

Скорик В.В.

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

УДК 633.14:32:631.527.541(477)

Донор короткостеблості жита озимого (*Secale cereale* L.) Гном 1

Використанням генетичного кластерного аналізу в системі батьки-нащадки протягом 38 поколінь спрямованої селекції на короткостеблість зменшено висоту рослин жита озимого до 90 см з одночасним збільшенням інтегральних складових продуктивності. Спрямований добір за короткостеблістю батьківських рослин проявив плейотропний ефект на збільшення середніх величин продуктивної кущистості, довжини колоса, числа квіток, зерен, озерненості колоса та одночасного зменшення продуктивності колоса, рослини і маси 100 зерен прямих нащадків. Висота рослин донора короткостеблості Гном 1 контролювалася переважно генетичними чинниками й мало залежала від впливу умов середовища.

Добір по крупності зернівки елітних рослин зумовлював генетичне збільшення середньої висоти сімей у наступному поколінні, що не задовольняло вимогам концепції селекції. Тому спрямовані добори за результатами структурного аналізу щорічно проводилися в два етапи. Перший – на виражену короткостеблість, а серед них – на високу масу 100 зерен з рослини та бажаними елементами продуктивності. Створено креативний донор домінантної короткостеблості з висотою стебла до 90 см і масою 100 зерен з рослини понад 4,0 г.

У донора короткостеблості Гном 1 існує істотний резерв загальної генетичної мінливості кількісних ознак, який можна використовувати прямим і опосередкованим добором. За роки досліджень популяція представлена великим обсягом, з метою збільшення можливостей проведення спрямованого добору короткостеблових рослин з поєднанням бажаних складових продуктивності.

Інформативність генетичного адитивного кластерного аналізу висока. Продуктивність рослини надзвичайно складна селекційна ознака, яка включає в себе багато складових компонентів, генетично пов'язаних між собою. Зміна однієї з цих ознак неодмінно зумовлює генетичну зміну інших селекційних ознак. Необхідно чітко ставити мету завдання, методично та генетично коректно використовувати потік інформації.

Ключові слова:

жито озиме, ефективність добору, успадкування, короткостеблість жита, Гном 1, плейотропний ефект, генотипна адитивна кореляція.

Вступ. Вирішення складних проблем початку XXI століття, серед яких найважливіше місце займають питання здоров'я людини, виробництва продуктів харчування, енергетичних ресурсів і охорони довкілля, належить селекції з її потенційними можливостями керування спадковою мінливістю організмів. У майбутньому селекція буде ґрунтуватися на традиційній генетичній концепції. Рушійним засобом виробництва відновлюваної енергії залишається сільське господарство, за рахунок якого людство отримує аб-

солютну прибуткову вартість [1]. Багато дослідників справедливо вказують на істотний розрив між практичною селекцією й агротехнікою культурних рослин, з одного боку, та генетикою, фізіологією, біотехнологією й іншими дисциплінами, з іншого [2, 3, 4]. Модернізація аграрного виробництва викликає необхідність розвитку нових напрямів у селекції рослин узагалі та жита озимого зокрема для створення відповідних інтенсивних сортів і гібридів. Нині глобалізація економіки, жорстка конкуренція на внутрішньому та світових про-

довольчих ринках, мінімізація ресурсів на наукові дослідження, системна криза й обскурантизм у державному секторі економіки України – лише деякі причини відставання виробництва і селекції жита озимого.

Встановлення закономірностей формування врожаїв залежно від генотипу та динамічних мінливих чинників зовнішнього середовища – основа для синтезу нових сортів і технологій. Найперспективніший напрям селекційної роботи з житом – отримання нових цінних вихідних форм на основі істотної мор-

фологічної зміни рослини, якому сучасність не приділяє достатньої уваги. Зміна архітекtonіки рослини має супроводжуватися не лише збільшенням потенційної та реальної врожайності, але й збільшенням або збереженням її стійкості до несприятливих чинників середовища. Останнє – надто складна проблема, оскільки ці особливості важко сполучати в одному генотипі [5, 6, 7].

Перед селекціонерами жита постійно стоїть завдання – поєднати в одному сорті ознаки продуктивності, стійкості до вилягання і хвороб та якості продукції. Опрацьована доктрина селекції передбачає як мінімум три умови селекційного поліпшення жита: а) наявність необхідного вихідного матеріалу; б) концепцію коректного його генетичного використання; в) стратегію отримання та закріплення бажаних результатів.

Вирішення завдань генетичного вдосконалення жита потребувало поетапної селекції за окремими напрямками. Покращення результуючої ознаки виявилось простіше зробити добором лише за однією з компонентних характеристик. Одночасне поліпшення двох і більше компонентних ознак ускладнювало проблему. Селекційна робота з житом озимим – умовлена наявністю вихідного матеріалу, застосовуваними методами та вирішуваними завданнями.

Істотних успіхів досягли селекціонери з упровадження сортів зі зміненою архітектурою рослин (пшениця, рис, кукурудза, соняшник, буряк, квасоля та інші). Для селекціонерів жита озимого ефективною виявилася домінантна моногенна короткостеблість, яка скорочує висоту рослин на 40%, і проявляє широкий позитивний плейотропний ефект – збільшення продуктивної кущистості, довжини коло-

са, числа квіток і зерен у колосі, потужності кореневої системи, площі листової поверхні, що в цілому спричиняє збільшення потенціалу продуктивності рослин [8]. Рослини з проявом короткостеблових маркерних генів ННН послужили генетичним ресурсом для створення невилігаючих сортів.

На початкових етапах нашої роботи (1970–1980 рр.) парадигмою селекції жита передбачалося створення сортів з високою врожайністю та стійкістю проти вилягання. Для цього використано домінантний ген короткостеблості НН від донорів к-10028 і ЕМ-1 [8]. Разом з тим, селекція на стійкість проти вилягання з використанням указаних донорів викликала багато труднощів. Знизився рівень стійкості проти шкочинних хвороб – борошнистої роси, бурої листової та стеблової іржі, кореневих гнилей, снігової плісняви гібридних рослин. Домінантно короткостеблові рослини жита визначалися дрібним зерном, низькою озерненістю колоса, нерівномірністю та неодноразовістю квітання головних і додаткових стебел, збільшенням тривалості вегетаційного періоду, надмірною кущистістю, схильністю до хвороб тощо. Стримуючим чинником використання домінантної короткостеблості для багатьох селекціонерів виявилася гомозиготність продуктів схрещування на заключних етапах селекції. Застосування негативної браковки гомозиготних високорослих форм з гібридної популяції не спричиняло бажаного успіху через присутність і неможливість відрізнити рослини з домінантною гомозиготою від гетерозиготи. Багато західноєвропейських селекціонерів розчарувалися в доцільності використання домінантної короткостеблості жита, переважно

через проблему остаточної гомозиготності короткостеблових генотипів.

Вивчення росту, розвитку та конкуренції у рослин привело нас до опрацювання ідеатипу (*ideatype*) жита, що вирощується у сприятливих умовах за безпечення рослин вологою та поживними речовинами. Такий ідеатип мусить мати коротке потужне міцне стебло (до 100 см); п'ять із зростаючою потужністю знизу вгору листків з кутом відходження стебла на 15–20° [9]; довгий виповнений колос «петкуського» типу з чотирирядним розміщенням крупних зерен [10]; рівномірні довгі вустюки; вісім–десять розвинутих з осені сланких стебел, які весною набувають вертикального напрямку з високим співвідношенням первинних (6–8 шт) [11] і вторинних коренів. Ідеатип передбачає високу конкурентну здатність з бур'янами, високу продуктивність колоса та рослин, задовольнятися помірною нормою висіву насіння (2,0–2,5 млн/га).

Для виконання поставленого завдання необхідно було мати відповідний вихідний матеріал. Конструювання вищезгаданого ідеального типу рослин жита передбачало виділення, вивчення та свідоме залучення окремих генотипів з унікальними генетичними ознаками малопоширених або зовсім відсутніх у природних і сортових популяціях. З 1970 р. на Носівській селекційно-дослідній станції започатковано спрямований систематичний добір на збільшення зернівки жита без порушення важливих елементів структури врожаю. Протягом 42 щорічних доборів найкрупніших зернівок маса зернівки збільшилася у два з половиною рази [10].

