

УДК 633.11:575.116

Г.О. ЧЕБОТАР¹, І.І. МОЦНИЙ², С.В. ЧЕБОТАР¹, Ю.М. СИВОЛАП¹

¹ Південний біотехнологічний центр в рослинництві НААНУ

² Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення

ВПЛИВ АЛЕЛІВ ГЕНІВ КОРОТКОСТЕБЛОВОСТІ ТА ГЕНА *Ppd-D1* НА АГРОНОМІЧНІ ОЗНАКИ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ

*Досліджені показники агрономічних ознак короткостеблових аналогів сортів м'якої пшениці Кооператорки, Одеської 3, Одеської 51, Степняка, у яких ідентифіковані за допомогою ПЛР алелі генів короткостебловості та гена чутливості до фотоперіоду *Ppd-D1*. Встановлені достовірні відмінності між батьківськими формами та короткостебловими аналогами за висотою рослин, масою тисячі зерен, темпом розвитку та елементами структури врожаю. Порівняння фенотипових та генотипових кореляцій між ознаками дозволило виявити їх неоднозначність, проте кореляції між висотою і продуктивністю рослини були позитивні. У короткостеблових морфотипів виявлена помірна позитивна кореляція між озерненістю рослини та МТЗ.*

Ключові слова: м'яка пшениця, ПЛР-аналіз, гени короткостебловості, *Ppd-D1*, агрономічні ознаки

Вступ. Продуктивність пшениці на півдні України за 90-річний період селекції суттєво зросла з 24,6 до 47,5 ц/га [1], а генетичний потенціал її врожайності сягає 100 ц/га та вище [2]. Збільшення врожаїв було отримано, зокрема, завдяки поліпшенню рослин залученням генів короткостебловості (*Rht*). Це зумовило зміну низки елементів продуктивності, які є складними полігенними ознаками та часто пов'язані між собою небажаними кореляціями [3].

Кореляція висоти рослини з елементами продуктивності знаходиться під впливом як зовнішніх умов [4], так і генетичних детермінант [1] і в обох випадках регулюється компенсаторними механізмами цих елементів. Тому для успішного залучення в селекцію визначених алелів *Rht*-генів або їх поєднань ("пірамід генів карликовості") важливі ідентифікація та детальне вивчення впливу цих алелів на сільськогосподарсько значимі ознаки.

Ген короткостебловості *Rht8* та ген нечутливості до фотоперіоду *Ppd-D1* зчеплені на хромосомі 2D [5] на відстані 20,9 сМ, що обговорювалось Песцовою та інш. [6]. Зчеплене успадкування алелів *Rht8c* та *Ppd-D1a*

зумовлює селективні переваги генотипів пшениці в регіоні півдня Європи, як показано групою авторів [5]. Наявність у генотипах сортів домінуючих алелів *Ppd*-генів сприяє скороченню тривалості вегетаційного періоду, що створює рослинам можливість уникати посух та високих температур у період наливу зерна [7].

Метою роботи було визначення різниці за кількісними ознаками рослини та головного колоса у низькорослих аналогів сортів, що мають різні алелі генів короткостебловості *Rht8*, *Rht-B1*, *Rht-D1* та гена чутливості до фотоперіоду *Ppd-D1*.

Матеріал і методика. Матеріалом для дослідження слугували короткостеблові аналоги: Кооператорка К-90, Кооператорка К-70, Одеська 3 К-75, Одеська 51 К-73 і Степняк 2К (КАСС – за термінологією оригіатора [8]), рекурентні батьки (Кооператорка, Одеська 3, Одеська 51 і Степняк), донори *Rht*-генів (Безоста 1, Одеська напівкарликова (ОНК) і Краснодарський карлик 1*), а також сорт-стандарт Альбатрос одеський. Досліджували також лінії сортів Гостіанум 237 і Одеська 16, які зустрічаються у родоводі рекурентних форм. Так, сорт Гостіанум 237 схрещували з Кооператоркою, що призвело до створення сортів Одеська 3 та Одеська 16, останній з яких входить до родоводу сортів Одеська 51 і Степняк [9]. Сорти-аналоги створені у 90-х роках минулого століття В. В. Хангільдіним шляхом схрещування з донорами генів короткостебловості: ОНК чи Краснодарський карлик 1 та 6-кратного беккросування рекурентними формами [10]. За аналогами збережені назви, надані їм оригіатором матеріалу. За виключенням сорту Степняк, всі зразки представлені лініями, дібраними В.В. Хангільдіним. У процесі роботи з гетерогенного за морфологією зразка сорту Степняк виділено лінії, які відрізняються висотою, апелями гена *Rht8* та наявністю остей.

Ідентифікацію алелів *Rht*-генів виконували як описано [11]. ДНК виділяли з етиольованих паростків пшениці за стандартною методикою [12].

ПЛР-аналіз генів короткостебловості *Rht-B1* та *Rht-D1* проводили згідно рекомендацій [13]. За допомогою ПЛР-аналізу мікросателітного локусу *Xgwm261* визначали алелі гена *Rht8*, як описано Korzun та співавт. [14] з урахуванням рекомендацій [15]. Для визначення алелю *Rht-B1e* додатково застосовували тестування паростків на чутливість до гіберелової кислоти [16]. Алелі *Ppd-D1* гена визначали як рекомендовано [17]. Продукти ампліфікації ДНК досліджуваних зразків, що були отримані в результаті ПЛР, фракціонували у 10%-денатуруючому поліакриламідному гелі з 8 М сечовиною. Візуалізацію продуктів ампліфікації проводили згідно [18]. Розміри ампліфікованих фрагментів обчислювали з використанням програми Image Master 1 D Elite та маркеру молекулярної маси pBlueScript/Mspl [19].

