

МІНЛИВІСТЬ ТА ДОБІР ЗА КІЛЬКІСНИМИ ОЗНАКАМИ У ГІБРИДІВ ОЗИМОГО ЖИТА З ДОНОРОМ КОРОТКОСТЕБЛОСТІ ГНОМ 1

В.В. Скорик, О.І. Буняк

Національний університет біоресурсів і природокористування України

Висвітлено проблемні питання селекції озимого жита на стійкість до вилягання, а саме: залучення короткостеблого донора до схрещувань, визначення мінливості, спадкування та добір константних короткостеблених форм із ранніх гібридних популяцій. Ген - супресор H_1 , який контролює ознаку короткостеблості, здійснює безпосередній вплив на прояв господарсько цінних ознак у гібридів F_1 і F_2 озимого жита. Донор Гном 1 утворює міцну кореляційну плеяду селекційних ознак, що формують урожай. Встановлена жорстка генотипова обумовленість висоти рослин.

Жито озиме, добір, кількісні ознаки, донор короткостеблості, кореляційні плеяди

Створення інтенсивних сортів – синтетиків та гібридів озимого жита викликає необхідність визначення мінливості, спадкування і взаємозв'язку селектованих ознак. Це стало особливо актуальним при залученні в селекцію домінують короткостеблених форм, які обумовлюють деякі негативні ознаки. У гібридному матеріалі необхідно встановити можливість поєднання в одному генотипі комплексу бажаних господарсько цінних ознак і властивостей.

У селекційній роботі важливого значення набуває оперативна інформація про мінливість, успадкування і взаємозв'язки господарсько цінних кількісних ознак гібридної популяції з метою спрямованого добору із неї потрібних біотипів. Знання характеру варіювання кількісних ознак дозволяє проводити ефективний добір за утилітарними ознаками озимого жита.

У зернових культур для добору більш придатні ознаки з низьким ступенем варіації, але більшості кількісних ознак проявляє середню і високу ступінь мінливості [1, 2].

Тривалий добір за однією ознакою зачіпає і багато інших, пов'язаних з нею, тому незнання характеру зв'язків ознак може призвести і до непередбачуваних результатів. Вести добір за всією різноманітністю ознак надзвичайно важко, і тому пропонується обмежитися обліком ряду взаємопов'язаних ознак [3].

Дослідження проводили в лабораторії селекції озимого жита Носівської селекційної дослідної станції. В селекцію залучений донор з генетичною обумовленістю висоти рослин Гном 1 [4].

У 2005-2007 рр. проведені відповідні схрещування, а в 2008 р. – випробування гібридних рослин між батьківськими формами Гном 1 (Г1), Верхняцьке 32 (В32) та їх реципрокних гібридів F_1 , F_2 . Для аналізу відібрано не менше 35 рослин кожної батьківської форми та реципрокних гібридів F_1 , а з популяцій F_2 – від 70 до 240 рослин. Аналізувалися ознаки, що визначають морфоструктуру рослин: висота (см); продуктивна кущистість (шт.); маса 100 зерен (г); маса зерна з рослини (г) та ознаки головного колоса: довжина колоса (см); число квіток у колосі (шт.); число зерен у колосі (шт.); маса зерна з колоса (г). Статистичну обробку проводили за методикою П.Ф. Рокицького [5], з визначенням середніх арифметичних (\bar{X}), коефіцієнтів варіації (V), стандартного відхилення (S), коефіцієнтів кореляції (r_{xy}) між усіма вищезгаданими ознаками. Істотність відмінності визначали по критерію t за рівнем значимості $P < 0,05$; $0,01$ і $0,001$.

У дослідженні використовувалися ознаки структури урожаю і ознаки морфології рослини, мінливість яких відбувається паралельно зі зміною продуктивності рослини і урожайності сорту.

В наших дослідженнях мірою мінливості, стабільності і орієнтовного успадковування був коефіцієнт варіації (V,%), а незалежності і зв'язку – парний коефіцієнт кореляції (r).

