

**ГЕНОТИП – СЕРЕДОВИЩНІ ВЗАЄМОДІЇ
В РЕАЛІЗАЦІЇ ПРОДУКТИВНОСТІ
ТА ЯКОСТІ ЗЕРНА ІЗООЗНАКОВИХ ЛІНІЙ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ**

**А.П.ОРЛЮК – д.б.н., професор, Херсонський ДАУ,
Л.Ф.КАРАМУШКА – к.с.-г.н.,
Н.А.ГЛУХОВА,
Л.О.УСИК – аспіранти, Інститут землеробства південного ре-
гіону УААН**

Наукове обґрунтування генетичної моделі сорту передбачає знання біологічних і господарських властивостей майбутнього сорту, характеристики регіону вирощування та важливих факторів, які лімітують урожайність та інші цінні ознаки. Корисну інформацію може дати вивчення внеску морфологічних, фізіологічних і біохімічних характеристик у вираження селекційних ознак.

Відповідні дослідження можна виконати, використовуючи так званий принцип ізоознакових популяцій. Суть його полягає в тому, що з гібридної популяції, яка одержана від схрещування контрастних за досліджуваними ознаками батьківських сортів (або форм), закладають лінії. При досягненні практичної гомозиготності лінії групують в ізоознакові популяції. Якщо батьки розрізняються за однією ознакою, наприклад, остистістю (Херсонська 86 × Юна), тоді лінії розподіляють на дві групи - із остистих і безостистих форм у межах однорідності за висотою рослин, тривалістю вегетаційного періоду тощо. За таким же принципом формують ізоознакові популяції за висотою рослин (високорослі - висота рослин 111 см і більше, середньорослі – 86 - 110 см, напівкарлики – 60 - 85 см), тривалістю вегетаційного періоду (ранньо-, середньо- і пізньостиглі форми), стійкістю проти хвороб, забарвленням листків тощо.

Завдяки об'єднанню ліній з різними генотипами у дві (чи три) групи, які розрізняються за однією ознакою, створюється пересічний генетичний фон, який дозволяє вважати ці штучні популяції ізоознаковими або майже ізоознаковими. На такому матеріалі можна вивчати господарське значення ознак, за якими розрізняються ізоознакові популяції.

У наших дослідках широким формотворчим процесом за багатьма ознаками виділялася гібридна популяція ХКІ × Юна, ХКІ – карликова константна лінія, яка виділена із гібриду Остиста 5 × Обрій як трансресивна за висотою рослин форма з від'ємним ефектом: висота рослин в ХКІ – 45-50 см, колос остистий. Юна – середньорослий безостий сорт, колоситься і дозріває на 2 – 3 дні раніше, ніж ХКІ.

У різних агроекологічних умовах – у східному (Донецька область) і південному степу (Херсонська область) – в 1998 р. вивчали лінії F₄, в 1999 – F₅ і в 2000 р. – F₆. Норма засіву 400 зерен на 1 кв. м, площа ділянок 6 м², повторність – 4-разова. Оскільки батьки розрізнялися за декількома ознаками, популяції ліній F₄-F₆ групували різними способами. За висотою рослин лінії розділили на три групи: високорослі (ВР), середньорослі (СР) і короткостеблові, або низькорослі (НР). Ту ж популяцію ліній групували на остисті і безості, скоро- і пізньостиглі. Кожна група ізоознакових ліній складалася із 10 - 15 номерів.

Дослідження показали, що в умовах східного степу (СС) в середньому за три роки більш високу урожайність формували високо- і середньорослі лінії, а в умовах південного степу (ПС неполивні ділянки) істотну перевагу мали тільки середньорослі популяції, які в окремі роки перевищували високорослі на 4,2-8,6 ц/га (табл. 1). Короткостеблові популяції були найменш урожайними як в умовах СС, так і в умовах ПС (неполивні умови). Такі результати можна пояснити тим, що висоту рослин необхідно досліджувати не тільки як фактор стійкості проти вилягання, а й як орган, який має певний зв'язок з посухостійкістю. Окрім того, соломина виконує функції фотосинтезу і запасуючого органа. У посушливих умовах як східного, так і південного степу налив зерна значною мірою забезпечується речовинами, що накопичуються у стеблі ще до цвітіння. Незначна маса соломин у короткостеблових рослин лімітує посухостійкість і налив зерна, що негативно впливає на продуктивність рослин (через масу зернин) та урожайність.