* – у дослідженні використано зразок Карлик 1 (№ UA0102183 за каталогом НЦ ГРРУ), у зв'язку з тим, що насіння оригіалу, з яким працював В. В. Хангільдін, втрачене.

Польові спостереження проводили протягом 2004-2009 рр. Насіння висівали стандартним широкорядним методом ручними саджалками у трьох повторностях по 2 рядки завдовжки 1 м. Агротехніка типова для півдня України, попередник – чорний пар. Підживлювали аміачною селітрою (N 30 кг/га) навесні по таломерзлому ґрунту.

Умови вегетації за період досліджень були різноманітні, хоча загалом досить сприятливі для озимої пшениці. Лише в квітні 2009 р. спостерігалась сильна посуха. Загалом, зафіксована більша кількість опадів та морозних днів у 2009 році та середня температура у весняно-літній період була вища на 1°C, ніж у 2008 р.

Під час вегетації, збирання та обмолоту рослин визначали наступні ознаки: "висота рослин" (ВР), "довжина стебла" (h), "дата колосіння" (ДК), "дата цвітіння" (ДЦ), "маса 1000 зерен" (МТЗ), "продуктивне кушіння" (ПК), "кількість зерен з підгонів" (ЗП), "маса зерен з підгонів" (МЗП), "кількість зерен з рослини" (ЗР), "маса зерен з рослини" (МЗР), "довжина колоса" (l), "відношення довжини колоса до довжини стебла" (l/h), "кількість колосків у колосі" (ККК), "кількість зерен у колосі" (ЗК), "кількість зерен у колоскові" (ЗКк), "маса зерна з колоса" (МЗК), "щільність колоса" (D), "коефіцієнт синхронності розвитку паростків" (Кс). Останній показник визначали згідно [20].

Статистичну обробку результатів дослідження проводили методами кореляційного і дисперсійного аналізу [21] за програмою Statistica 8. У відповідності з [22] для проведення кореляційного аналізу досліджуваний у роботі матеріал був поділений за висотою рослин на три відносно однорідні морфофізіологічні групи (морфотипи). Високорослі форми без генів короткостебловості (тобто мають алелі дикого типу, позначені "a"): Кооператорка, Гостіанум 237, Одеська 16, Одеська 3 та високоросла лінія Степняк. Лінії Кооператорка К-90, Одеська 51, Безоста 1 та середньоросла лінія сорту Степняк є носіями алелю *Rht8c* та представляють групу середньорослих форм. До низькорослих форм віднесли лінії з двома генами короткостебловості: ОНК, Карлик 1, Альбатрос одеський, Кооператорка К-70, Одеська 3 К-75, Одеська 51 К-73, Степняк 2К. По кожному морфотипу визначали фенотипову кореляцію – r_{ph} (одиниця виміру ознаки – рослина). За усім масивом даних визначали генотипову кореляцію – r_G (одиниця виміру ознаки – середнє значення по лінії). При цьому в таблицях і в тексті статті коефіцієнти кореляції позначені однією зірочкою (*) – вірогідні при $P=0,05$, – двома зірочками (**) – вірогідні при $P=0,01$.

Результати й обговорення. *Ідентифікація алелів генів короткостебловості.* За допомогою молекулярних маркерів визначені алелі генів короткостебловості у ліній-аналогів (дані наведені у таблиці 1). Лінії, що мають за локусом *Xgwm261* фрагмент ампліфікації 192 п.н., є носіями алелю *Rht8c*, який відповідає короткостебловому фенотипу. Це підтверджується даними родоводів ліній і зниженням висоти рослин. Лінія Гостіанум 237 є носієм алелю *Rht8a* (фрагмент ампліфікації довжиною 164 п.н.). У лінії Одеська 16 виявлено фрагмент 214 п.н. за локусом *Xgwm261* (у статті позначено *Rht8x*).

Таблиця 1

Характеристика матеріалу за алелями генів короткостебловості, *Ppd-D1* та окремими ознаками рослин, 2004-2009 рр.

Лінія	Генотип	Висота рослин, см				ДК ^m		ДЦ ^m		МТЗ, г		
		2004	2005	2008	2009	2004	2009	2004	2009	2005	2008	2009
Рекурентні сорти та їх короткостеблові аналоги												
Кооператорка	<i>Rht8a; Rht -B1a; Rht -D1a; Ppd-D1b</i>	152	137	167	133	18	19	25	22	33,3	31,2	28,4
Кооператорка К-90	<i>Rht8c; Rht -B1a; Rht -D1a; Ppd-D1a</i>	90	115	135	100	14	16	22	20	36,0	40,6	35,0
Кооператорка К-70	<i>Rht8c; Rht -B1e; Rht -D1a; Ppd-D1a</i>	55	75	87	67	13	15	21	20	30,4	31,7	32,1
Одеська 3	<i>Rht8a; Rht -B1a; Rht -D1a; Ppd-D1b</i>	136	126	146	123	24	19	31	24	41,9	34,3	34,5
Одеська 3 К-75	<i>Rht8c; Rht -B1b; Rht -D1a; Ppd-D1a</i>	86	89	113	85	15	16	20	20	35,9	34,3	32,8
Одеська 51	<i>Rht8c; Rht -B1a; Rht -D1a; Ppd-D1a</i>	110	106	124	86	13	18	20	21	41,4	40,8	32,6
Одеська 51 К-73 ^h	<i>Rht8c; Rht -B1a/e; Rht -D1a/b; Ppd-D1a</i>	102	99	111	80	14	19	21	23	37,9	34,7	31,8
Степняк [#]	<i>Rht8x; Rht -B1a; Rht -D1a; Ppd-D1a</i>	124	123	136	113	15	17	22	21	48,2	33,2	36,3
Степняк 2К	<i>Rht8c; Rht -B1a; Rht -D1b; Ppd-D1a</i>	105	102	104	86	14	18	22	22	38,1	32,2	33,0
Донори короткостебловості, вихідні форми та стандарт												
Безоста 1	<i>Rht8c; Rht -B1a; Rht -D1a; Ppd-D1a</i>	109	102	120	95	18	18	24	21	–	38,1	36,2
Карлик 1	<i>Rht8c; Rht -B1b; Rht -D1a; Ppd-D1a</i>	–	–	94	73	–	16	–	20	–	35,2	29,3
ОНК	<i>Rht8c; Rht -B1e; Rht -D1a; Ppd-D1a</i>	87	87	84	64	14	19	21	22	35,6	32,8	31,1
Гостіанум 237	<i>Rht8a; Rht -B1a; Rht -D1a; Ppd-D1b</i>	127	132	–	135	20	23	28	26	–	–	32,5
Одеська 16	<i>Rht8x; Rht -B1a; Rht -D1a; Ppd-D1b</i>	144	133	–	132	20	19	28	24	–	–	34,9
Альбатрос	<i>Rht8c; Rht -B1a; Rht -D1b; Ppd-D1a</i>	108	93	104	104	13	17	21	21	31,9	29,5	30,4
НІР _{0,05}				15	8		3		2		5,3	4,2
P, %				1,3	2,6		1,3		1,0		2,0	1,1
p ^m _л , %				85,8	80,1		21,8		22,6		–	13,2