З 1974 р. проводяться добори рослин жита на максимально виражену короткостеблість. За цей

період створені генотипи жита із середньою висотою всього 19–22 см (Гном 3). Короткостеблостість зменшилась у 5,4 раза, порівняно з вихідною домінантно-короткостеблою формою (119 см). Доведена генетична можливість селекційного успіху в бажаному напрямі. Істотні генетичні зміни висоти стебла порушили природний гомеостаз основних елементів урожайності. Зрозуміло, що комерційні сорти з такою висотою соломи не мають прямих виробничих перспектив, але, як вихідний селекційний матеріал, такі зразки актуальні. В природних популяціях і комерційних сортах таких генотипів не знайдено. Передбачено можливості вирішення проблеми стійкості проти вилягання за рахунок оптимізації короткостеблості на рівні 50–60 см (Гном 2) і 90 см (Гном 1). Свідомо поєднувалися в одному генотипі жита короткостеблостість, стійкість до грибних захворювань [12], крупність зернівки, вирівненість періоду квітання основних і додаткових стебел, озерненість колоса, число зародкових корінців.

Для селекції жита озимого особливий інтерес представляє зв'язок генетичного поліморфізму (гетерогенності) з ознаками продуктивності, оскільки на основі генетичних кореляцій можна було б опрацювати нові селекційні стратегічні методи.

Мета публікації: надати інформацію про способи створення нового донора короткостеблості жита в процесі багаторічної селекції; запропонувати нові перспективні підходи, які забезпечать створення невилягаючих сортів з високим рівнем урожайності та стійкості до несприятливих умов зовнішнього середовища; провести аналіз структури врожайності, мінливості, успадковування та

генетичних кореляцій кількісних ознак нового донора домінантної короткостеблості Гном 1; запропонувати перспективну концепцію, стратегію і тактику селекційного використання нового донора короткостеблості жита озимого Гном 1.

Наукова новизна дослідження. Оригінальний донор короткостеблості Гном 1 характеризується з позицій сучасних генетико-статистичних методів. Результати багаторічних досліджень мають стратегічне значення для опрацювання перспективної моделі сорту жита озимого і поглиблення теоретичних основ селекції цієї культури на врожайність і стійкість до несприятливих умов середовища.

Встановлено, що складові елементи продуктивності за характером генетичної організації відносяться до класу кількісних ознак. Це зумовлено багатоваріантністю значень одних і тих же ознак у межах рослин популяції зразка Гном 1, а також мінливості та неоднозначності фенотипічних і генотипічних кореляцій між окремими елементами продуктивності. Процеси, пов'язані з реалізацією продуктивності популяції Гном 1, значною мірою залежать не лише від генотипного складу, але й умов середовища, тобто, вони завжди опосередковані, динамічні й індивідуальні для генотипу та довікілля.

Практична цінність полягає у створенні нового генетичного донора короткостеблості жита озимого Гном 1 – креативного вихідного матеріалу для створення невилягаючих сортів жита, стійких до біотичних і абіотичних чинників середовища. Отримані результати є основою для опрацювання перспективної моделі жита озимого для умов України, підбору та створення вихідного

матеріалу для її практичної реалізації за створення нових сортів і гібридів з високим потенціалом урожайності й адаптивності.

Методика досліджень. У 1974 р. започатковано добір найкороткостебловіших рослин з популяції жита озимого F₃ Саратовське 4/к-10028, висота яких зумовлена домінантним геном у гетерозиготному та гомозиготному стані з метою виділення серед них гомозиготних генотипів ННН. На початку проведення гомозиготності селекційна робота полягала у вибракуванні перед початком квітання рослин з рецесивною високостеблостію. На ділянці залишалися лише рослини з домінантною короткостеблостію. В популяціях F₃ і наступних поколіннях добиралися рослини з висотою нижче 90 см і коротким верхнім міжвузлом, продуктивною кущистістю не менше 10 стебел, довгим (>12 см) похилим добре озерненим (>90%) колосом, з високою масою зерна з колоса (>2,0 г) та масою 100 зерен з рослини (>4,0 г). Після десяти циклів спрямованого мінусу добору за геном короткостеблості ННН в 1984 р. популяція набула гомозиготного стану.

За створення донора Гном 1 (Н1Н1) застосовано щадливий інбридинг. В F₉ і наступних гібридних популяціях до початку квітання залишали найпотужніші вільні від хвороб розвинені рослини, з одноярусним розміщенням колосся, висотою стебла менше 90 см. На ізольованій від інших посівів жита ділянці залишалось не більше 50 елітних рослин. Взаємне запилення відбувалося в умовах обмеженого пилкового режиму. В результаті 38-річного спрямованого добору сформовано однорідну популяцію рослин з назвою Гном 1 (Gnome 1, Н1Н1). У межах таких рослин

проводився ретельний добір за крупністю зернівки (маса 100 зерен > 4,0 г), числом зерен у колосі (> 60 шт.), озерненістю колоса (> 90%), масою зерна з колоса (> 2,0 г). На провокаційно-інфекційному фоні елітні рослини перед квітуванням добиралися з імунітетом проти борошнистої роси, бурої і стеблової іржі, та вирівняною ярусністю розміщення колосся, виповненістю зернівки, з числом зародкових корінців понад 7 шт.

За селекційного поліпшення жита озимого надзвичайно важливо досліджувати в ранніх поколіннях споріднене варіювання ознак батьківських рослин з мінливістю складових продуктивності прямих нащадків. У кожному циклі спрямованих доборів визначалися генетико-статистичні параметри за ознаками висоти рослин (1), продуктивної кущистості (2), довжини колоса (3), числа квіток (4) і зерен у колосі (5), озерненості колоса (6), щільності колоса (7), маси зерна з колоса (8), маси зерна з рослини (9), маси 100 зерен з рослини (10) та числа зародкових корінців (11). Спорідненість варіювання ознак визначалася за коефіцієнтом кореляції. Кореляції між ознаками в одному поколінні визначалися як фенотипічні (r_p), між батьками й нащадками – як генотипні адитивні кореляції (r_A). Визначення загальної генотипної кореляції (r_G) проводилося за формулою Хейзеля [13]. Для проведення комплексної оцінки кореляцій між середньої висоти рослин за 38 років спрямованих доборів використовувався метод кореляційних плеяд [14–21] або кластерів [22]. Метод плеяд (кластерів) передбачає побудову кореляційних циліндрів і аналіз зв'язків на різних рівнях вірогідності. Графічне зображення асоціацій

Таблиця
Генетико-статистична характеристика кількісних ознак донора домінантної короткостеблості жита озимого Гном 1. N = 312. (2012 р.)

Ознаки		$\bar{X} \pm S_x$	$S \pm s_s$	$V \pm s_v$	lim
Висота рослин, см	P	87,80±0,87	6,87±0,26	7,57±0,61	80÷99
	G	85,90±0,64	4,85±0,52	5,65±0,89	79÷87
Продуктивна кущистість, шт	P	13,14±0,66	2,98±0,69	22,67±2,42	11÷16
	G	12,60±0,60	1,17±0,44	7,48±1,21	11÷13
Довжина колоса, см	P	10,80±0,65	1,48±0,47	13,40±1,71	9÷13
	G	10,33±0,55	0,95±0,15	9,20±0,79	10÷11
Число квіток у колосі, шт	P	77,60±1,33	8,29±1,64	10,68±2,62	57÷82
	G	76,92±0,90	4,12±0,67	5,97±1,09	68÷78
Число зерен у колосі, шт	P	71,60±1,87	13,38±1,73	18,68±2,77	57÷82
	G	68,17±1,56	8,85±0,81	13,79±1,60	65÷72
Озерненість колоса, %	P	92,20±2,78	6,96±1,37	7,54±1,33	82÷99
	G	90,60±1,01	1,82±0,72	2,10±0,86	85÷89
Щільність колоса	P	3,58±0,11	0,25±0,05	6,98±1,35	3,2÷3,8
	G	3,14±0,02	0,15±0,01	4,78±0,32	3,1÷3,2
Маса зерна з колоса, г	P	1,94±0,20	0,46±0,18	23,42±0,81	1,37÷2,48
	G	2,10±0,03	0,19±0,02	9,96±0,11	1,99÷2,20
Маса зерна з рослини, г	P	25,50±0,64	7,40±1,16	29,01±1,54	19,6÷36,9
	G	26,18±0,61	3,37±0,43	9,57±0,84	21,4÷34,2
Маса 100 зерен з рослини, г	P	4,10±0,12	0,32±0,09	7,80±0,93	3,7÷4,7
	G	4,22±0,06	0,21±0,04	4,97±0,77	4,1÷4,6

у вигляді розрізаних кореляційних кілець значно полегшує аналіз порівняно з табличним викладенням експериментального матеріалу (таблиця).