Зовсім інші результати одержані в умовах зрошення ПС (табл. 1): короткостеблові форми в середньому за три роки значно перевищували середньорослі (на 3,7 ц/га) і високорослі (на 9,8 ц/га). В оптимальних умовах водозабезпечення та мінерального живлення налив зерна відбувається в основному за рахунок поточного фотосинтезу; реутилізація речовин, які накопичилися до цвітіння, знаходиться на мінімальному рівні і стебло (соломина) як орган забезпечення зернин запасними речовинами втрачає своє значення. Разом з тим в умовах зрошення потенційні можливості колоса, його атракційна здатність, повніше реалізуються у короткостеблових форм.

Із таблиці 1 видно, що зрошення сприяє підвищенню урожайності не тільки у короткостеблових, й інших морфобіотипів, хоча найвищий приріст урожайності (майже у 2 рази) порівняно з неполивними умовами визначений якраз у короткостеблових популяцій. Підвищення урожайності у середньорослої групи форм складало 51,1 %, у високорослої – 48,0 %.

Таким чином, в умовах СС високо- і середньорослі популяції одного генетичного походження забезпечують практично однакову урожайність – вона значно вища, ніж у короткостеблових номерів. У неполивних умовах ПС перевагу за урожайністю теж мають більш високорослі популяції, але найвищу – середньорослі форми. На зрошуваних ділян-

ках ПС найвищу урожайність показали короткостеблові форми.

Групування ліній за тривалістю вегетаційного періоду показало, що в обох агроекологічних зонах більш високу урожайність формують скоростиглі форми порівняно з пізньостиглими: перевага перших над другими у СС складала пересічно 7,1 ц/га, у ПС – 5,1 ц/га. На зрошуваних ділянках ПС обидві групи ізоознакових ліній формували практично однакову урожайність.

Таблиця 1 – Пересічні значення урожайності та маси 1000 зерен у ліній із різними ознаками

Група ліній	Східний степ				Південний степ							
	1998 р.	1999 р.	2000 р.	\bar{X}	без поливів				зрошення			
					1998 р.	1999 р.	2000 р.	\bar{X}	1998 р.	1999 р.	2000 р.	\bar{X}
Урожайність, ц/га												
Високорослі (n = 10)	42,4	41,0	45,2	42,9	40,7	39,2	38,4	39,4	58,4	59,2	57,3	58,3
Середньорослі (n = 15)	43,2	40,5	46,1	43,3	45,7	43,4	47,0	45,4	66,7	68,8	70,3	68,6
Короткостеблі (n = 15)	38,7	37,3	39,0	38,3	37,2	35,0	36,6	36,3	70,1	72,5	74,3	72,3
Ранньостиглі (n = 10)	43,5	44,1	42,8	43,5	40,5	38,2	37,0	38,6	60,4	61,5	62,0	61,3
Пізньостиглі (n = 12)	36,7	35,4	37,0	36,4	34,3	33,7	32,5	33,5	61,4	58,7	62,6	60,9
Остисті (n = 12)	40,6	43,1	44,3	42,7	44,7	46,3	45,1	45,4	65,6	66,4	67,0	66,3
Безості (n = 12)	44,1	42,0	45,6	43,9	42,3	40,4	39,3	40,7	66,0	67,3	65,9	66,4
НІР ₀₅	1,9	2,0	1,8		1,8	2,1	1,9		2,1	2,1	2,0	
Маса 1000 зерен, г												
Високорослі	40,5	42,4	41,1	41,3	41,1	41,6	42,0	41,6	43,5	42,4	42,7	42,9
Середньорослі	41,2	42,6	41,4	41,7	42,3	43,0	41,4	42,2	44,3	44,0	43,6	44,0
Короткостеблі	39,3	40,4	38,7	39,5	38,7	39,3	38,0	38,7	40,5	41,2	40,7	40,8
Ранньостиглі	40,6	41,1	40,7	40,8	41,2	41,6	41,3	41,4	42,6	43,0	42,5	42,7
Пізньостиглі	38,4	39,0	38,8	38,7	39,0	39,3	39,6	39,3	41,2	41,8	41,3	41,4
Остисті	41,4	42,5	42,1	42,0	40,3	41,5	42,0	41,3	43,6	42,5	41,9	42,7
Безості	39,2	41,3	39,4	40,0	38,7	40,3	41,5	40,2	44,0	42,3	42,3	42,9