Примітки. – висота найвищої рослини ділянки; – дати колосіння (ДК) та цвітіння (ДЦ) у травні; ^m – лінія гетерогенна; # – високоросла лінія

Відомо, що такий продукт ампліфікації виявляється у стародавніх українських [9] та аргентинських сортів м'якої пшениці [23], але не встановлено, з яким саме алелем гена *Rht8* цей алель косяєгредує.

Встановлено, що у безостого сорту Степняк вищеплюються остисті рослини. Виявлена гетерогенність цього сорту по мікросателітному локусу *Xgwm261*. В результаті індивідуального добору, який супроводжувався молекулярно-генетичним контролем, на основі вихідного сорту Степняк створено лінії з визначеним алельним складом за локусом *Xgwm261* (неопубліковані дані). Слід зазначити, що створена В.В. Хангільдіним лінія Степняк 2К – остиста, має алель 192 п.н. за локусом *Xgwm261* та ген *Rht-D1b* і її висота дорівнює 86 см.

Алель *Rht-B1e* виявляли у ліній в тому випадку, коли не тестовано *Rht-B1b* та *Rht-D1b* алелів, але за даними тесту на чутливість паростків до дії гіберелової кислоти рослини не були чутливими. Тобто, методом виключення встановлено присутність *Rht-B1e* алелю, що підтверджувалося родо-водом.

Ідентифікація алелів гена Ppd-D1. За допомогою двох пар праймерів до гена *Ppd-D1* у ліній-аналогів та сортів, у яких є алель *Rht8c*, детектовано також алель *Ppd-D1a*, котрий сприяє нечутливості рослин до фотоперіоду. Стародавні сорти Кооператорка, Одеська 3, Одеська 16 та Гостіанум 237 визначені за допомогою ПЛР-аналізу як чутливі до фотоперіоду, тобто мали фрагмент ампліфікації 414 п.н., що відповідає *Ppd-D1b* алелю (рис.).

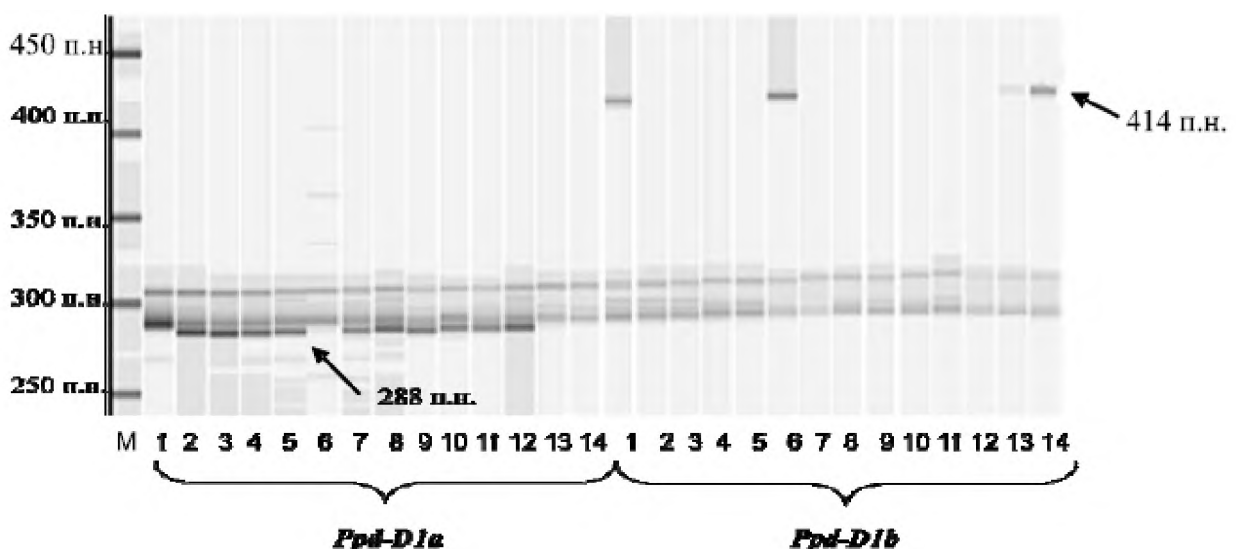


Рис. Електрофоретичний розподіл у 10% ПААГ продуктів ампліфікації, отриманих за допомогою ПЛР ДНК ліній м'якої пшениці з праймерами до локусу *Ppd-D1*: 1. Кооператорка; 2. Кооператорка К-90; 3. Кооператорка К-70; 4. Одеська 51; 5. Одеська 51 К-73; 6. Одеська 3; 7. Одеська 3 К-75; 8. Степняк; 9. Степняк 2К; 10. Безоста 1; 11. Карлик 1; 12. ОНК; 13. Одеська 16; 14. Гостіанум 237