Результати досліджень.

В табл. наведено генетико-статистичні параметри десяти селекційних ознак нового донора домінантної короткостеблості Гном 1 (Г1) за 2011-2012 рр. Колонка $\bar{X} \pm s_x$ показує середні величини фенотипічних (P) і генотипічних (G) значень ознак. Фенотипічні значення селекційних ознак визначені індивідуальним вимірюванням рослин загальної вибірки (312 шт.) популяції, а генотипні – за обчислення середніх значень висоти 33 сімей. Відмінності фенотипічних і генотипічних значень висоти рослин у донора Гном 1 статистично неістотні. У другій колонці $S \pm s_s$ наведені величини середніх квадратичних відхилень висоти й інших селекційних ознак нового донора. За абсолютним значенням величина генотипного середнього квадратичного відхилення висоти менша від фенотипічного

($P < 0,001$). За співвідношенням генотипної (S^2_G) до фенотипічної дисперсії (S^2_P) обчислюють надзвичайно важливий генетичний параметр – коефіцієнт успадкування у широкому розумінні ($H^2 = S^2_G/S^2_P$), який по висоті рослин становив 0,31. Абсолютне значення H^2 висоти рослин у зразка Гном 1 майже співпадало з коефіцієнтом успадкування ознаки у вузькому розумінні $-h^2 = 0,30$. Виходячи з величин H^2 і h^2 , зроблено узагальнення, що короткостеблості рослин донора Г1 контролювалася генетичними чинниками і мало залежала від впливу умов середовища. Ефект спрямованої селекції за інтенсивного добору прогнозувала істотним, але прагматична доцільність селекції на зрушення висоти рослин викликала сумніви, оскільки висота рослин донора короткостеблості досягла оптимального рівноважного стану і подальше її зниження чи збільшення приводило до непередбачуваного одночасного зрушення інших селекційних ознак. Фенотипічний і генотип-

ний коефіцієнти варіювання висоти рослин за рангом виявилися вирівняними (<10%). Амплітуда фенотипічного варіювання по рослинах (19 см) була удвічі більша ніж генотипного варіювання по сім'ях (8 см). Чим більший коефіцієнт успадкованості h^2 , тим більша генетична зумовленість величини ознаки. Тут, природно, мова йшла про генетичну адитивну зумовленість ознаки, оскільки нащадкам імовірно передавалися лише адитивні ефекти [23].

Спрямована селекція на різний рівень прояву короткостеблості жита не самоціль. Метою селекції ставилося вирішення мінімум трьох завдань: а) закріплення в популяції гомозиготного домінантного алеля короткостеблості (Н1Н1); б) встановлення емпіричним шляхом оптимального рівня домінантної короткостеблості; в) одночасного оптимізування його за основними елементами продуктивності. У процесі щорічної спрямованої селекції з 1974 р. експериментально встановлено, що домінантний ген проявив множинний алелізм у гомозиготному стані і стабільність за висотою рослин на рівні Гном 1 (G_1) < 90 см, Н1Н1Н1; Гном 2 (G_2) < 50-60 см, Н1Н1Н2 і Гном 3 (G_3) < 20-25 см, Н1Н1Н3, відповідно.

Паралелізм мінливості між рівнем різних ознак визначався кореляційно-регресійним аналізом емпіричних даних. Фенотипічні коефіцієнти кореляції (r_p) обчислювалися з безпосередніх вимірювань. Генетичні та середовищні коефіцієнти кореляції – результат застосування специфічних методик закладання польового експерименту та використання складних обчислень [13]. Більшість селекціонерів обмежуються визначенням фенотипічної кореляції. Фенотипічні кореляції по одній культурі в

різних місцях і в різні роки мають надзвичайно строкаті результати. Оцінок генетичних кореляцій жита озимого з відомих нам літературних джерел немає. Найзагальнішою причиною генетичної кореляції вважається плейотропна дія одного й того ж гена на різні ознаки. Оскільки мова йде про генетичні зв'язки між різними ознаками, можливі відмінності за проявом генів цих ознак: повний прояв по одному, неповний – по другому. Інакше кажучи, плейотропний ефект за величиною може коливатися.

Генетична кореляція може зумовлюватися й двома зчепленими генами. Якщо гени на хромосомі близько розміщені один біля одного, то поведінка викликаних ними ознак може бути такою ж, як і за наявності одного гена. Чим більша відстань між генами, тим слабкіша буде кореляція між контрольованими ними ознаками. Крім того, вона непостійна, тимчасова. Такі тимчасові кореляції можуть створюватися в результаті попередньої історії популяції, а в наступних поколіннях слабшати або зникати взагалі.

Насамкінець, можливий і такий випадок, коли два різних гени послаблюють чи підсилюють ознаку в одному і тому ж або в різних напрямках, будучи лише їхніми модифікаторами. За односпрямованої дії створюється пряма (позитивна) кореляція, за різноспрямованої – обернена (негативна). Оскільки кількісні ознаки детермінуються, як правило, багатьма генами, одні з яких можуть плейотропно впливати на обидві селекційні ознаки, інші ж залишатися нейтральними, то за різного їхнього сполучення буде спостерігатися варіювання значення генетичної кореляції. Оскільки генетичні та селекційні цінності можуть відрізнитися одна від одної за

рахунок таких компонентів, як домінування, епістаз або генотипсередовищна взаємодія, то доцільніше визначати лише селекційні значення, які зводяться до адитивних ефектів (r_A).

За роками досліджень величини і напрям генетичних кореляцій змінювалися, в даній публікації наведено генетичні адитивні кореляції між батьками і нащадками як характерні для всіх років проведення експерименту.

Генетична адитивна кореляція висоти батьківських рослин у 2011 р. із середньопродуктивною кущистістю нащадків 2012 р. обернена (негативна) величиною $r_A = -0,5118$. Гіпотетично це означає, що за селективного зниження середньої висоти відібраних рослин на 1,25 см середня продуктивна кущистість похідних сімей може збільшитися на одне стебло. Між продуктивною кущистістю батьків (2011 р.) і середньою висотою сімей прямих нащадків (2012 р.) генетична адитивна кореляція також обернена, але нижча за абсолютним значенням – $r_A = -0,3235$ (рисунок). Трансформацією коефіцієнта кореляції у коефіцієнт регресії передбачається, що за гіпотетичного збільшення продуктивної кущистості на одне стебло в батьківському поколінні на 0,09 см зменшиться висота рослин нащадків. Концептуально важливо, що між висотою рослин і продуктивною кущистістю нащадків установлена обернена адитивна кореляція з плейотропним ефектом. Вказана обернена генетична кореляція сприяла поєднанню в одному генотипі оптимальних короткостеблості з продуктивною кущистістю, що задовольняє вимогам селекційного завдання.

Опрацювання перспективної моделі рослини жита передбачало використання науково до-