В таблиці 1 наведено середні арифметичні (\bar{X}), стандартне відхилення (S) і коефіцієнти варіації (V) кількісних ознак батьківських форм (Гном 1, Верхняцьке 32) та їх реципрокних гібридів F_1 , F_2 .

Батьківські форми за ознаками, що визначають морфоструктуру рослин, істотно відрізнялися між собою. Зокрема за висотою рослин донор короткостеблості Гном 1 ($\bar{X}=104,0$ см) був удвічі нижчим за високорослий сорт Верхняцьке 32 ($\bar{X}=211,0$ см). За продуктивністю рослин та крупністю зерна Гном 1 істотно ($P<0,001$) поступався сорту Верхняцьке 32. За ознаками колоса істотно ($P<0,001$) різниця встановлена по ознаках «число зерен» та «маса зерна з колоса».

Найбільшу варіабельність проявили ознаки: число продуктивних стебел, продуктивність рослини і головного колоса.

Таблиця 1

Мінливість кількісних ознак в ряду ранніх поколінь (F₁-F₂) гібридної популяції Гном 1 і Верхняцьке 32

Показники	Висота рослин, см		Число стебел, шт.		Маса 100 зерен, г		Маса зерен з рослини, г		Ознаки колоса							
									довжина, см		число квіток, шт.		число зерен, шт.		маса зерен з колоса, г	
	1		2		3		4		5		6		7		8	
	→	←	→	←	→	←	→	←	→	←	→	←	→	←	→	←
Верхняцьке 32																
\bar{X}	211,0 ^{***}		10,7		4,6 ^{***}		27,2 ^{***}		11,1		73,5		62,0 ^{***}		2,6 ^{***}	
S	15,5		4,8		0,6		12,4		1,5		8,7		9,1		0,5	
V,%	7,3		44,5		12,2		45,5		13,5		11,9		14,7		20,0	
F ₁																
\bar{X}	103,4	102,4	14,9 ^{***}	9,9	4,3 ^{**}	3,6	28,4 ^{***}	16,8	11,5	11,8	76,6	84,5 ^{***}	51,1	52,1	1,9	1,8
S	9,5	7,7	5,0	4,5	0,7	0,6	13,0	5,8	1,7	1,7	11,5	11,3	13,1	14,5	0,6	0,5
V,%	9,1	7,5	33,9	46,0	16,6	16,9	45,8	34,6	15,2	14,4	15,0	13,4	25,7	27,9	30,8	25,0
F ₂																
\bar{X}	127,2 ^{***}	117,1	11,9	12,4	3,8 ^{**}	3,4	20,4	22,5	10,6	13,5 ^{**}	77,1	82,7 ^{***}	47,4	51,8	1,7	1,9
S	42,7	26,3	4,9	6,1	0,7	0,6	10,0	11,3	1,6	1,8	10,2	10,1	12,6	12,4	0,5	0,5
V,%	33,5	22,4	41,1	49,7	19,8	16,8	49,2	50,3	15,4	13,6	13,3	12,2	26,5	23,9	26,6	28,3
Гном 1																
\bar{X}	104,0		13,5 ^{**}		3,7		19,1		10,7		72,1		44,5		1,4	
S	6,0		4,0		0,5		6,8		1,4		9,9		10,9		0,4	
V,%	5,8		29,7		14,5		35,7		13,5		13,8		24,5		27,2	

→ - пряме схрещування (В32/Г1)

← - зворотне схрещування (Г1/В32)

* ** *** істотність при рівнях значимості 0,05, 0,01 і 0,001 відповідно

Середні арифметичні висоти рослин реципрокних гібридних популяцій F_1 від схрещування високорослого сорту Верхняцьке 32 з донором короткостеблості Гном 1 проявили чітке домінування ознаки низького стебла рослин (103,4 і 102,4 см відповідно). Згідно з законами мірностями спадкування кількісних ознак середня арифметична F_1 набуває проміжного значення між очікуваними середніми арифметичними батьківських форм [5], тобто в нашому випадку вона повинна була б знаходитися приблизно на рівні 150 см. Але завдяки дії домінантного гена короткостеблості Г1 [4] висота рослин знизилась від рівня теоретично очікуваної середньої реципрокних гібридів F_1 на 40-50 см.