Окрім того, встановлено, що в обох регіонах група більш скоростиглих ліній мала й більш високі показники маси 1000 зерен: у СС – на 2,1 г, на неполивних ділянках ПС – теж на 2,1 г, а на зрошуваних – на 1,3 г.

Таким чином, умови зрошення зрівнюють шанси скоро-пізньостиглих ліній на реалізацію урожайності та маси 1000 зерен.

У наукових дослідженнях [3, 4] значна увага приділяється біологічному й агрономічному значенню наявності остюків у пшениці. Вважається, що вони виконують певну позитивну роль у підвищенні посухос-

тійкості рослин і завдяки цьому – у підвищенні урожайності остистих сортів в екстремальних умовах весняно-літньої вегетації.

Наші дослідження показали, що наявність остюків сприяє підвищенню маси 1000 зерен як в умовах південного, так і східного степу; в умовах зрошення ПС перевага остистих ліній зникає.

Окрім того, як видно з таблиці 1, в умовах СС остистість у різні роки мала неоднозначний вплив на формування урожайності: у 1998 р. перевага була за безостими формами, в інші роки різниця в показниках знаходилась у межах похибки дослідів.

Зовсім інші результати одержані у неполивних умовах ПС: тут щорічно виявлялася суттєва перевага остистих популяцій і в середньому за три роки вони перевищили безості на 4,7 ц/га. На поливних ділянках в ПС різниця в зборах зерна остистих і безостих ліній була незначна.

Різні групування ліній у дві ізоознакові популяції дозволяють оцінювати пересічні ефекти генів, які контролюють морфологічні чи фізіологічні ознаки й властивості. Але щоб вивчити взаємодію цих ознак, лінії групували парами в різних комбінаціях (табл. 2). За такого групування вся популяція ліній за висотою рослин і морфологією колоса розбивалася на 6 субпопуляцій.

Таблиця 2 – Пересічні значення урожайності і маси 1000 зерен у різних морфобіотипів

Група ліній	Східний степ				Південний степ							
	1998 р.	1999 р.	2000 р.	\bar{X}	без поливів				зрошення			
					1998 р.	1999 р.	2000 р.	\bar{X}	1998 р.	1999 р.	2000 р.	\bar{X}
Урожайність, ц/га												
ВР - остисті	44,3	44,0	42,2	43,5	40,3	41,4	42,0	41,2	59,8	59,6	60,3	59,9
СР - остисті	45,2	43,2	44,3	44,3	46,1	45,4	45,6	45,7	65,4	64,7	63,5	64,5
НР - остисті	39,1	38,5	38,5	38,7	37,8	38,2	39,1	38,4	66,1	67,2	65,2	66,2
ВР - безості	46,6	45,3	44,9	45,6	39,5	38,7	40,1	39,4	58,6	59,5	59,4	59,2
СР - безості	45,9	45,1	46,7	45,9	43,7	42,9	43,5	43,4	64,8	65,0	64,3	64,7
НР - безості	36,0	33,2	35,1	34,7	35,2	36,7	37,2	36,4	65,7	66,4	66,2	66,1
Маса 1000 зерен, г												
ВР - остисті	41,3	42,0	41,7	41,7	42,3	42,6	42,0	42,3	40,5	41,2	40,6	40,8
СР - остисті	42,2	41,7	42,0	42,0	41,9	41,5	41,9	41,8	43,5	44,0	43,0	43,5
НР - остисті	39,4	38,8	39,1	39,1	38,4	38,8	39,0	38,7	42,8	43,8	43,5	43,3
ВР - безості	41,6	42,8	42,0	42,1	42,5	41,9	41,7	42,0	40,3	40,7	41,2	40,7
СР - безості	42,0	44,0	41,6	42,5	42,0	41,0	41,0	41,2	43,3	43,9	42,8	43,3
НР - безості	37,3	36,3	36,7	36,8	36,1	36,9	36,9	36,5	40,5	41,0	40,8	40,8