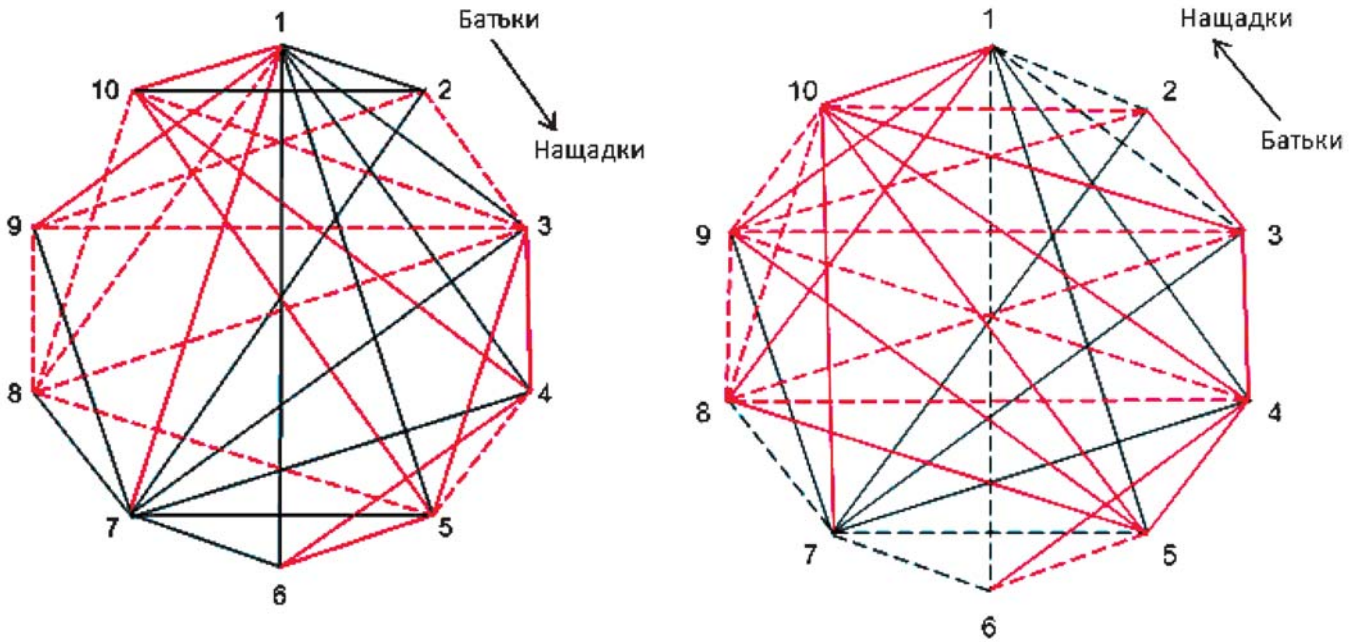


Рис. Кореляційні плеяди середніх ознак донора короткостеблості жита озимого Гном 1 (2011-2012 рр.).

Умовні позначення

1 – висота рослин, см; 2 – продуктивна кущистість, шт.; 3 – довжина колоса, см; 4 – число квіток у колосі, шт.; 5 – число зерен у колосі, шт.; 6 – озерненість колоса, %; 7 – щільність колоса; 8 – маса зерна з колоса, г; 9 – маса зерна з рослини, г; 10 – маса 100 зерен з рослини, г.
Прямі кореляції: $r \geq 0,5$ – червоні суцільні лінії; $r \leq 0,49$ – червоні пунктирні лінії. **Обернені кореляції:** $r \geq -0,5$ – чорні суцільні лінії; $r \leq -0,49$ – чорні пунктирні лінії.

стовірної інформації щодо елементів забезпечення подальшого підвищення врожайності, чи стримування його збільшення. Пріоритетна ознака висоти рослин генетично зафіксована на рівні менше 90 см у донора Гном 1, тому виникла необхідність проведення аналізу її впливу на складові елементи продуктивності колоса з використанням генетичних адитивних кореляцій у системі батьки-нащадки. Висота батьківських рослин за всі попередні роки досліджень проявляла стійку обернену адитивну кореляцію, зокрема в 2011 р. з довжиною колоса ($r_A = -0,6986$), числом квіток у колосі ($r_A = -0,9142$), числом зерен у колосі ($r_A = -0,7821$), озерненістю колоса ($r_A = -0,5300$) нащадків у 2012 р. Утворювався обернений генетичний кластер ($n_r = 5$) висоти батьківських рослин потужністю $r_n = 0,6873$ з указаними ознаками сімей (нащадків). Спрямоване зниження висоти стебла рослин жита Гном 1 протягом 38

поколінь сприяло поступовому селекційному збільшенню важливих елементів продуктивності колоса у нащадків.

У процесі конструювання бажаної моделі зразка жита важлива генетична інформація впливу вищезгаданих елементів структури продуктивності колоса батьківських генотипів на вираження середньої висоти рослин їхніх прямих нащадків. Вихідні рослини батьків проявляли обернену плейотропну генетичну адитивну кореляцію довжини колоса ($r_A = -0,4985$), числа квіток у колосі ($r_A = -0,6802$), числа зерен у колосі ($r_A = -0,6744$), озерненості колоса ($r_A = -0,4738$) із середньою висотою сімей нащадків. Обернений генетичний адитивний кластер впливу числа квіток і зерен у колосі батьків на висоту нащадків залишався адекватним, а продуктивна кущистість, довжина і озерненість колоса істотно знижували його. Селекційне збільшення ознак колоса вихідних батьківських

рослин у попередніх поколіннях зумовлено зниженням висоти стебла нащадків, що сприяло виконанню концепції поєднання короткостеблості з високою продуктивністю колоса. Креативна селекція на випередження поєднанням ознак, короткостеблості і продуктивності колоса, визначає позитивні якості нового донора жита Гном 1 (рис.).

Аналіз генетичних адитивних кореляцій висоти рослин з найважливішими елементами структури продуктивності жита озимого – масою зерна з колоса, масою зерна з рослини і масою 100 зерен з рослини менш оптимістичний. Протягом тривалого часу проведення експериментів плейотропні генетичні адитивні кореляції між висотою рослин і вказаними елементами продуктивності сімей спостерігалися різні за величиною по роках, але завжди прямі за знаком, що в цілому узгоджувалося з асоціаціями за 2011/12 рр. Висота рослин батьків проявила прямі

кореляції зі щільністю колоса ($r_A = 0,5600$), середньою масою зерна з колоса ($r_A = 0,3424$), масою зерна з рослини ($r_A = 0,5019$) і масою 100 зерен з рослини ($r_A = 0,5903$) сімей. Потужність прямої адитивної кореляційної плеяди становила $r_n = 0,4986$. Тобто, вищі у межах установленної короткостеблості рослини батьків утворювали продуктивніших, за вказаними ознаками, нащадків. Відповідна генетична зумовленість цих ознак не задовольняла концепції селекції, тому спрямовані добори за результатами структурного аналізу щорічно проводилися одночасно у два етапи – спочатку на виражену короткостеблість рослин, а серед них – на високі масу 100 зерен з рослини та елементи продуктивності колоса.

Дослідженнями встановлено, що маса зерна з колоса ($r_A = 0,5163$), маса зерна з рослини ($r_A = 0,6695$) і крупність зерна ($r_A = 0,5369$) вихідних батьківських рослин проявляли пряму генетичну адитивну кореляцію із середньою висотою нащадків. Проведенням спрямованої селекції в часі між висотою рослин і основними елементами продуктивності колоса встановлено пряму плейотропну генетичну адитивну кореляцію. Помірна, стійка по роках досліджень, генетична кореляція ($r_G = 0,5308$ за Хейзелем) висоти з крупністю зерна набула переважного впливу на масу зерна з колоса, незважаючи на істотну негативну асоціацію з числом зерен у колосі. Такі генетично зумовлені взаємозв'язки змушували перспективу створення короткостеблого й одночасно високопродуктивного вихідного матеріалу. Селекційне покращення результуючої доцільніше проводити шляхом збільшення однієї компонентної ознаки [6]. Одночасне покращення

декількох компонентних ознак викликало відповідні труднощі. Коректно обрана у 1974 р. стратегія поєднання в одному генотипі короткостеблості (< 90 см) і високої маси 100 зерен (> 4,0 г) реалізована в новому донорі Гном 1.

Узагальнюючи результати пріоритетної селекції на короткостеблість висоти рослин у донора Гном 1, вважаємо за необхідне відмітити, що:

- за генотипними параметрами \bar{X} , S , V , \lim , H^2 і h^2 можна визначити стратегію і передбачити результат;
- генотипні адитивні кореляції – об'єктивний критерій визначення тактики селекції за кількісними ознаками;
- доведена можливість одночасного зменшення короткостеблості (< 90 см) і збільшення крупності зерна (> 4,1 г);
- на створення донора Гном 1 витрачено 38 років.

Серед характеристик важлива, але генетично дискусійна, ознака продуктивної кущистості, яка разом з масою зерна колоса визначала врожайність жита озимого. Дискусійна продуктивна кущистість тому, що вона значно залежала від умов вирощування, які істотно спотворювали прояв ознаки. Формування оптимального числа продуктивних стебел жита на площі залежало від чинників генетичного, антропогенного і середовищного походження. Число продуктивних стебел на площі регулюється нормою, часом, глибиною висіву, агротехнічними заходами і генотипними чинниками, а саме: здатністю до кущення, реакцією на світло та затінення, спроможністю збереження оптимального числа повноцінних стебел до збирання. Розчленувати загальну дисперсію на генотипну і середовищну нескладно. Але розкладання ге-

нотипної дисперсії, зумовленої адитивними ефектами, взаємодією домінантних і епістатичних генів, потребує проведення специфічних експериментів. Адитивні ефекти безпосередньо передаються від батьків до нащадків, а ефекти домінантних і епістатичних чинників у наступних поколіннях розпадаються в результаті кросинговеру та випадковості запліднення.