У популяції F_2 В32/Г1 варіювання висоти рослин дорівнювало $V=33,5 \pm 2,7\%$, а розмах мінливості – $\text{lim} = 84 - 218$ см, що не виходило за межі $\pm 3s$. Співвідношення короткостеблих до високорослих форм встановлено як 3:1 ($\chi^2=0,63$ при $P<0,001$), що відповідає моногібридному схрещуванню (табл. 2).

Таблиця 2

Аналіз розщеплення в F_2 В32/Г1 висоти рослин озимого жита методом хі-квадрат при моногібридному схрещуванні

Дані	Рослини з коротким стеблом (ННН; ННн) (≤ 120 см)	Рослини з довгим стеблом (ннн) (≥ 121 см)	Сума
Експериментальні (р)	55	22	77
Теоретично очікувані (g) при розщепленні 3 : 1	58	19	77
Відхилення експериментальних даних від теоретично очікуваних (d)	-3	+3	0
Квадрат відхилення (d^2)	9	9	-
Відношення квадрату відхилення до теоретично очікуваних даних (d^2/g)	$9/58 = 0,155$	$9/19 = 0,474$	0,629

Коефіцієнт варіювання досліджуваного показника реципрокної популяції F_2 Г1/В32 істотно ($P<0,001$) був меншим від F_2 В32/Г1. Розподіл варіювання висоти рослин F_2 Г1/В32 виходив за межі $+3s$ у напрямку високорослої форми В32, тобто проявляв правосторонню асиметричність. Розподіл рослин на яруси у гібридів F_2 виявився близьким до очікуваного 3:1 ($\chi^2=1,44$ при $P<0,001$) (табл.3).

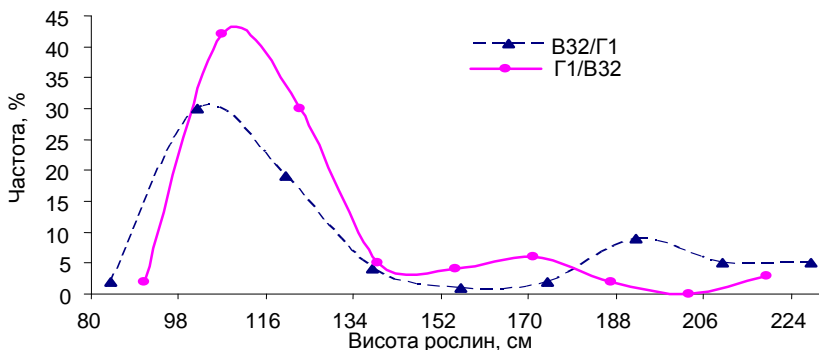


Рисунок 1. Розподіл висоти рослин гібридів F₂

Таблиця 3

Аналіз розщеплення в F₂ Г1/В32 висоти рослин озимого жита методом хі-квадрат при моногібридному схрещуванні

Дані	Рослини з коротким стеблом (ННН; ННhl) (≤120 см)	Рослини з довгим стеблом (hlhl) (≥ 121 см)	Сума
Експериментальні (р)	76	18	94
Теоретично очікувані (g) при розщепленні 3 : 1	71	23	94
Відхилення експериментальних даних від теоретично очікуваних (d)	+5	-5	0
Квадрат відхилення (d ²)	25	25	-
Відношення квадрату відхилення до теоретично очікуваних даних (d ² /g)	25/71 = 0,352	25/23 = 1,087	1,439

Експериментально доведено, що висота рослин між схрещуваннями зразками Г1 і В32 обумовлена одним домінантним геном.

На рис. 1 показані криві розподілу висоти рослин F₂ від схрещувань високорослого сорту Верхняцьке 32 з донором домінантної короткостеблості Гном 1. Модальний клас кривої висоти рослин обох гібридних популяцій F₂ виявився зміщеним вліво від середньої арифметичної ($x > M_0$), а розподіл ознаки виявився витягнутим у напрямку високорослої форми. Специфічна асиметричність варіювання висоти рослин F₂ обумовлена моногенним характером розщеплення за висотою рослин.