Результати польових досліджень та їх обговорення. Лінії, в генотипах яких детектовано алелі *Rht8c* та *Ppd-D1a*, характеризувались більш ранніми строками колосіння та цвітіння, ніж їх високорослі рекурентні батьки.

Загалом, у роки спостережень КАСС суттєво відрізнялись висотою рослин та значеннями інших ознак, зокрема періодом вегетації і МТЗ від рекурентних форм, сортів-донорів *Rht*-генів та сорту-стандарту Альбатрос одеський (табл. 1). При цьому варіація умов вегетації по роках суттєво позначилась на досліджуваних ознаках.

За даними чотирьох років спостережень комплекс алелів *Rht8c+Ppd-D1a* зменшував ВР в середньому на 25%, збільшував МТЗ на 17% та скорочував тривалість періоду вегетації. Комплекс алелів *Rht8c+Ppd-D1a+Rht-B1e* суттєво зменшував висоту рослин (на 36%) і негативно впливав на МТЗ, зменшуючи її в середньому на 15% при порівнянні з рослинами одного генотипу – носіями *Rht8c+Ppd-D1a* алелів. Щодо комплексів алелів досліджуваних генів короткостебловості та алелю *Ppd-D1a*, то вони зменшували висоту рослин, сильніше ніж окремі гени. Так, комплекс генів *Rht8c+Ppd-D1a+Rht-B1e* зменшував висоту рослин в середньому на 52%, а комплекс *Rht8c+Ppd-D1a+Rht-B1b* на 30% у порівнянні з високорослими та чутливими до фотоперіоду рослинами.

Відомо [3, 4], що успіхи селекції ХХ століття, які зумовлені, головним чином, введенням генів карликовості в селекційні програми за часів "Зеленої революції", спричинені кардинальною перебудовою архітекtonіки рослини шляхом переважного розвитку генеративних органів, що має прямий вплив на кількість зерен колоса (ЗК). При цьому ЗК збільшилась за рахунок зростання кількості зерен в колоскові (ЗКк) більшою мірою, ніж за рахунок кількості колосків у колосі (ККК) [24].

Щодо впливу *Rht*-генів на МТЗ та ролі останньої в підвищенні продуктивності сучасних сортів літературні дані суперечливі. Одні автори вважають, що ця ознака істотно зросла разом з урожайністю [3], інші – що вона змінилась незначно [1, 4] або навіть суттєво зменшилась [25]. Нами показано (табл. 1), що привнесення алелів *Rht8c* – гена короткостебловості та *Ppd-D1a* – нечутливості до фотоперіоду у генотип сорту Кооператорка, результатом якого стало створення лінії-аналога Кооператорки К-90, призвело до збільшення МТЗ при вирощуванні матеріалу в широкорядному посіві.

Слід зазначити, що лінія-аналог Кооператорка К-90 за МТЗ перевищувала свій більш короткостебловий аналог Кооператорку К-70, який має два алелю короткостебловості (табл. 1). Але дослідження, виконані на інших лініях-аналогах, показали, що привнесення декількох генів короткостебловості на МТЗ достовірно не впливало, можливо через компенсаторну взаємодію генів короткостебловості 4В або 4D хромосоми з алелем *Rht8c*.

Для кількісної оцінки впливу фактора "Лінія" на дисперсію досліджених ознак використовували показник – вплив чинника ($p_{\text{л}}^n$) [21]. Найбільшою була частка впливу фактора на результативну ознаку (ВР). Найменшою була частка впливу фактора "Лінія" на ПК і МЗК у 2009 році; мінливість ПК і МЗК лише на 6,4 – 6,5% зумовлена генотипом ліній в широкому значенні, тоді як близько 93,5%

загальної варіації припадала на долю випадкових факторів (табл. 1, 2).

Основним результатом дії *Rht*-генів є зменшення довжини головного пагона до рівня вторинних, що спричиняє синхронність кущення і вирівняність стеблостою [26]. При цьому морфоструктура (довжина, щільність і т.д.) та продуктивність колосів бокових пагонів наближаються до відповідних показників головного колоса, а іноді й перевищують їх. Отож, гени *Rht* підвищують урожайність сучасних короткостеблових сортів, головним чином шляхом збільшення кількості та маси зерен з бокових пагонів, що підтверджується також літературними даними [21].

Проте коефіцієнт синхронності розвитку пагонів (K_c), що запропонований у роботі [20], не відобразив означеного тренду в умовах широкорядного посіву 2009 р. Хоча K_c варіював від 1,2 для ОНК та Гостіанум 237 до 4,6 у Одеської 3 К-75, він не залежав від генотипу чи морфотипу лінії. Між лініями не було достовірної різниці за K_c , очевидно через наявність значних відмінностей між повторами. Сказане ілюструється занадто високим значенням

Таблиця 2
Середні значення ознак рослини в умовах 2009 р.