Однією з переваг використання домінантної короткостеблості жита селекціонери визнають збільшення продуктивної кущистості. Це істотна перевага впровадження домінантно короткостеблових донорів у селекційний процес жита озимого. Разом з тим, підвищена продуктивна кущистість донорів домінантної короткостеблості викликає й істотні недоліки. Особливістю домінантної короткостеблості вважається здатність до високої кущистості як в осінній, так і весняний періоди. Використання домінантної короткостеблості в селекції жита викликало необхідність вирішення додаткового завдання – синхронності квітування та дозрівання зерна на стеблах осіннього і весняного утворення. Висока кущистість приводила до значної враженості жита грибними захворюваннями, зниження озерненості колоса, утворення дрібного зерна. Генетично зумовлені негативні особливості, отримані від донорів домінантної короткостеблості, довелося видалити спрямованою селекцією.

Середні значення фенотипічних і генотипних величин продуктивної кущистості неістотно відрізнялися між собою. Середні квадратичні генетичних відхилень у 2,5 ($P < 0,05$), а коефіцієнт мінливості у 3,03 ($P < 0,001$) раза менші від фенотипічних. Генетичний прояв продуктивної кущистості істотно маскується

паратипними чинниками. Коефіцієнт успадковування продуктивної кущистості в широкому розумінні низький, і на спадкову частину чинників припадає лише 15%. Природно вести пряму селекцію на генетичне зрушення продуктивної кущистості Гном 1 у бажаному напрямі малоперспективно. Статистичний аналіз варіювання продуктивної кущистості в системі батьки-нащадки свідчив про порівняно невисоку ефективність прямої селекції за ознакою продуктивної кущистості. Селекція короткостеблових рослин проводилася прямо, а на число продуктивних стебел дотиково – за добору уникали рослин з надмірно низькою та високою кущистістю.

Генетичні адитивні кореляції продуктивної кущистості з висотою рослин за напрямом – обернені, характером взаємодії плейотропні, величиною – помірні, що сприяло пріоритетному добору на короткостеблість. Установлено пряму невисоку генетичну адитивну кореляцію продуктивної кущистості батьків з довжиною колоса нащадків ($r_A = 0,3354$). Селекційне збільшення продуктивної кущистості батьківських рослин в 11% випадків збільшувало середню довжину колоса прямих нащадків. Адитивна кореляція довжини колоса батьків із середньою продуктивною кущистістю сімей виявилася дещо більшою ($r_A = 0,5047$). Збільшення довжини колоса вихідних рослин батьків у 25% випадків паралельно посилювало середню продуктивність їхніх нащадків. Величина загальної генетичної кореляції помірною – $r_G = 0,38$. Між продуктивною кущистістю та довжиною колоса донора Гном 1 встановлено пряму плейотропну генетичну кореляцію, яка використовувалася за селекції на короткостеблість.

Фенотипічний взаємозв'язок між продуктивною кущистістю та масою зерна з рослини жита озимого майже завжди прямий високий. Адитивні кореляції батьки-нащадки між продуктивною кущистістю та масою зерна з рослини по роках досліджень були не завжди адекватні за величиною та знаком. Загальна генетична кореляція між продуктивною кущистістю та масою зерна з рослини в 2012 р. становила $r_G = 0,4454$. За визначення адитивних кореляцій між продуктивною кущистістю батьків і масою зерна з рослини нащадків отримано величину $r_A = 0,4104$; і навпаки, за масою зерна з рослини батьків і продуктивною кущистістю нащадків – $r_A = 0,3832$. Помірні прямі плейотропні кореляції співпадали з напрямом фенотипічних асоціацій. У донора Гном 1 проводився прямий добір на високу масу зерна з рослини сімей за продуктивною кущистістю вихідних батьківських рослин з обов'язковою наступною перевіркою результатів селекції по нащадках. Оскільки немає повної відповідності продуктивної кущистості батьків з масою зерна на рослини нащадків, у кущистих батьків бувають продуктивні або малопродуктивні нащадки.

Встановлена обернена плейотропна генетична кореляція між продуктивною кущистістю та щільністю колоса ($r_G = -0,5847$). Збільшення продуктивної кущистості батьків генетично зумовлювало зменшення щільності колоса нащадків, і навпаки.

Між продуктивною кущистістю батьківських рослин і масою 100 зерен прямих нащадків у 2012 р. встановлена обернена висока адитивна кореляція ($r_A = -0,7020$). У 49% випадків короткостебловіші рослини в 2011 р. утворювали нащадків з крупним зерном у 2012 р. Протягом

38 поколінь саме на сполучення між цими двома ознаками проводився жорсткий спрямований добір. Щорічно серед короткостеблових з помірною кущистістю добиралися рослини з найбільшою масою 100 зерен.

Збільшення маси 100 зерен вихідних рослин на 1 г зумовлювало зменшення середньої висоти стебла сімей Гном 1 на 4,35 см. У свою чергу, за зменшення висоти стебла батьківських рослин на 1 см відбувалося збільшення середньої маси 100 зерен нащадків у Гном 1 усього на 0,11 г. Ефективність паралельного поєднання двох різних ознак жита потребувала значної праці, а головне – часу.

Виникало припущення, якщо генетична адитивна кореляція між масою 100 зерен з рослини батьків і короткостеблістю нащадків у 2012 р. виявилася прямою, хоча й помірною ($r_A = 0,3546$), то реальною ставала загроза збільшення висоти рослин за селекційного збільшення крупності зерна в наступних поколіннях. Збільшення середньої маси 100 зерен батьківських рослин на 1 г гіпотетично могло збільшити висоту рослин сімей на 9 см. Напевно, взаємодія двох систем адитивних генів у різних напрямках зумовлена зчепленням висоти стебла та маси 100 зерен жита Гном 1. Коли б добір проводився виключно на збільшення маси 100 зерен, то системи адитивних генів впливали б на ознаки в напрямку одночасного збільшення обох ознак. Тому короткостеблість Гном 1 (< 90 см) і крупність зерна (маса 100 зерен з рослини > 4,1 г) стало можливим генетично зафіксувати доборою на досягнутому рівні.

Довжина колоса – непрямий елемент структури врожаю жита озимого, але він знаходиться у тісному взаємозв'язку з числом

квіток і зерен у колосі. Оскільки основні польові добори жита ефективні до початку квітання, то передбачувану селекцію на підвищену продуктивність колоса можна провести лише оцінюючи його довжину. Середні абсолютні фенотипічні, генотипні значення та варіювання довжини колоса Гном 1 різнилися між собою неістотно. Показники відносного фенотипічного та генотипного варіювання довжини колоса суттєво відмінні ($P < 0,05$). Коефіцієнти успадковування в широкому та вузькому розумінні довжини колоса у донора короткостеблості Гном 1 помірні – $H^2 = 0,41$ і $h^2 = 0,36$, відповідно. Довжина колоса жита Гном 1 за інтенсивного добору піддавалася прямому селекційному вдосконаленню. Використанням генетичних коефіцієнтів кореляції за селекції по довжині колоса батьківських рослин можна прогнозувати зрушення складових його продуктивності у нащадків. За роки експериментів спостерігалася пряма генетична адитивна кореляція між довжиною колоса батьків і числом квіток і зерен у колосі нащадків, зокрема у 2012 р. – $r_A = 0,8592$ і $r_A = 0,5330$, відповідно. Корелятивне збільшення довжини колоса на 1 см гіпотетично збільшувало число квіток у колосі на 1,48 шт, число зерен на 0,57 шт, відповідно. Селекційне збільшення довжини колоса – резерв підвищення його продуктивності.

У селекційному експерименті кожного року проводився аналіз впливу числа квіток і зерен у колосі вихідних батьків на довжину колоса прямих нащадків. Генетична адитивна кореляція у 2012 р. між першою ознакою виявилася $r_A = 0,6164$, другою – $r_A = 0,2974$. Кореляційні зв'язки між довжиною, числом квіток і зерен у колосі проявляли нерівномірний плейотропний ефект,

але успішно використані в селекції.

Щільність колоса – похідний елемент його продуктивності. Прояв ознаки щільності колоса легко визначається та селекційно оцінюється до початку квітання жита. Між довжиною та щільністю колоса за всі роки досліджень у популяціях жита озимого спостерігалися обернені високі фенотипічні та генотипні кореляції. Немає сумніву, що зумовлені вони плейотропним ефектом генетичних чинників, які підсилюються умовами середовища. За доборів перевага надавалася генотипам з помірною щільністю колоса, оскільки стиснута колосовими лусками зернівка за потрапляння вологи швидко проростає на пні та знижує якість зерна жита.