За ознакою продуктивної кущистості між батьківськими формами встановлена істотна відмінність ($P < 0,01$), у високорослого сорту В32 середнє значення кількості стебел становило 10,7 шт, у донора короткостеблості Г1 - 13,5 шт. У реципрочних гібридів F_1 проявився ефект домінування високого числа стебел за використання сорту В32 як материнської форми ($P < 0,001$). У гібридів F_2 продуктивна кущистість проявила проміжне значення та реципрочного ефекту не виявила. Розподіл варіантів кількості стебел в першому і другому гібридних поколіннях наближався до нормального; ознака у значній мірі обумовлена впливом внутрішньосортової мінливості і проявляє високу реакцію на зміну умов зовнішнього середовища, тому коефіцієнти варіації коливались від 30 до 50%. Такий прояв продуктивної кущистості і характер розподілу варіантів у гібридних популяціях сприятливий для сполучення в одному генотипі генів короткостеблості і високої продуктивної кущистості і співпадає з концепцією генетичного покращення озимого жита.

Відмінність за масою 100 зерен з рослини між сортом В32 і донором короткостеблості Г1 становить 0,9 г, що статистично ймовірно при $P < 0,001$. У першому і другому поколінні гібридів крупність зерен з рослини виявилася істотно меншою ($P < 0,01$), коли за материнську форму взято Гном 1. Маса 100 зерен, яка визначає продуктивність зерна з колоса і рослини, обумовлена середньою фенотипічною мінливістю ($V = 12-20\%$), що дає підстави для проведення ефективного добору за цією ознакою.

В дослідженнях більш продуктивним виявився сорт озимого жита Верхняцьке 32, в якого середнє значення маси зерна з рослини становило 27,2 г, у донора короткостеблості Гном 1 – 19,1 г. Між реципрочними гібридами F_1 встановлена істотна різниця ($P < 0,001$) за досліджуваним показником, залучення В32 за материнську форму збільшує продуктивність гібридних рослин при схрещуванні з донором Г1. Аналіз гібридів F_2 реципрочного ефекту не виявив, а ознака спадкувалася по проміжному типу з ухилом у напрямку короткостеблої форми. Коефіцієнти варіювання гібридів F_2 не виявили істотної різниці, а розподіл продуктивності рослин у F_2 В32/Г1 виходив за межі $+3s$ у напрямку високорослої форми В32, тобто проявляв правосторонню асиметричність. Маса зерна з рослини є комплексним вираженням багатьох складових елементів урожайності, зокрема – продуктивної кущистості і маси зерна з колоса. На ознаку «маса зерна з рослини» в значній мірі впливають зовнішні умови, тому при доборах високопродуктивних форм слід враховувати інші, більш стабільні елементи структури урожаю, що обумовлюють даний показник, наприклад – число зерен у колосі і їх крупність.

Донор домінантної короткостеблості має досить довгий колос та не поступається за цим показником сорту Верхняцьке 32. У реципрокних гібридів F_1 за довжиною колоса не встановлено істотної різниці між собою та в порівнянні з батьківськими формами. У гібрида F_2 Г1/В32 за середнім значенням довжини колоса проявився ефект гетерозису (13,5 см), що перспективно для селекції озимого жита. Коефіцієнти варіації не виходили за межі (13,5-15,4%), що свідчить про стабільність прояву показника та можливість ефективного добору довгоколосих і короткостеблих форм із гібридних популяцій з донором Г1.

Число квіток у колосі – важливий елемент продуктивності колоса і рослини, оскільки від їх чисельності залежить урожай зерна. Між сортом В32 (73,5 шт.) і донором короткостеблості Г1 (72,1 шт.) не встановлено істотної різниці. Число квіток у колосі – ознака, яка проявляє чітко виражений материнський ефект спадкування в реципрокних схрещуваннях F_1 і F_2 , залучення до схрещування донора Гном 1 істотно ($P < 0,001$) збільшує число квіток у гібридних популяціях. Коефіцієнти варіювання (%) цієї ознаки, переважно, невисокі – менше 15%, тому можна припустити, що генетичні чинники виявляють незначний вплив на внутрішню популяційну мінливість числа квіток у колосі.