Лінія	Характеристики рослини							Ознаки головного колоса					
	ПК, шт.	ЗП, шт.	МЗП, г	ЗР, шт.	МЗР, г	<i>l/h</i>	K_c	<i>I</i> , см	ККК, шт.	ЗК, шт.	ЗКк, шт.	МЗК, г	<i>D</i>
Рекурентні сорти та їх короткостеблові аналоги													
Кооператорка	11,8	289	8,0	337,6	9,8	0,10	2,6	10,2	20,6	48,7	2,4	1,6	19,4
Кооп. К-90	7,2	212	7,4	268,2	9,6	0,12	1,7	8,5	21,0	55,8	2,7	2,2	23,8
Кооп. К-70	10,0	313	9,6	369,5	11,8	0,15	2,7	8,2	21,3	56,7	2,7	2,2	24,8
Одеська 3	13,1	370	12,7	431,8	15,1	0,11	3,4	10,1	23,4	61,6	2,7	2,4	22,2
Одеська 3 К-75	8,1	255	7,9	309,9	10,2	0,12	4,6	7,7	21,6	55,2	2,6	2,3	26,8
Одеська 51	8,8	237	7,0	299,5	9,8	0,12	1,9	8,4	21,3	62,3	2,9	2,8	24,3
Одеська 51 К-73	8,2	231	7,2	282,2	9,2	0,15	2,2	8,4	19,0	51,6	2,7	2,1	21,5
Степняк	8,7	265	9,5	321,4	11,9	0,12	4,1	9,1	20,7	56,7	2,7	2,5	21,7
Степняк 2К	8,9	297	9,3	360,7	11,9	0,14	3,1	8,9	20,3	63,9	3,1	2,6	21,8
Донори короткостебловості, вихідні форми та стандарт													
Безостя 1	8,4	272	9,3	329,8	11,7	0,13	2,1	9,9	21,4	58,1	2,7	2,5	20,7
Карлик 1	8,6	248	6,8	315,0	9,1	0,16	3,1	8,8	21,1	67,2	3,2	2,3	23,1
ОНК	6,4	160	4,8	208,4	6,7	0,16	1,2	7,4	18,9	48,1	2,5	1,8	24,4
Гостіанум 237	5,6	191	5,6	250,8	7,9	0,12	1,2	12,4	22,8	50,2	2,7	2,3	17,8
Одеська 18	8,5	246	8,6	295,4	10,4	0,10	2,6	10,3	21,3	49,4	2,5	1,9	20,0
Альбатрос од.	9,7	458	13,7	539,8	16,6	0,16	3,01	10,0	22,0	81,2	3,7	2,9	20,9
НІР _{0,05}	4,0	116	4,0	122,9	4,3	0,02	–	0,95	1,1	11,6	0,6	0,7	1,8
P_r %	2,1	2,9	3,1	2,4	2,6	1,0	8,7	0,9	0,5	1,2	1,9	1,8	0,6
$\rho'''_{л.}$ %	6,5	11,5	9,9	16,7	10,6	54,1	–	50,2	20,5	21,9	24,9	6,4	41,5

показника точності досліду ($P=8,7\%$) за ознакою K_c (табл. 2). А відношення l/h було достатньо показовим, простежувалась тенденція на його збільшення у низькорослих генотипів (табл. 2).

Очікувана закономірність щодо продуктивності рослини (МЗР) не спостерігається, що може бути спричинене умовами року (високорослі форми не вилягали) або пригніченням чи затіненням високорослими рослинами їх короткостеблових аналогів [26]. За умовами досліду при рендомізації матеріалу за допомогою таблиці випадкових чисел [21] поряд з короткостебловими лініями випадково зустрічались і високорослі форми.

У КАСС привнесення *Rht*-генів зменшує l і збільшує D (окрім Одеської 51 К-73 та Степняк 2К) до величин, характерних для короткостеблових сортів-донорів цих генів (табл. 2). При цьому у аналогів Кооператорки і Степняка дещо збільшується або не міняється ККК, але істотно зростають показники продуктивності колоса (ЗК, ЗКк, МЗК). У аналога Одеської 3 зменшуються ККК і ЗК, а МЗК залишається незмінною. А у аналога Одеської 51 зменшуються ознаки, що характеризують розвиток і продуктивність головного колоса (ККК, ЗК, ЗКк, МЗК і навіть D).

В цілому середньорослі та високорослі форми не відрізнялись за кількістю колосків у головному колосі, хоча довжина колоса у високорослих рослин була більшою. Це означає, що відбувається компактизація колоса у середньорослих рослин. Коефіцієнт щільності колоса зростає від $D=16,7-29,2$ у високорослих до $D=17,6-35,5$ у низькорослих ліній. Також високорослі та середньорослі лінії відрізнялись від низькорослих за ККК. Отже, на цю ознаку, можливо, впливають гени карликовості четвертої гомеологічної групи хромосом *Rht-B1b*, *Rht-B1e* та *Rht-D1b*, оскільки саме вони відрізняють низькорослі лінії від середньо- та високорослих. Середньо- та низькорослі форми не відрізнялись між собою за параметрами ЗК, МЗК та ПК, але за першими двома ознаками вони перевищували високорослі форми. Високорослі ж рослини характеризувались більшою кількістю продуктивних стебел. Проте параметри l/h , ЗКк та D були найменшими у високорослих ліній. За ознаками ЗП, МЗП, ЗР, МЗР та K_c досліджувані морфотипи, в цілому, не розрізнялись.

Аналіз варіювання коефіцієнтів кореляції. Аналіз варіювання коефіцієнтів фенотипової (r_{ph}) та генотипової (r_g) кореляції за даними 2009 р. показує, що у відповідності з запропонованою Ю.Л. Гужовим [цит. по 21] шкалою, множину всіх вірогідних фенотипових кореляцій можна розділити принаймні на три групи: а – сильні або значні ($r_{ph} > 0,5$); б – помірні ($0,3 < r_{ph} < 0,5$); в – слабкі ($r_{ph} < 0,3$) (табл. 3). Всі вірогідні генотипові кореляції були принаймні сильними (табл. 4), що зумовлено обмеженістю вибірки ($n=15$).