Найцікавіші та селекційно привабливі зв'язки довжини колоса батьків з продуктивністю колоса та крупністю зерна нащадків. За роки досліджень між довжиною та продуктивністю колоса напрямки генетичних кореляцій були переважно прямими, а за величиною не завжди адекватними. Тобто, довший колос у батьківських рослин переважно утворював продуктивніші сім'ї нащадків, але не завжди вихідні батьківські рослини з високою масою зерна утворювали нащадків з довшим колосом. Згідно з аналізом регресій для селекційного збільшення середньої маси зерна з колоса нащадків на 1 г необхідно збільшити його довжину у батьківського покоління на 3 см. Плейотропність взаємозв'язку між довжиною та продуктивністю колоса очевидна, але прояв її за величиною по роках не завжди стабільний. Добори за цими двома ознаками бажано здійснювати на сполучення довжини колоса з його продуктивністю. Добір лише на

одну з цих ознак не завжди буває успішним.

Маса зерна з рослини – наймінливіша селекційна ознака, яка залежить від багатьох складових генетичного та середовищного характеру. Саме тут ми вважаємо за необхідне привернути увагу до генетичного адитивного впливу довжини колоса батьківських генотипів на масу зерна з рослини похідних сімей жита Гном 1. Установлено пряму генетичну адитивну кореляцію довжини колоса батьків з масою зерна рослини сімей нащадків ($r_A = 0,4573$). Відповідна пряма генетична адитивна кореляція встановлена між масою зерна з рослини батьків і довжиною колоса нащадків ($r_A = 0,3307$). Загальна генетична кореляція між цими ознаками встановлена на рівні $r_G = 0,4438$. Безумовно, генетична кореляція між довжиною колоса та продуктивністю рослини існує, але в часі та просторі вона неадекватно змінюється за величиною. Компромісний вихід з подібної ситуації – пріоритетний добір за простішою ознакою довжини колоса з одночасним контролем продуктивності вихідних рослин.

Довжина колоса батьків проявила пряму невисоку генетичну адитивну кореляцію з масою 100 зерен рослини прямих нащадків ($r_A = 0,3327$). Навпаки, генетична адитивна кореляція маси 100 зерен із рослини батьків з довжиною колоса нащадків виявилася високою ($r_A = 0,7407$). Загальний генетичний взаємозв'язок цих ознак ($r_G = 0,5180$) у системі батьки-нащадки проявив характер нерівнозначної плейотропії. Можливий різний ступінь прояву частини сумісних адитивних генів цих ознак – більш повний за масою 100 зерен і неповний – за довжиною колоса. Батьківські рослини з довгим колосом у 11% випадків формують нащадків з

крупнішим зерном, а від крупнозерніших батьків у 55% випадків утворюються довгоколосі сім'ї. Зрозуміло, що пріоритет добору надавався рослинам переважно з більшою масою 100 зерен.

Число квіток, зерен, озерненість і щільність – мультиплікативні ознаки колоса жита озимого. Середні арифметичні фенотипічних і генотипних абсолютних величин цих ознак колоса різнилися неістотно. Фенотипічні середні квадратичні відхилення та коефіцієнти варіювання суттєво більші від генотипних вказаних ознак продуктивності колоса ($P < 0,05$). Коефіцієнти успадкування в широкому розумінні числа квіток ($H^2 = 0,25$), числа зерен ($H^2 = 0,44$), озерненості ($H^2 = 0,07$) та щільності колоса ($H^2 = 0,04$) не високі, а у вузькому розумінні – низькі. Лише за числом зерен у колосі жита Гном 1 можна очікувати помірного ефекту прямого добору. Амплітуда мінливості вказаних ознак не виходила за межі трьох стандартних відхилень від середньої арифметичної. За оцінкою генетичних параметрів вказаних ознак донора Гном 1 популяція знаходилася у стані відносної рівноваги.

Селекціонера цікавить взаємна зумовленість кількісних ознак у конкретній популяції, які забезпечують їй генетичну рівновагу. Як уже вказувалося, що між висотою рослин батьків, з одного боку, і числом квіток, зерен і озерненістю колоса нащадків, з іншого, встановлені обернені плейотропні адитивні кореляції. Число квіток у колосі батьків утворювало шість прямих і дві обернені істотні генетичні адитивні кореляції з кількісними ознаками нащадків (рис.). У свою чергу, сім кількісних ознак батьківського покоління істотно впливали на число квіток у колосі в наступному поколінні. Не-

гативні адитивні кореляції встановлені між висотою рослин батьків з числом квіток, зерен і озерненістю колоса в нащадків. Батьківські рослини з більш вираженою короткостеблостю продукують сім'ї нащадків з більшим числом квіток, зерен і озерненістю колоса.

Генетична кореляція числа квіток у колосі між поколінням батьків і нащадків встановлена на рівні $r_G = 0,6622$. Обчислення коефіцієнта успадкування у вузькому розумінні шляхом подвоєння величини r_G призводить до абсурдних значень показника h^2 . З метою коректного обчислення h^2 проведено трансформацію величини генетичної кореляції в показник регресії між нащадками і батьками ($b_{O/P} = 0,2993$), який і є безпосередньо коефіцієнтом успадкування у вузькому розумінні [13]. За високої інтенсивності добору за числом квіток у колосі селекція була ефективною. Прямий добір за числом квіток у колосі в батьківському поколінні приводив до збільшення числа зерен у колосі прямих нащадків ($r_A = 0,3814$). А безпосереднє збільшення числа зерен у колосі батьків збільшувало число квіток у колосі нащадків ($r_A = 0,5216$). Між числом квіток і зерен у системі батьки-нащадки встановлена пряма генетична плейотропна кореляція на рівні $r_G = 0,470$. За результатами генетико-статистичного аналізу ефективніше проводити прямий добір за числом зерен у колосі. Зважаючи на те, що зернівка жита утворюється в результаті запліднення яйцеклітини спермієм пилкового зерна, часто в несприятливих умовах середовища, ми перед квітуванням проводимо добір за числом квіток у колосі, видаленням рослин з коротким малоквітковим колосом. За числом зерен у колосі добір проводиться стосовно

результатів структурного аналізу. Високу загальну генетичну плейотропну кореляцію одержано між числом квіток і озерненістю колоса ($r_G = 0,6146$). Озерненість колоса – похідна ознака між числом виповнених зерен і числом квіток у колосі, але проводити спрямовану селекцію за цим непрямим показником ефективніше, використовуючи фенотипічний прояв.

Число квіток і зерен у колосі показало високі обернені генетичні адитивні кореляції зі щільністю колоса. Маса зерна з колоса і рослини прямих нащадків жита Гном 1 не проявила істотної генетичної залежності від числа квіток і зерен вихідних батьківських рослин. Генетичні адитивні кореляції між вказаними ознаками несуттєві за величиною, але прямі за знаком. Навпаки, маса зерна з колоса та з рослини батьків проявила справжні генетичні адитивні кореляції з числом квіток прямих нащадків на рівні $r = 0,3$. Кореляції маси зерна з колоса та маси зерна з рослини батьків проявили прямі високі генетичні адитивні кореляції з числом зерен у колосі – $r_A = 0,7622$ і $r_A = 0,8174$, відповідно. Величини адитивних кореляцій свідчать про нерівнозначність прямої плейотропної дії генетичних чинників на дві ознаки. Для практичної селекції надійніше проводити добір за масою зерна з колоса та рослини, опосередковано збільшуючи число зерен у колосі нащадків. Між масою зерна з колоса та рослини, а також числом зерен у колосі встановлено пряму генетичну кореляцію на рівні $r_G = 0,5191$.

Загальна генетична кореляція між числом квіток батьківського покоління та середньою масою 100 зерен з рослини становила $r_G = 0,5315$. Генетичні адитивні кореляції між числом квіток у

колосі батьків і масою 100 зерен нащадків прямі помірні – $r_A = 0,5701$, а між крупністю зерна батьків і числом квіток у нащадків – $r_A = 0,5600$. Майже адекватні результати генетичного аналізу отримано по числу зерен у колосі батьків і середньою масою 100 зерен похідних сімей. Пряма генетична адитивна кореляція числа зерен батьків з масою 100 зерен нащадків становила $r_A = 0,7524$, а між крупністю зерна батьків і середнім числом зерен у колосі – $r_A = 0,8091$. Загальна генетична взаємна зумовленість між цими ознаками становила $r_G = 0,6248$. У донора короткостеблості Гном 1 існує реальний резерв загальної генетичної мінливості, який можливо використовувати прямим і опосередкованим добором за масою 100 насінин і числом квіток та зерен у колосі вихідних рослин.