Число зерен у колосі – один із головних елементів структури врожаю, що визначає продуктивність колосу. Ця ознака в залежності від батьківської форми, комбінації схрещування, а також від умов у період квітання і утворення зерна, проявила середню і високу варіабельність ($V = 14,7-27,9\%$). В колосі сорту Верхняцьке 32 в середньому 60,0 шт. зерен, а в колосі донора домінантної короткостеблості Гном 1 – 44,5 шт. Спадкування числа зерен у колосі гібридних популяцій F_1 , F_2 проявляло проміжний характер. Переважна більшість гібридних популяцій проявляли негативну асиметрію розподілу числа зерен у колосі при зміщенні модального класу вправо від середньої арифметичної. Тобто, в гібридних популяціях передбачається ефективний добір за високим числом зерен у колосі, що необхідно враховувати при селекційному вдосконаленні озимого жита.

Маса зерна з колоса залежить від числа зерен і їх крупності. Середнє значення маси зерна з колоса в сорту В32 становила 2,6 г, а в донора Г1 – 1,4 г, різниця істотна при $P < 0,001$. Спадкування маси зерна з колоса в F_1 і F_2 проявляло проміжний характер. Ця ознака має високу фенотипічну мінливість – коефіцієнти варіації коливались від 20 до 30,8%. Це свідчить про можливість проведення добору за високою масою зерна з колоса в гібридних комбінаціях.

Збільшити ефективність селекції можливо, якщо добір батьківських форм проводити з урахуванням взаємопов'язаної мінливості ознак. Із цією

метою практикується вивчення кореляцій. Для вивчення взаємної обумовленості в мінливості двох ознак використовували парний коефіцієнт кореляції, а для вивчення структури зв'язку всіх ознак – метод кореляційних плеяд і «максимального кореляційного шляху». В основу методу закладений факт, що ознаки організму пов'язані одна з одною кореляціями не хаотично, а утворюють деякі скупчення, групи [6].

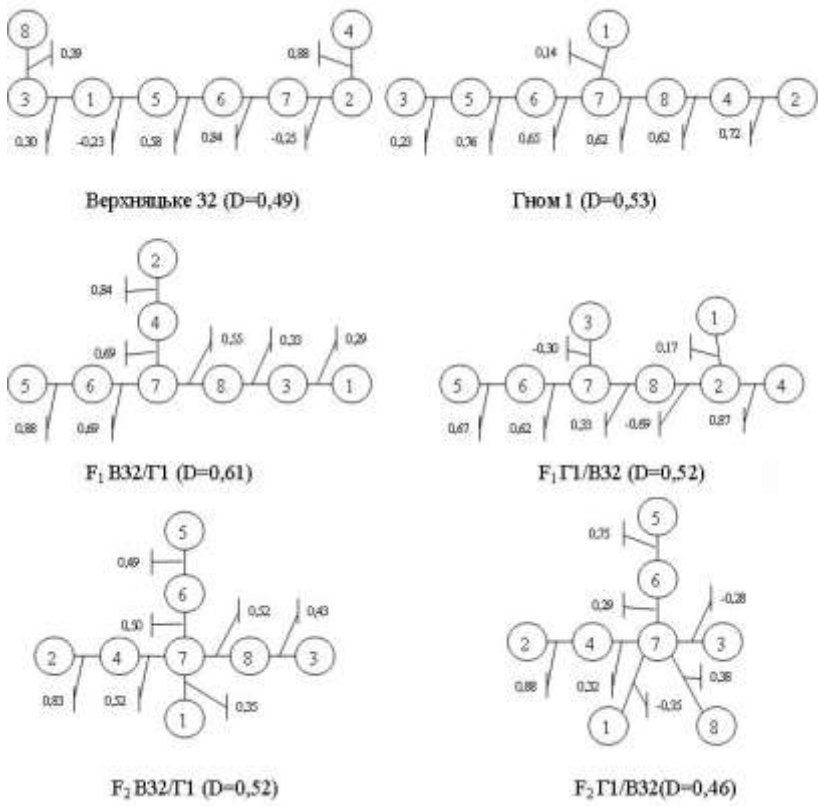
Плеяди можуть вибудовуватись на різних рівнях зв'язку, але найбільш інтенсивне їх вираження зазвичай відбувається при $r \geq 0,6-0,7$, на рівні $r \geq 0,9$ більшість плеяд розпадається. Для характеристики рівнів зв'язку введені такі показники: «потужність плеяди» (G) – кількість ознак, що входять до плеяди та «міцність плеяди» (D) – середнє арифметичне із всіх внутрішньоплеядних коефіцієнтів кореляції [7].

