нами використано середні ознаки нащадків за кожен з 38 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 21 см у 2012 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. В результаті генетичного зменшення висоти рослин жита

у 5,4 рази, паралельно зменшився розмах мінливості маси зерна з колоса в 8,5, а продуктивної кущистості у 4,7 рази. Відбувалися споріднені зміни середніх ознак залежно від варіювання середньої висоти рослин за 38 років спрямованих доборів (рис. 2).

Висота рослин (1) проявила обернену невисоку кореляцію з продуктивною кущистістю (2) і високу з щільністю колоса (7). Зменшення висоти рослин (1) за роки досліджень призвело до збільшення продуктивної кущистості (2) і щільності колоса (7). Спрямоване зниження висоти рослин (1) обумовило паралельне зменшення довжини (3), кількості квіток (4), зерен (5), озерненості (6), маси зерна з колоса (8) та з рослини (9). Висота рослин (1) донора ультракороткостеблості Гном 3 утворює пряму кореляційну плеяду з вісьмома ( $n_r = 8$ ,  $r_n = 0,3718^*$ ), а опосередковану з усіма утилітарними ознаками, які визначалися в експерименті (рис. 2).

Продуктивна кущистість (2) донора Гном 3 утворювала обернену кореляційну плеяду (кластер) потужністю  $n_r = 7$  і міцністю  $r_n = -0,4773^{**}$ . Оптимізація продуктивної кущистості доно-

ра ультракороткостеблості Гном 3 селекційно актуальна. При залученні до гібридизації донора Гном 3 необхідно в гібридних популяціях проводити добори на оптимальну кількість продуктивних стебел і уникати надлишкової кущистості відібраних рослин. Середня довжина колоса (3) донора Гном 3 протягом 38 років утворювала кластер з потужністю  $n_r = 9$ , міцністю  $r_n = 0,3745^*$ . Кількість квіток у колосі (4) Гном 3 формувало пляду ознак потужністю  $n_r = 7$ ,  $r_n = 0,3681^*$ ; кількість 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 селекційних програм з використанням схрещувань, необхідно за материнську форму підбирати зразки з високою кількістю 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) –  $n_r = 9$ ,  $r_n = 0,3388^*$ . Найпотужнішу пляду кількісних ознак утворювала маса зерна з колоса (8) –  $n_r = 10$  з міцністю  $r_n = 0,3758^*$ . Ознаки продуктивності рослин жита Гном 3 зумовлені значною кількістю складових, тому генетичне покращення їх у нащадків схрещуванням потребує застосування витончених селекційних прийомів. Найслабкіший кластер формувала кількість 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 і опосередковані корельовані реакції на спрямований добір й істотно впливають на значення всіх урахованих ознак. Відокремлено проявляється ознака «кількість зародкових корінців», яка зумовлена невисокими кореляціями з масою зерна з колоса (8) і масою 100 зерен з рослини (10). Високих прямих зв'язків кількості зародкових корінців із досліджуваними ознаками в експерименті не виявлено, але згідно величини 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 [29]. 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 інтуїція, коректність, послідовність наполегливість, проведення до-

сліджень у часі та просторі (селекція – мистецтво!) – необхідна умова створення донорів бажаних селекційних ознак у майбутньому. Майо [30] вказував, що селекціонеру «необхідно чітко уявити ідеал бажаного сорту, ще до того, як зроблена будь-яка спроба проведення селекції». Навіть у наші дні селекцію рослин неможна назвати точною наукою, хоча необхідно робити спроби 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 F<sub>3</sub>k-10028/Саратовське 4 з 1974 по 2012 рр. на Носівській селекційно-дослідній станції спрямованими доборами на короткостеблість створено новий креативний донор ультракороткостеблості Гном 3 з середньою висотою рослин 21 см. За 38 циклів спрямованих доборів висоту рослин жита зменшено у 5,7 рази. Вперше запропонована символіка домінуючих алелів генів ультракороткостеблості в гомозиготному стані H1-3H1-3. Визначено відносний вплив на ефективність мінус добору за висотою рослин селекційного диференціалу (38,00%) і коефіцієнта успадкування в вузькому розумінні (14,56%). Реалізована ефективність добору при зниженні висоти рослин жита озимого у 72,08% випадків відповідала прогнозованій результативності селекції. Наведено генетико-статистичні характеристики середніх, кластерний аналіз 11 утилітарних ознак і запропоновано генетичну концепцію використання.

## ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Жуковский, П.М. Культурные растения и их сородичи / П.М. Жуковский. – Ленинград: Изд-во Колос, 1971. – 65 с. – Минск: Беларуская наука, 2009. – 34 с.
2. Мережко, А.Ф. Проблема доноров в селекции растений / А.Ф. Мережко. – СПб, 1994. – 125 с.
3. Кобылянский, В.Д. Рожь. Генетические основы селекции / В.Д. Кобылянский. – М.: Колос, 1982. – 97 с.
4. Айала, Ф. Современная генетика. В трех томах / Ф. Айала, Дж. Кайгер. – М.: Мир, 1987. – 812 с.
5. Бороевич, С. Принципы и методы селекции растений / С. Бороевич. – Москва: Колос, 1984. – 234 с.
6. Dudley J.W., Lambert R.J. / J.W. Dudley, R.J. Lambert // 100 generation of selection for oil and protein in corn. *Plant Breed Rev* (2004). 24:97–110.
7. Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics / D.S. Falconer // Oliver and Boyd. – London and Edinburgh, 1960. – 315 p.
8. Бриггс, Ф. Научные основы селекции растений / Ф. Бриггс, П. Ноулз. – М.: Колос, 1972. 192 с.
9. Терентьев, П.В. Метод корреляционных плеяд / П.В. Терентьев // Вестник Ленинградского университета, 1959. – № 2. – С. 137–141.
10. Терентьев, П.В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд / П.В. Терентьев // Применение математических методов в биологии. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. – № 1. – С. 27–36.
11. Матвиенко, В.С. Фенотипические корреляции озимой пшеницы сорта Безостая 1 / В.С.Матвиенко // Сб. науч. работ аспирантов и молодых ученых. – Краснодар, 1970. – Вып. – С. 21–25.
12. 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.
13. 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, 197. – С. 39–45.
14. Шмидт, В.К. Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки *Odentites Zinn* / В.К. Шмидт // Применение математических методов в биологии : Сб. 2. – Л.: Из-во ЛГУ, 1963. – С. 81–84.
15. Берг, Р.Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор / Р.Л. Берг // Применение математических методов в биологии: Сб.3. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. – С. 23–60.
16. Петрушевская, М.Г. Сравнение групп *Azygina* по морфологическим признакам / М.Г. Петрушевская // Третье совещание по применению математических методов в биологии: Тез. док. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. – С. 61–62.
17. Барон, О.И. Кластерный анализ и его применение (Методы, меры сходства // [www.ni.kpq.ru/konf.doc/doc8.doc](http://www.ni.kpq.ru/konf.doc/doc8.doc).
18. Рок: Высшейшая школа, 1974. – 368 с.
19. Хатт, Ф. Генетика животных / Ф.Хатт. – М., 1969. – 184 с.
20. Гершензон, С.М. Основы современной генетики / С.М. Гершензон. – Киев: Наукова думка, 1983. – 93 с.
21. 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.
22. 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.
23. Тарчевский, И.А. Особенности фотосинтеза сортов яровой пшеницы / И.А. Тарчевский, В.И. Чиков, А.П. Иванова, А.Ю. Сулеманова // Генетика фотосинтеза. – Душанбе: изд-во Дониш, 1977. – С. 234–237.
24. Газиянц, С.М. Генетический анализ фотосинтетической деятельности сортов хлопчатника / С.М. Газиянц // автореф. дисс канд. биол. наук. – Ташкент, 1979. – С. 1–20.
25. Тромпель, А.Ф. Ростовые и фотосинтетические характеристики тетра- и диплоидных сортов озимой ржи различной продуктивности / А.Ф. Тромпель // автореф. дисс.канд. биол. наук. – М., 198. –19 с.
26. Авратощукова, Н. Генетика фотосинтеза / Н. Авратощукова. – М.: Колос, 1980. – 25 с.
27. Рахманкулов, С.Р. Интенсивность работы фотосинтетического аппарата межвидовых гибридов хлопчатника в связи с хозяйственной продуктивности / С.Р. Рахманкулов, С.М. Газиянц // Сельскохозяйственная биология – 1980. – Т. XV. – № 3. – С. 374–378.
28. Уильямс, У. Генетические основы селекции растений / У. Уильямс. – М., 1968. – 221 с.
29. Майо, О. Теоретические основы селекции растений / О.Майо. – М., 1984. – 24,25 с.