Як видно, вплив остистості на масу 1000 зерен та урожайність виявився в основному у короткостеблових популяцій у східному степу: приріст урожайності дорівнював пересічно 4,0 ц/га. У високо- і середньорослих популяціях визначена тенденція до підвищення показників

урожайності та маси 1000 зерен у безостих форм.

У південному степу суттєве підвищення урожайності за рахунок остистості визначене теж у короткостеблових остистих популяціях порівняно з безостими; в інших морфобіотипів – високо- і середньорослих спостерігалася лише тенденція до переваги остистих ліній. Маса 1000 зерен була більш високою (на 2,2 г) лише у короткостеблових остистих форм. На зрошуваних ділянках перевага остистих форм зникає як за урожайністю, так і за масою 1000 зерен.

Одержаним даним можна дати таку інтерпретацію. За висновками фізіологів [1] внесок колоса короткостеблових форм у загальний фонд метаболітів за рахунок поточного фотосинтезу приблизно в 1,5 рази вищий, ніж у високорослих. Остюки сприяють значному підвищенню фотосинтетичної поверхні колоса, завдяки чому у короткостеблових форм компенсується ліміт загальної фотосинтетичної поверхні рослин і в зерно надходять додаткові порції продуктів фотосинтезу.

В умовах зрошення функції остюків нейтралізуються. Як видно із таблиці 2, за урожайністю остисті і безості популяції з різною висотою рослин не розрізнялися. У той же час маса 1000 зерен була вищою (у середньому на 2,6 г) в остистих короткостеблових форм. Це означає, що і в умовах зрошення в процесі доборів короткостеблових біотипів необхідно віддавати перевагу остистим рослинам.

Випробування ліній у різні роки або в різних агроекологічних зонах показує, як зміна умов середовища впливає на вираження ознак і генотипів, які вивчаються, тобто свідчить про взаємодію генотип-середовище. Найбільш простий і доступний спосіб оцінки генотип-середовищних взаємодій – визначення коефіцієнтів кореляції між однойменними ознаками ліній, вирощених у різних умовах. За відсутності взаємодії коефіцієнт кореляції між показниками однієї і тієї ж ознаки в родинях, вирощених у різних середовищах, дорівнює +1. Чим сильніше виражена взаємодія генотипових і середовищних факторів, тим більше коефіцієнт кореляції відхиляється від +1.

Наші дослідження показали, що коефіцієнти кореляції між даними дослідів за різними ознаками неоднозначні, хоча у всіх випадках мають позитивне значення (табл. 3).

Передусім необхідно відмітити, що найбільш високі показники кореляції за ознаками, які мають підвищену або високу успадкованість, тобто їх мінливість менше залежить від зміни умов довкілля: тривалість вегетаційного періоду, висота рослин, кількість колосків у колосі. У них досить високий ступінь співпадіння величин у різних агроекологічних зонах і в різні за погодними умовами роки. Це свідчить про незначні генотип – середовищні взаємодії за цими ознаками. Можна припускати, що добори елітних рослин в одному регіоні (наприклад, у східному степу) або в різні роки будуть з достатньою повнотою відтворювати свій потенціал за названими ознаками в інших зонах чи в інші роки.