Спосіб виділення кореляційних плеяд простий, проте обумовлений деяким суб'єктивізмом, тому що вибір того чи іншого рівня зв'язку для побудови кореляційного кола довільний і виділення плеяд проходить стрибкоподібно. Побудова дендриту способом «максимального кореляційного шляху» забезпечує виділення плеяд саме на тому рівні зв'язку, на якому вони вперше проявляються.

На рис. 2 наведені дендрити батьківських форм – Верхняцьке 32 і Гном 1 та їх реципрокних гібридів F_1 , F_2 . У сорту Верхняцьке 32 пряму залежність висоти рослин встановлено з масою 100 зерен ($r = 0,30$) та зворотну з довжиною колоса ($r = -0,23$), проте ці кореляції були не істотні. У донора домінантної короткостеблості Гном 1 також істотних кореляцій середньої висоти рослин з іншими ознаками не виявлено. Порівняно низькі коефіцієнти кореляції і варіації (r і $V, \%$) свідчать про випадок жорсткої генотипічної обумовленості ознак [8], це ілюструє слабка залежність і низька мінливість висоти рослин у донора короткостеблості Гном 1 і сорту Верхняцьке 32.

Істотні парні прямі взаємозв'язки виявили між собою ознаки головного колосу у В32 – так довжина колосу визначала число квіток ($r = 0,58^{***}$), а та в свою чергу число зерен у колосі ($r = 0,84^{***}$). Продуктивність рослин сорту Верхняцьке 32 істотно визначало число стебел ($r = 0,88^{***}$).

Донор короткостеблості Гном 1 мав одну з найбільш міцних плеяд ($D = 0,53$). Число зерен у колосі донора Г1 проявляло високі істотні парні коефіцієнти кореляції з числом квіток ($r = 0,65^{***}$) та масою зерна з колоса ($r = 0,62^{***}$). Також високі істотні прямі взаємозв'язки встановлені між довжиною колоса і числом зерен ($r = 0,76^{***}$); масу зерен з рослини обумовлювала маса зерна з колоса ($r = 0,62^{***}$) і число продуктивних стебел ($r = 0,72^{***}$). Побудова парних коефіцієнтів кореляції кількісних ознак донора Гном 1 у структуру «ланцюг» підтверджує високий рівень зв'язку між ними.



- | | |
|--------------------------------|-------------------------------|
| 1. Висота рослин, см | 5. Довжина колоса, см |
| 2. Число стебел, шт. | 6. Число квіток у колосі, шт. |
| 3. Маса 100 зерен з рослини, г | 7. Число зерен у колосі, шт. |
| 4. Маса зерен з рослини, г | 8. Маса зерен з колоса, г. |

Рисунок 2. Дендрит «максимального кореляційного шляху» батьківських форм Верхняцьке 32 і Гном 1 та їх гібридів F₁, F₂

*, **, *** істотність при рівнях значимості 0,05, 0,01 і 0,001 відповідно

Гібридні популяції F₁ і F₂ проявляли різноманітні кореляції між складовими елементами продуктивності жита, в залежності від реципрокної форми. Ознакою – індикатором виступало число зерен у колосі, яке визначало масу зерен з колоса ($r = 0,33 - 0,55$), масу зерен з рослини ($r =$

0,32 - 0,69), та на яку істотний вплив здійснювало число квіток у колосі ($r = 0,29 - 0,69$). У другому поколінні знизилася міцність кореляційних плеяд – $D = 0,52$ у F_2 В32/Г1 та $D = 0,46$ у F_2 Г1/В32, які набули структури за типом «зірки», що характерно для середніх рівнів зв'язку.