Колос жита буває різним за формою та щільністю. Пухкий колос має довгий колосовий стрижень, який у результаті збільшення маси зернівок нахилиється. За дозрівання такого колоса та перестою зерно жита схильне до обсіпання. Щільний колос, особливо за високої крупності зерна, залишається у вертикальному стані, але поза колосковою лускою проникає волога, в результаті зернівка жита вражається фузаріозом або проростає. Осипання пониклого та проростання або захворювання еректоїдного колоса негативно позначається на врожайності та якості зерна жита. Тому, селекційна перевага надається колосу із середньою щільністю. Пряmostоячий колос під час квітання і похиле його положення в період наливу та дозрівання сприяє не лише стійкості до обсіпання зерна, але й запобігає проникненню вологи до зернівки жита.

Селекція на щільність колоса не потребує великих витрат часу. Інтенсивні добори на вираження щільності колоса у бажаному напрямі доволі ефективні в популяціях жита озимого. Коefіцієнт успадковування у вузькому розумінні в донора Гном 1 становить $h^2 = 0,36$, що підтверджує істотний генетичний контроль ознаки адитивними генами. Аналіз генетичних адитивних кластерів щільності колоса батьків з ознаками прямих нащадків показує потужну ($n_r = 9$) плеяду. За щільністю колоса обернений паралелізм мінливості проявляли сім ознак міцністю ($r_n = -0,6950$), а пряму – одна кореляція ($r_A = 0,5600$).

Обернені генетичні адитивні кореляції продуктивної кущистості ($r_A = -0,5000$), довжини колоса ($r_A = -0,8125$), числа квіток у колосі ($r_A = -0,8234$), числа зерен у колосі ($r_A = -0,8172$), озерненості колоса ($r_A = -0,8758$), маси зерен із колоса ($r_A = -0,5107$) та маси зерна з рослини ($r_A = -0,5251$) батьківських рослин у 2011 р. встановлені із середньою щільністю колоса похідних сімей у 2012 р. Більшість ознак проявили обернений генетичний паралелізм мінливості зі щільністю колоса. Пряма генетична адитивна кореляція встановлена між висотою батьківських рослин і щільністю колоса нащадків ($r_A = 0,5600$). У свою чергу, щільність колоса батьківських рослин проявила пряму генетичну адитивну кореляцію із середньою масою 100 зерен з рослини ($r_A = 0,7118$). Між висотою батьківських рослин і крупністю зерна нащадків адитивна кореляція пряма ($r_A = 0,5903$). Спрямована селекція на зменшення висоти рослин з домінантною короткостеблостю корелятивно збільшувала щільність колоса і масу 100 зерен з рослини, тому проводився систематич-

ний інтенсивний добір у часі на розрив генетично небажаної асоціації між вказаними ознаками. Серед відібраних рослин з вираженою короткостеблостю проводився паралельний добір на високу масу 100 зерен з рослини для поєднання цих ознак в одному генотипі.

Прямі помірні генетичні адитивні кореляції довжини колоса ($r_A = 0,4054$), числа зерен у колосі ($r_A = 0,3177$), маси зерна з рослини ($r_A = 0,4741$), маси 100 зерен ($r_A = 0,3848$) і висоти рослин ($r_A = 0,3424$) батьків встановлені з масою зерна з колоса нащадків жита Гном 1. Міцність прямого кластера ($r_n = 0,3849$) порівняно невисока, проте значне число ознак батьків ($n_r = 5$) сукупно впливали на прояв маси зерна з колоса у сімей нащадків. Негативно позначалася щільність батьківських рослин на масу зерна з колоса нащадків ($r_A = -0,5107$). Маса зерна з колоса батьківських рослин пов'язана прямою генетичною адитивною кореляцією з висотою рослин ($r_A = 0,5163$), числом зерен у колосі ($r_A = 0,7622$), числом квіток у колосі ($r_A = 0,4656$), довжиною колоса ($r_A = 0,3555$), масою зерна з рослини ($r_A = 0,4741$) і масою 100 зерен з рослини ($r_A = 0,3840$) похідних сімей і утворювала генетичний кластер потужністю $r_n = 0,4929$. Невисокий обернений адитивний вплив маса колоса виявляла на щільність колоса нащадків ($r_A = -0,3333$) і це враховувалося за створення донора короткостеблості Гном 1.

Маса зерна з рослини – інтегральна характеристика, яка залежить від багатьох складових ознак, обумовлених впливом генотипу та середовища. Майже всі ознаки рослин жита прямо або опосередковано пов'язані з її продуктивністю. В експерименті щорічно ставилося завдання

з масиву фенотипічних і генотипних виокремити найбільш селекційно-інформативні генетичні адитивні взаємозв'язки в системі батьки-нащадки. Генетичні адитивні кореляції продуктивності рослини за роками досліджень (у часі) за величиною коливалися, але за напрямом (\pm), переважно, проявляли стабільність. У 2011/12 рр., як і в попередні роки, на середню масу зерна з рослини сімей проявила пряму істотну генетичну адитивну кореляцію ($r_A = 0,5019$) висота вихідних рослин батьківського покоління Гном 1. Добір короткостеблових батьківських рослин призводив до зменшення продуктивності сімей. Зменшення середньої висоти рослин на 1 см зменшувало на 1,2 г середню продуктивність сімей нащадків. Щорічно популяція була представлена великим обсягом, щоб мати можливість проводити добір елітних короткостеблових рослин з поєднанням бажаної продуктивності.

Кореляційна плеяда продуктивності рослин включала чотири ознаки з прямим ефектом потужності $r_n = 0,4609$ і одну обернену адитивну кореляцію зі щільністю колоса $r_A = -0,5254$. Селекція на підвищену продуктивність рослин жита Гном 1 істотних негативних наслідків не передбачає. Негативний зв'язок ознаки зі щільністю свідчить про необхідність добору вихідних рослин з помірно довгим пухким колосом.

У практичній селекції важлива інформація впливу компонентних складових батьків на утворення результуючих ознак нащадків (сімей), а також, як результуючі ознаки батьків визначають прояв окремих ознак нащадків. Маса зерна з рослини батьків визначалася прямою генетичною адитивною кореляцією висоти рослин нащадків ($r_A =$

$= 0,6695$). Інакше кажучи, збільшення середньої продуктивності рослин у батьківському поколінні на 1 га збільшить середню висоту рослин на 1,02 см у прямих нащадків. Висока пряма генетична адитивна кореляція визначена між масою зерна з рослини батьків і числом зерен у колосі сімей ($r_A = 0,8174$). Для збільшення маси зерна з рослини на 1 г число зерен у колосі необхідно збільшити приблизно на одне зерно.

Продуктивність рослин батьків утворює прямі генетичні адитивні кореляції із сімома селекційними ознаками, крім щільності колоса, з якою встановлена обернена асоціація ($r_A = -0,5325$). Потужність генетичного кластера прямих кореляцій становить $r_n = 0,4597$. Це свідчить, що продуктивність рослини надзвичайно складна селекційна ознака, яка включає в себе багатокомпонентних ознак, пов'язаних між собою генетично. Зміна однієї з цих ознак неодмінно зумовлює генетичну зміну інших селекційних ознак. Необхідно чітко ставити мету завдання та генетично коректно використовувати потік інформації.