Таблиця 3 – Коефіцієнти кореляції між дослідями за різними ознаками (ХКІ × Юна)

№ п/п	Ознака	СС “богара” / ПС “богара”		СС “богара” / ПС зрошення		ПС “богара” / ПС зрошення	
		1998 р.	1999 р.	1998 р.	1999 р.	1998 р.	1999 р.
1.	Тривалість періоду сходи – колосіння	0,715	0,687	0,513	0,487	0,612	0,634
2.	Висота рослин	0,895	0,904	0,805	0,817	0,905	0,913
3.	Довжина колосу	0,546	0,417	0,315	0,211	0,412	0,315
4.	Кількість колосків у колосі	0,815	0,821	0,618	0,714	0,705	0,634
5.	Кількість зерен у колосі	0,347	0,487	0,285	0,307	0,315	0,326
6.	Маса зерна 1 колосу	0,287	0,312	0,084	0,115	0,256	0,315
7.	Маса 1000 зерен	0,415	0,418	0,125	0,222	0,327	0,473
8.	Маса зерна з рослини	0,124	0,213	0,078	0,124	0,214	0,256
9.	Урожайність: г/ділянку	0,353	0,401	0,212	0,014	0,473	0,494
10.	Вміст білку в зерні	0,283	0,417	0,214	0,301	0,205	0,284
11.	Вміст клейковини	0,205	0,387	0,097	0,252	0,112	0,315
12.	Показник седиментації	0,513	0,503	0,387	0,352	0,615	0,585

За довжиною колоса визначені середні коефіцієнти кореляції з позитивним значенням, вони в окремих модулях (наприклад СС “богара”/ ПС зрошення) досить різко зменшувались. Це свідчить про те, що взаємодії генотип-середовище за цією ознакою помітно виражені, особливо за зміни умов східного степу на умови зрошення південного Степу. Очевидно, відтворюваність показників елітних рослин у нащадків доборів за довжиною колоса буде на досить високому рівні в модулі СС “богара” / ПС “богара”, але вирощування їх в умовах зрошення приведе до втрати (браковки) значної частини генотипів.

Коефіцієнти кореляції між даними дослідів за продуктивністю колоса мали позитивні значення, але рівні їх суттєво коливалися - від 0,084 до 0,315. Це вказує на важливе значення генотип-середовищних взаємодій за цією ознакою. Особливо значно реагують генотипи на зміну умов СС “богара” на умови ПС зрошення. Окрім того, спостерігається значний вплив погодних умов року в конкретному регіоні на вираження ознаки “маса зерна 1 колоса”.

Кількість зерен у колосі та їх крупність (у перерахунку – маса 1000 зерен) є субознаками, які фактично визначають продуктивність колоса. Як видно з таблиці 3, мінливість їх у різних регіонах і роках була більш узгоджена, ніж маса зерна 1 колосу. Це означає, що генотип-середовищні взаємодії за цими субознаками слабкіші, а самі по собі вони більш стабільно відтворюють свої статистичні характеристики у різних умовах вирощування, особливо в модулях СС “богара” / ПС “богара” і ПС “богара” / ПС зрошення.

Порівняно невеликі ефекти взаємодії генотип-середовище на масу

1000 зерен і кількість зерен у колосі у різних умовах вирощування (СС “богара” / ПС “богара”, ПС “богара” / ПС зрошення) можна пояснити тим, що внески лімітуючих ознак (висота рослин і тривалість періоду сходи-колосіння) хоч і варіюють кількісно, але односпрямовано.

Сильну взаємодію генотип-середовище за продуктивністю колоса теж можна пояснити зміною лімітуючих факторів у різних умовах вирощування. Якщо на неполивних ділянках лімітує короткостебловість за рахунок напруженості допор-акцепторних відношень між колосом і асимілюючими органами, то на зрошенні, коли реутилізація незначна, може лімітувати високорослість унаслідок зниження стійкості проти вилягання. Пізньостиглість – лімітуючий фактор у період весняно-літнього дефіциту вологи, це характерне явище як для східного, так і для південного степу. В умовах зрошення він усувається, але не виключається лімітуюча роль скоростиглості, оскільки у сприятливих умовах водозабезпечення фотосинтетичний апарат працює більш тривалий період і це сприяє формуванню більш вагатого зерна.