Висновки. Дослідженнями встановлено, що висота рослин між схрещуваними зразками Г1 і В32 обумовлена одним домінантним геном.

- Статистичний аналіз реципрокних гібридних популяцій свідчить про те, що ген-супресор Н1, який контролює ознаку короткостеблості, здійснює безпосередній вплив на прояв господарсько цінних ознак у гібридів F_1 і F_2 озимого жита.

- Аналіз середніх арифметичних селекційних ознак у гібридів F_1 виявив реципрокний ефект за ознаками продуктивної кущистості та маси зерна з рослини, а ознаки головного колосу проявили проміжне спадкування та реципрокного ефекту не виявили. Різниця прямого і зворотного схрещування проявилася в другому поколінні за ознаками: висота рослин, маса 100 зерен з рослини, довжина колосу, число квіток, число зерен.

- Донор Гном 1 утворює міцну кореляційну плеяду селекційних ознак, що формують урожай. Встановлена жорстка генотипова обумовленість висоти рослин.

- У другому поколінні знижується міцність кореляційних зв'язків між ознаками, а число зерен у колосі проявляє визначальну роль у побудові кореляційної плеяди.

Список використаних джерел

1. *Бороевич С.* Принципы и методы селекции растений / С. Бороевич. – М. : Колос, 1984. – 344 с.
2. *Жученко А. А.* Экологическая генетика культурных растений / А.А. Жученко. – Кишинев : Штиинца, 1980. – 588 с.
3. *Касьяненко А.И.* Влияние одностороннего отбора на систему взаимосвязей в популяции / А. И. Касьяненко, В. П. Головин // Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. – М., 1978. – С. 28 – 36.
4. *Скорик В.В.* Рекуррентная селекция озимой ржи на короткостебельность / В.В. Скорик // Селекция и семеноводство. – 1986. – Вып. 61. – С. 14 – 18.
5. *Рокицький П.Ф.* Введение в статистическую генетику / П.Ф. Рокицький. – Мн.: Вышэйшая школа, 1974. – 448 с.
6. *Терентьев П. В.* Метод корреляционных плеяд / П.В. Терентьев // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1959. – № 9. – С. 137 – 141.

7. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике / В.М. Шмидт. – Л. : Изд.-во Ленинградского университета, 1984. – 288 с.
8. Матвиенко В.С. Корреляционные плеяды и селекционный отбор / В.С. Матвиенко // Селекция, биохимия и биофизика : тр. молод. науч. сотрудн. – М., 1971. – Вып. 3. – Ч. 1 – С. 71 – 80.

Описаны проблемные вопросы селекции озимой ржи на устойчивость к полеганию, а именно: привлечение короткостебельного донора к скрещиванию, определены изменчивость, наследование и отбор константных короткостебельных форм из ранних гибридов. Ген – супрессор HI, который контролирует признак короткостебельности, осуществляет прямое влияние на проявление хозяйственно ценных признаков у гибридов F₁ и F₂ озимой ржи. Донор Гном 1 образует крепкую корреляционную плеяду селекционных признаков, которые формируют урожай. Установлена жесткая генотипичная обусловленность высоты растений.

The problem questions of selection of winter rye on stability to lodging, namely: bringing in shortness donor to crossing, certain changeability, inheritance and selection of constant shortness forms from early hybrids are described. Gene – suppressor HI, which controls the shortness' sign, carries out direct influence on the manifestation of economic-valuable signs in the hybrids F₁ and F₂ of winter rye. The donor Gnome 1 forms the strong correlation pleiad of selection signs which form a harvest. The strong genotypical conditionality of plants' height is set.