Стабільними за морфотипом вірогідними кореляціями вирізняються пари ознак, відношення між якими є прямим функціональним зв'язком, наприклад $l-D$, ($r_{ph} = -0,53^{**} \dots -0,82^{**}$; $r_g = -0,87^{**}$) або реалізується через тісні зв'язки з іншою ознакою, наприклад ККК-МЗК ($r_{ph} = 0,49^{**} \dots 0,56^{**}$; $r_g = 0,26$), через ЗК, що, в цілому, відповідає даним інших авторів [4, 27]. Виключення у цьо-

му випадку складають пари ДК- l/h ($r_{ph}=0,20^{**}\dots 0,42^{**}$; $r_G=0,57^{**}$) та $h-l$ ($r_{ph}=0,46^{**}\dots 0,57^{**}$; $r_G=0,85^{**}$). Всі вірогідні коефіцієнти фенотипової кореляції між показниками тривалості вегетаційного періоду (ДК і ДЦ) та іншими ознаками були негативні ($r_{ph}=-0,17^{**}\dots -0,64^{**}$), за виключенням кореляцій з параметрами l ($r_{ph}=0,27^{**}$ та $0,25^{**}$) у середньорослих рослин та l/h ($r_{ph}=0,15^*\dots 0,42^{**}$) у всіх морфотипів. А вірогідні коефіцієнти генотипової кореляції в парах за участю цих ознак були позитивні (табл. 4). Показник Кс генотипово не корелював з іншими параметрами.

Таблиця 3
Фенотипові кореляції (r_{ph}) довжини соломини і зернової продуктивності рослини та МТЗ з елементами структури врожаю та іншими агрономічними ознаками

Ознака	Довжина соломини			Маса зерна з рослини			Маса 1000 зерен		
	високі (n=104)	середні (n=100)	низькі (n=174)	високі (n=104)	середні (n=100)	низькі (n=174)	високі (n=104)	середні (n=100)	низькі (n=174)
ДК	-0,35**	-0,15	-0,45**	-0,44**	-0,19	-0,43**	-0,12	-0,25*	-0,37**
ДЦ	-0,29**	-0,18	-0,42**	-0,37**	-0,14	-0,38**	-0,11	-0,33**	-0,43**
ПК	0,36**	0,48**	0,40**	0,68**	0,69**	0,75**	-0,16	-0,16	0,01
ЗП	0,45**	0,66**	0,58**	0,96**	0,94**	0,95**	-0,18	0,14	0,10
МЗП	0,41**	0,67**	0,60**	0,99**	0,99**	0,99**	0,39**	0,42**	0,31**
ЗР	0,46**	0,66**	0,60**	0,96**	0,94**	0,96**	0,19	0,15	0,12
МЗР	0,43*	0,68**	0,64**	-	-	-	0,42**	0,44**	0,36**
l/h	-0,29**	-0,46**	-0,62**	0,04	-0,20*	-0,21**	-0,01	-0,23	-0,31**
Кс	0,08	0,16	0,14	0,03	0,21	0,19**	0,16	0,11	0,03
МТЗ	0,20*	0,33**	0,36**	0,42**	0,44**	0,36**	-	-	-
l	0,48**	0,46**	0,57**	0,27**	0,43**	0,56**	0,17	0,09	0,12
ККК	0,33**	0,33**	0,52**	0,35**	0,39**	0,49**	0,24*	0,19	0,27**
ЗК	0,43**	0,40	0,52**	0,65**	0,54**	0,57**	0,36**	0,27**	0,28**
ЗКк	0,25*	0,32*	0,43**	0,55**	0,48**	0,49**	0,35**	0,24*	0,26**
МЗК	0,47*	0,38*	0,54**	0,66**	0,49**	0,55**	0,57**	0,35**	0,49**
D	-0,28**	-0,36	-0,12	-0,03	-0,36**	-0,15	0,002	-0,01	-0,10

Примітки: * - вірогідно при $P=0,05$, ** - вірогідно при $P=0,01$

Певну цікавість викликають пари за участю таких ознак, як h (результативна ознака), МЗР (інтегральний показник продуктивності рослини) та МТЗ (важлива складова продуктивності, одна із характеристик якості зерна).

Слід зазначити, що умови 2009 р. були не дуже сприятливими для формування ознаки ВР (ліміти – 64-135 см; табл. 1), на відміну від інших років дослідження високорослі форми не вилягали. Тому стабільно за морфотипами спостерігалась вірогідна позитивна фенотипова кореляція h майже з усіма дослідженими ознаками, за виключенням лише ДК і ДЦ (в групі висо-

Таблиця 4

Достовірні генотипові кореляції (r_G) між дослідженими ознаками ($n=15$)

Пари ознак	r_G	Пари ознак	r_G	Пари ознак	r_G	Пари ознак	r_G
<i>h</i> -ПК	0,62**	ПК-МЗП	0,60*	ЗП-ЗКк	0,70**	ЗР-ЗКк	0,74**
<i>h-l</i>	0,83 **	ПК-ЗР	0,62**	МЗП-ЗК	0,58*	ЗР-МЗК	0,62**
<i>h-D</i>	-0,73**	ПК-МЗР	0,57*	МЗП-ЗКк	0,63**	МЗР-ЗК	0,64**
ДК-ДЦ	0,97**	ЗП-ЗР	0,99**	МЗП-ЗР	0,94 **	МЗР-ЗКк	0,74**
ДК- <i>l</i>	0,57**	ЗП-МЗР	0,95**	МЗП-МЗР	0,99**	МЗР-МЗК	0,63**
ДЦ- <i>l</i>	0,60**	ЗП-ЗК	0,70**	МЗП-МЗК	0,56*	ККК- <i>l/h</i>	0,52*
ПК-ЗП	0,65**	ЗП-МЗК	0,58*	ЗР-ЗК	0,74**	ЗК-ЗКк	0,93**
						ЗКк-МЗК	0,80**

Примітки: * - вірогідно при $P=0,05$, ** - вірогідно при $P=0,01$

ко- та низькорослих морфотипів), **D** (незалежно від морфотипу) та, що природно, *l/h* (табл. 3). Позитивними були й генотипові кореляції (табл. 4).