Маса зерна з однієї рослини – дуже мінлива ознака, яка залежить від продуктивності та кількості колосів. Ця ознака в наших дослідках зазнавала досить значних генотип-середовищних взаємодій. Мінливість її у багатьох випадках не співпадає з характером мінливості продуктивності колоса; часто форми, які мали підвищену продуктивність головного колоса (2,0 і вище), відрізнялись від інших порівняно невисокою продуктивністю рослин (в межах 3,0 г). Причина цього полягає в тому, що в фітоценозі озимої пшениці працюють механізми компенсації, коли одна й та ж урожайність забезпечується різною продуктивністю складових на рівні рослин і колосів. Цим можна пояснити незначний рівень генотип-середовищних взаємодій за урожайністю – коефіцієнти кореляції між даними, які отримані у різні роки в різних агроекологічних умовах позитивні та в двох модулях – СС “богара” / ПС “богара” і ПС “богара” / ПС зрошення – значні. Але зовсім по-різному реагували лінії пшениці на “богарні” умови східного степу і зрошення південного степу – коефіцієнти кореляції у роки досліджень мали невисокі значення, що свідчить про суттєві генотип-середовищні взаємодії у цьому модулі вирощування.

Таким чином, оцінки за урожайністю ліній у модулі СС “богара” / ПС “богара” і ПС “богара” / ПС зрошення співпадають з деякими відхиленнями у кількісному відношенні. Значні розходження оцінок у модулі СС “богара” / ПС зрошення спричинювалися лімітуючим урожайність фактором високорослості: високорослі форми в умовах зрошення вилягають і в результаті цього різко зменшують урожайність.

За ознаками якості зерна одержані досить різноманітні дані результатів досліджень (табл. 3). Вони коливались залежно від особливостей генетичного контролю ознаки, від модуля розрахунків і в межах модуля – залежно від погодних умов року.

Найбільш стабільним показником виявилася седиментація – здат-

ність клейковини пшениці “набухати” в оцтовій кислоті. Цей показник інтегрально відображує кількість та якість клейковини; він широко використовується у селекційній практиці у доборах на покращення якості зерна.

Як видно з таблиці 3, седиментація є досить стабільним показником у різних умовах вирощування і дані, отримані в одних умовах, на досить високому рівні відтворюються в інших. Генотип-середовищні взаємодії за аналізованою властивістю незначні, особливо в модулях СС “богара” / ПС “богара” і ПС “богара” / ПС зрошення. Лімітуючим фактором у відтворенні якості клейковини за седиментацією може бути значне варіювання продуктивності (урожайності) у мінливих умовах вирощування, про що свідчать коефіцієнти кореляції між дослідями за ознаками продуктивності та урожайності в модулі СС “богара” / ПС зрошення.

За вмістом білка в зерні й клейковини у борошні виявлені значні генотип-середовищні взаємодії, особливо в 1998 році.

Таким чином, серед проаналізованих ознак якості зерна лише показник седиментації є найбільш стабільним, вираження якого найменшою мірою модифікується генотип-середовищними взаємодіями. За рівнем показників седиментації можна проводити попередній прогноз якості зерна в різних умовах вирощування.

Література:

1. Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы - М.: Агропромиздат. -1985. – 270 с.
2. Орлюк А.П., Корчинский А.А. Физиолого-генетическая модель сорта озимой пшеницы. - Киев: Вища школа. -1989. – 72 с.
3. Орлюк А.П., Гончарова К.В., Карамушка Л.Ф., Вожегова Р.А. Генетичні принципи адаптивної селекції озимої пшениці в умовах Півдня України // Кн.: Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. - К.: Логос. - 2001. -С. 459 - 465.
4. Феоктістов П.О. Онтогенетичні зміни жаро-посухостійкості та продуктивність сортів і селекційних форм озимої пшениці. - Автореферат дис. канд. біол. наук. - Київ. - 2002. – 20 с.