Крупність зерна жита Гном 1 визначалася як маса 100 зерен з рослини. Формування зернівки жита починалася після запліднення яйцеклітини, зав'язь розвивалася в однонасінний плід продовгуватої або опуклої форми, стиснутого з боків. Добори за величиною та виповненістю зерна проводилися у стадії повної стиглості. Перед квітуванням застосовувалися селекційні оцінки крупності зерна за непрямими ознаками, які визначалися в результаті багаторічного вивчення генетичних кореляцій. Надійна та інформативна генетична кореляція, зумовлена адитивною дією генів, які безпосередньо передаються від батьків до на-

щадків. Пріоритет за доборів донора короткостеблості Гном 1 надавався крупності зерна. Кластерний аналіз генетичних адитивних кореляцій показав суттєвий прямий вплив майже всіх вимірюваних ознак батьківського покоління на прояв маси 100 зерен у нащадків ($n_r = 8$). Обернена генетична адитивна кореляція встановлена лише між продуктивною куцистістю батьків і масою 100 зерен з рослини нащадків ($r_A = -0,7020$). За визначення впливу крупності зерна батьківських рослин на продуктивну куцистість сімей, навпаки, отримано пряму, але невисоку генетичну адитивну кореляцію ($r_A = 0,3546$). Загальна генетична кореляція між продуктивною куцистістю та масою 100 зерен з рослини виявилася негативною ($r_G = -0,2947$). Тобто, селекція рослин з високою продуктивною куцистістю в наступному поколінні негативно впливала на прояв маси 100 зерен сімей. Коли ж добори батьківських рослин проводилися за крупністю зерна, то у сімей дещо збільшувалася продуктивна куцистість. Такі невідповідності генетично зумовлювалися частковим зчепленням тих загальних адитивних чинників, які впливають на ці дві ознаки. Ефект зчеплення загальних для обох ознак генів носив тимчасовий характер і в результаті кросинговеру в наступних поколіннях не проявлявся. Інтенсивні добори за масою 100 зерен, незважаючи на прояв продуктивної куцистості, залишалися пріоритетними, а ефективність добору завжди була істотною.

Висота рослин, довжина, число квіток, зерен, щільність, маса зерна з колоса та рослини батьків утворювали прямий потужний генетичний кластер ($n_r = 7$) із середньою масою 100 зерен сімей (нащадків). Кожна зі

згаданих ознак батьків вносила позитивний вклад у формування середньої маси 100 зерен нащадків міцністю $r_n = 0,5314$. Поєднання бажаної короткостеблової висоти (< 90 см) і високої маси 100 зерен (> 4,0 г) нащадків доборами вихідних батьків проводилися одночасним суміщенням короткостеблості з крупним зерном в одному генотипі.

За визначення генетичного впливу маси 100 зерен вихідних рослин встановлено прямий адитивний ефект на висоту рослин ($r_A = 0,5369$), продуктивну куцистість ($r_A = 0,3546$), довжину колоса ($r_A = 0,7407$), число квіток ($r_A = 0,5600$), число зерен у колосі ($r_A = 0,8091$), озерненість колоса ($r_A = 0,2247$), щільність колоса ($r_A = 0,5704$), масу зерна з колоса ($r_A = 0,3187$) і масу зерна з рослини ($r_A = 0,4817$) похідних сімей. Загальний вплив генетичного кластера маси 100 зерен на вказані дев'ять кількісних ознак становить $r_n = 0,4572$. Жодного негативного генетичного впливу крупності зерна вихідних рослин на величину ознак нащадків не виявлено. Добір на збільшення маси 100 зерен вихідних генотипів споріднено збільшує величину прояву всіх без виключення вимірюваних ознак у нащадків. Проблема коротко-

стеблості донора Гном 1 вирішувалася одночасним добором за масою 100 зерен. Кореляційні зв'язки між довжиною, числом квіток і зерен у колосі носять плейотропний характер і успішно використані в селекції.

Висновки. Використанням генетичного кластерного аналізу в системі батьки-нащадки протягом 38 поколінь спрямованої селекції на короткостеблості зменшено висоту рослин жита озимого й одночасно збільшено інтегральні складові продуктивності. Спрямований добір по короткостеблості батьківських рослин проявив плейотропний ефект на збільшення середніх величин продуктивної куцистості, довжини колоса, числа квіток, зерен, озерненості колоса, та одночасного зменшення продуктивності колоса, рослини і маси 100 зерен прямих нащадків. Висота рослин донора короткостеблості Гном 1 контролювалася переважно генетичними чинниками і мало залежала від впливу умов середовища.

Добір по крупності зернівки елітних рослин зумовлював генетичне збільшення середньої висоти сімей у наступному поколінні, що не задовольняло вимогам концепції селекції. Через це спрямовані добори за резуль-

татами структурного аналізу щорічно проводилися в два етапи: спочатку – на виражену короткостеблості, а серед них, – на високу масу 100 зерен з рослини та бажаними елементами продуктивності. Створено креативний донор домінантної короткостеблості з висотою стебла до 90 см і масою 100 зерен з рослини понад 4,0 г. У донора короткостеблості Гном 1 існує надзвичайний резерв загальної генетичної мінливості кількісних ознак, який можна використовувати прямим і опосередкованим добором. За роки досліджень популяція була представлена великим об'ємом, з метою збільшення можливостей проведення спрямованого добору короткостеблових рослин з поєднанням бажаних складових продуктивності.

Інформативність генетичного адитивного кластерного аналізу висока. Продуктивність рослини надзвичайно складна селекційна ознака, яка включає в себе багатокомпонентні складові, пов'язані між собою генетично. Зміна однієї з цих ознак неодмінно викликала генетичну зміну інших селекційних ознак. Необхідно чітко ставити мету завдання, методично та генетично коректно використовувати потік інформації.

ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Жученко А.А. Экологическая генетика растений и рекомбинация / А.А. Жученко. – Кишинев: «Штиинца», 1980. – 352 с.
2. Donald C.M. The breeding of ideatypes / C.M Donald // Euphytica, 1968. – № 17, 85, – 40 p.
3. Майо О. Теоретические основы селекции растений / О. Майо // Пер. с англ. В.В. Иноземцева, А.А. Наумова; Под ред. И с предисл. Ю.Л. Гужова. – М.: Колос, 1994. – 295 с.
4. Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений / А.Ф. Мережко. – Санкт-Петербург, 1994. – 127 с.
5. Кумаков В.А. Эволюция показателей фотосинтетической деятельности яровой пшеницы в селекции и их связи с урожайностью и биологическими особенностями растений / В.А. Кумаков: автореф. дисс. на соискание ученой степени доктора биол. наук. – Л., 1971. – 51 с.
6. 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.
7. Тороп Е.А. Морфогенетические закономерности формирования продуктивности озимой ржи (*Secale cereale* L.) / Е.А. Тороп: автореф. дисс. на соискание ученой степени докт. биол. наук. 011. – Рамонь. – 46 с.
8. Кобылянский В.Д. Исследования ржи и пересечение их с задачами селекции / В.Д. Кобылянский //

- Вестник сельскохозяйственной науки. – 1987. – № 11. – С. 36–40.
9. Скорик В.В. Селекція жита (*Secale cereale* L.) на підвищену фотосинтетичну активність листя / Вікт. В. Скорик, Волод. В. Скорик, Н.В. Симоненко, О. П. Скорик // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. – К., 2009. – № 1 (9). – С. 19–25.
 10. 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.
 11. Скорик В.В. Варьирование и наследуемость признаков иммунной к мучнистой росе популяции озимой ржи / В.В. Скорик, В.И. Москалец // Селекция и семеноводство. – Киев, 1983. – Вып. 55. – С. 15–21.
 12. Скорик В.В. Селекція жита (*Secale cereale* L.) на потужність кореневої системи / Вікт. В. Скорик, Волод. В. Скорик, Н.В. Симоненко, О.П. Скорик // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. – К., 2009. – № 1 (9). – С. 3–11.
 13. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Высшая школа, 1974. – 368 с.
 14. Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд / П.В. Терентьев. Л.: Вестник ЛГУ, 1960. – № 9. – С. 35–43.
 15. Терентьев П.В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд / П.В. Терентьев // Применение математических методов в биологии. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. – № 1. С. 42–58.
 16. 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.
 17. 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.
 18. 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.
 19. Шмидт В.К. Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубатки *Odentites Zinn.* / В.К. Шмидт // Применение математических методов в биологии. – Л.: Из-во ЛГУ, 1963. – Сб. 2. – С. 81–84.
 20. Берг Р.Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор / Р.Л. Берг // Применение математических методов в биологии. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. – Сб.3. – С. 23–60.
 21. 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.
 22. 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
 23. Шталь В. Популяционная генетика для животноводов-селекционеров / В. Шталь, Д. Раш, Р. Шиллер, Я. Вахал. – М.: Колос, 1973. – 439 с.



20 листопада 2013 року не стало нашого шановного автора Скорика Віктора Варфоломійовича, визнаного селекціонера і фахівця зі створення нових та удосконалення діючих сортів жита озимого в Україні та за її межами.

Висловлюємо співчуття рідним та близьким Віктора Варфоломійовича. Пам'ять про нього не згасне в серцях тих, хто знав і працював поряд з ним.