Очевидно, вирішальною виявилася потужність фотосинтетичного апарату, оскільки більша висота рослин означає й більший розвиток сумарної площі фотосинтезуючих органів, що забезпечило зернівки достатнім обсягом асимілятів. На продуктивність рослини, в цілому, помірно негативно впливали затримки вегетаційного періоду (ДК і ДЦ), щільність колоса та співвідношення *l/h* (лише в групі низько- та середньорослих рослин) і позитивно – підвищення параметрів всіх інших досліджених ознак, особливо ПК, ЗП і МЗП. При цьому кількість продуктивних пагонів у другому ярусі (0,8 *h*) мала найбільший вплив на МЗР у всіх групах ліній ($r_{Ph}=0,56^{**} \dots 0,64^{**}$). У групах короткостеблових і середньорослих форм внесок головного колоса в загальну продуктивність рослини менший, ніж у високорослих ліній, що ілюструється зменшенням абсолютних значень коефіцієнтів фенотипової кореляції між МЗК і МЗР (табл. 3). Вклад МЗП високий у всіх морфотипів. Сказане підтверджується і коефіцієнтами генотипової кореляції між парами МЗП-МЗР ($r_G=0,99^{**}$) та МЗР-ЗК ($r_G=0,64^{**}$) (табл. 4). Кс слабо корелює з МЗР лише в групі низькорослих морфотипів. МТЗ загалом позитивно корелювала з ВР, проте ці зв'язки були найтісніші у короткостеблових форм. Найбільший коефіцієнт кореляції між МТЗ та МЗР спостерігався у середньорослих форм. Також цікаво, що збільшення озерненості рослини за показниками ЗКк, ЗК, ЗП і в цілому ЗР не супроводжується зменшенням їхньої маси, а пов'язане з МТЗ слабкими чи помірними позитивними фенотиповими кореляціями (табл. 3). Генотипова ж кореляція МТЗ з жодною із досліджених ознак не була вірогідною, очевидно, через малий розмір вибірки ($n=15$).

Стосовно кореляційного зв'язку між ВР та МЗР з літератури відомо [1, 4, 23], що на контрастному по ВР матеріалі фенотипова кореляція між цими ознаками завжди позитивна, а генотипова – негативна, хоча значення коефіцієнтів кореляції суттєво варіюють в залежності від умов дослідження

($r_g = -0,20 \dots -0,83$; $P=0,05$). В нашому дослідженні аналогом ВР виступала ознака довжина стебла (h), фенотипова кореляція між h і МЗР була позитивна, хоча і досить різна за абсолютними значеннями її коефіцієнтів ($r_{ph} = 0,43^{**} \dots 0,64^{**}$) в залежності від групи. Щодо генотипової кореляції – в несприятливих для ВР умовах 2009 р. загальновідома тенденція не підтвердилась, позаяк високорослі генотипи не вилягали. Матеріал не був достатньо контрастним за цією ознакою, тому між h і МЗР спостерігався позитивний, хоча і невірогідний, зв'язок – $r_g = 0,27$. Аналогічна тенденція спостерігалась на зовсім іншому матеріалі в несприятливих для ВР умовах 2002 р. (посуха) в Харкові [28].

Висновки. Генотипи носії алелів *Rht8c* та *Ppd-D1a* відрізняються зменшеною ВР в середньому на 25%, збільшеною МТЗ на 17 %, більшою компактизацією колоса та скороченою тривалістю періоду вегетації. Продуктивність рослини (МЗР) головним чином визначається продуктивністю її бокових пагонів, роль яких особливо зростає у середньорослих, які мають алелі *Rht8c* гена короткостебловості та *Ppd-D1a* гена нечутливості до фотоперіоду, і короткостеблових морфотипів (два алелі короткостебловості *Rht8c+Rht-B1b*, *Rht8c+Rht-B1e* або *Rht8c+Rht-D1b*) та алель *Ppd-D1a*, що супроводжується зменшенням внеску головного колоса у загальну продуктивність рослини. При цьому максимальний внесок у МЗР вносить продуктивність другого ярусу пагонів (0,8 h). Спостерігали позитивну фенотипову кореляцію висоти і продуктивності рослин. Збільшення озерненості рослини та її елементів супроводжується збільшенням МТЗ.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Литвиненко М.А. Теоретичні основи та методи селекції озимої м'якої пшениці на підвищення адаптивного потенціалу для умов степу України // Автореф. дис. ... д-ра с.-г. н.: 06.01.05. – Інститут землеробства УААН. – К., 2001. – 46 с.
2. Литвиненко М.А. Дослідження з селекційного удосконалення зернових культур в наукових установах УААН за останні 75 років // Збірник наукових праць СГП – НЦНС. – Одеса, 2007. – Вип. 10 (50). – С. 9-15.
3. Литвиненко М.А., Крайнов О.О., Пильнев В.М. Вплив довгочасної селекції на зміну врожайності та господарських ознак озимої м'якої пшениці // Аграрний вісник Причорномор'я. – Одеса: ОДСГП, 2001. – Вип. 12. – С. 64-71.
4. Абакуменко А.В. Коррелятивные связи элементов структуры урожая у низкорослых озимых пшениц // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. – Одесса, 1987. – Вып. 1 (63). – С. 64-71.
5. Worland A. J., Korzun V., Röder M.S. et al. Genetic analysis of the dwarfing gene *Rht8* in wheat. Part II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening // Theor. Appl. Genet. – 1998. – Vol. 96. – P. 1110-1120.

6. Pestsova E.G., Korzun V., Röder M.S. Pedigree analysis of wheat chromosome 2D // Proceedings of the 12th International EWAC Workshop 1-6 July 2002. – Norwich, UK. – P. 122 -124.
7. Федорова В.Р. Відмінності ефектів генів фотоперіодичної реакції в озимій м'якої пшениці // Автореф. дис. ... канд. біол. н.: 03.00.15. Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення. – Одеса, 2004. – 19 с.
8. Хангильдин В.В. Создание аналогов старых селекционных сортов как метод консервации генов адаптивности для использования в селекции // Мат. II совещания "Изогенные линии и генетические коллекции". – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1993. – 194 с.
9. Чеботарь С.В. Молекулярно-генетический анализ генофонда озимой мягкой пшеницы Украины // Дисс. ... д-ра б. н.: 03.00.22. – ЮБЦ в растениеводстве УААН. – Одесса, 2009. – 400 с.
10. Чеботар Г.О., Моцний І.І., Чеботар С.В. та ін. Визначення повноти відновлення генофону рекурентних форм у короткостеблових аналогів старих сортів озимій пшениці // Междунар. конф. "Синтетическая теория эволюции: состояние, проблемы, перспективы". Материалы. – Луганск: Елтон-2, 2009. – С. 85-87.
11. Чеботарь Г.А., Чеботарь С.В., Моцный И.И. и др. Молекулярно-генетический анализ линий-аналогов мягкой пшеницы, различающихся по высоте растений // Вісник ОНУ. – 2009. – Т. 14, вып. 8. – С. 61-71.
12. Использование ПЦР-анализа в генетико-селекционных исследованиях / под ред. Ю.М. Сиволапа. – Киев: Аграрна наука, 1998. – С. 8-33.
13. Ellis M.H., Spielmeier W., Gale K.R. et al. "Perfect" markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat // Theor. Appl. Genet. – 2002. – Vol. 105. – P. 1038-1042.
14. Korzun V., Röder M.S., Ganai M.W. et al. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht 8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. – 1998. – Vol. 96. – P. 1104-1109.
15. Ellis M. H., Bonnet D.G., Rebetzke G.J. A 192 bp allele at the *Xgwm261* locus is not always associated with the *Rht8* dwarfing gene in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Euphytica. – 2007. – Vol. 157. – P. 209-214.
16. Börner A., Lehmann C.O., Mettin D. Preliminary results of screening for GA3 response in wheats of the Gatersleben gene bank // Kulturpflanze. – 1987. – Vol. 35. – P. 179-186.
17. Beales J., Turner A., Griffiths S. et al. A Pseudo-Response Regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. – 2007. – Vol. 115. – P. 721-733.
18. Promega Technical Manual. Gene Print. STR Systems. Printed in USA. Revised. – 1999. – Vol. 7. – 52 p.
19. Ідентифікація і реєстрація генотипів м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.), ячменю (*Hordeum vulgare* L.), кукурудзи (*Zea mays* L.), соняшника

- (*Heliantus annuus L.*) за допомогою аналізу мікросателітних локусів. Південний біотехнологічний центр у рослинництві. – Одеса, 2004. – 14 с.
20. Орлюк А.П., Корчинский А.А. Физиолого-генетическая модель сорта озимой пшеницы. – К.: Выща школа. Головное изд-во, 1989. – 72 с.
 21. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. – Минск: Высшая школа, 1973. – 320 с.
 22. Бондар Л.П., Корлюк С.С., Герасименко В.П. Кореляційні зв'язки між господарськими ознаками озимої м'якої пшениці // Аграрний вісник Причорномор'я. – Одеса: ОДСП, 2002. – Вип. 18. – С. 4-8.
 23. Worland A.J., Sayers E.J., Korzun V. Allelic variation at the dwarfing gene *Rht8* locus and its significance in international breeding programmes // *Euphytica*. – 2001. – Vol. 119. – P. 157-161.
 24. Бездітна Л.Г. Реалізація потенційної продуктивності колосу у різних типів сортів озимої м'якої пшениці // Аграрний вісник Причорномор'я. – Одеса: ОДСП, 2001. – Вип. 12. – С. 71-75.
 25. Rebetzke G.J., Richards R. A. Gibberellic acid-sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat // *Australian journal of agricultural research*. – 2000. – Vol. 51, № 2. – P. 235-245.
 26. Лыфенко С.Ф. Полукарликовые сорта озимой пшеницы. – Киев: Урожай, 1987. – 192 с.
 27. Файт В.І., Мартинюк В.Р., Стельмах А.Ф. Роль локусів *Ppd* у визначенні відмінностей щодо продуктивності м'якої пшениці в умовах Причорномор'я // Аграрний вісник Причорномор'я. – Одеса: ОДСП, 2001. – Вип. 12. – С. 9-15.
 28. Моцний І.І., Леонов О.Ю., Кульбіда М.П. Характеристика стійких до хвороб інтрогресованих ліній озимої пшениці за комплексом агрономічних ознак // Збірник наукових праць СП – НЦНС. – Одеса, 2009. – Вип. 13 (53). – С. 50-62.

Надійшла 22.02.2010