

УДК: 633.11:575

Г. О. ЧЕБОТАР, канд. біол. наук, наук. співр.,
С. В. ЧЕБОТАР, д-р біол. наук, чл.-кор. НААН, пров. наук. співр.,
І. І. МОЦНИЙ, канд. біол. наук, пров. наук. співр.,
В. І. ФАЙТ, д-р біол. наук, заст. дир. ін-ту,
Ю. М. СИВОЛАП, акад. НААН, д-р біол. наук,
СГІ–НЦНС, Одеса
e-mail: gchebotar@rambler.ru ; faygen@ukr.net

ПОРІВНЯННЯ ЕФЕКТІВ RHT-ГЕНІВ ЗА КОМПЛЕКСОМ БІОЛОГІЧНИХ ТА АГРОНОМІЧНИХ ОЗНАК ПШЕНИЦІ В ШИРОКО-І ВУЗЬКОРЯДНОМУ ПОСІВАХ

Проведено порівняння ефектів алелів генів короткостебловості на біологічні і агрономічні ознаки у ліній-аналогів відомих сортів півдня України в широко- та вузькорядному посівах. Ефекти Rht-генів на ряд ознак, детектовані в широкорядному посіві, неоднозначно змінювалися у вузькорядному. Так, за сумарним продуктивним кущенням, масою зерен з підгонів та рослини, масою тисячі зерен, числом зерен з підгонів відмінності між аналогами, визначеними в широкорядному посіві, у вузькорядному нівелювалися. Виявлено достовірні ефекти взаємодії генотип — середовище за ознаками: висота рослин, довжина головного колоса, кількість колосків у колосі, кількість фертильних та стерильних колосків у колосі, маса зерен з підгонів та рослини, дата цвітіння.

Ключові слова: *пшениця, гени короткостебловості, кількісні ознаки, взаємодія генотип — середовище.*

Вступ. У генетико-селекційних дослідженнях агрономічних ознак пшениці найчастіше використовують вузько- та широкорядний посіви. Широкорядні посіви застосовуються в селекційних розсадниках для вирощування гібридів F_1 та для прискореного розмноження нових сортів. У них кожна рослина розвивається в умовах «крайового ефекту», що дозволяє їй більш повно реалізувати потенційні можливості; при цьому економиться насіння, прискорюється розмноження високоякісного посівного матеріалу, пестициди замінюються механізованою обробкою міжрядь, значно підвищується стійкість рослин до вилягання [1]. У вузькорядних посівах більш рівномірно розміщаються рослини, проте нерідко погіршуються якість посіву та умови проростання насіння. Додаткові проблеми — потреба у застосуванні більш металомістких сівалок з ускладненою конструкцією сошника і значне вилягання рослин [1]. Селекціонери стверджують, що закономірності, отримані стосовно агрономічно важливих ознак у широкорядному та вузькорядному посівах, суттєво відрізняються [2].

За даними трирічних досліджень, виконаних у широкорядному посіві, гени короткостебловості (*Rht*), окрім прямого впливу на висоту рослин [3], мають плейотропні ефекти на низку біологічних та агрономічних ознак пшеници, окрім кількості фертильних колосків [4]. За наявності *Rht*-генів у генотипі спостерігається зменшення довжини колоса та стебла, кількості продуктивних стебел та збільшення щільноти колоса. Кількість колосків з колоса зменшується за рахунок стерильних (крайніх недорозвинутих) колосків. Зростання кількості зерен з колоса у моно- та дигенних карликів забезпечується за рахунок озернення колоска.

За даними австралійських дослідників [5], у вузькорядному посіві наявність *Rht*-генів асоціювалася зі збільшенням індексу врожайності (на 11 %), збільшенням кількості зерен (6 % з м²) та врожаю зерна (9 % з га), а також з незначним зменшенням загальної біомаси (1 % з га). Алельна різниця за генами *Rht8* (алелі *c* та *d*) та *Rht-D1* (*a* та *b*) не впливала на кількість колосів з м², а носії *Rht8c* та *Rht-D1b* характеризувались більшою кількістю зерен з колоса, ніж носії *Rht8d* та *Rht-D1a* алелів відповідно. В Україні дослідження змін біологічно-агрономічних показників рослин проводили на рекомбінантно-інbredних лініях від схрещування сортів Одеська 16 х Безоста 1, які різнилися за алелями гена *Rht8* [6, 7]. Проте дослідження ефектів інших ідентифікованих за молекулярними маркерами алелів генів короткостебловості у порівнянні з високорослими формами в ділянковому посіві не проводили.

Мета роботи — провести порівняння ефектів *Rht*-генів на агрономічні ознаки ліній-аналогів відомих сортів півдня України з ідентифікованими генами короткостебловості в широко- та вузькорядному посівах.

Матеріали та методи. Матеріалом для дослідження слугували короткостеблові лінії-аналоги, що різняться за алелями генів короткостебловості: Кооператорка К-90, Кооператорка К-70, Одеська 3 К-75, Одеська 51 К-73, Степняк 3 і Степняк 2К, рекурентні батьки (Кооператорка, Одеська 3, Одеська 51, Степняк 1, Степняк 2), один з донорів *Rht*-генів (Карлик 1 № UA0102183 за каталогом НЦГРРУ ІР ім. В. Я. Юр'єва). Лінії-аналоги створено у 90-х роках минулого століття В. В. Хангільдіним (в СГІ–НЦНС, м. Одеса) шляхом схрещування сортів Кооператорка, Одеська 3, Одеська 51, Степняк 1 з донорами генів короткостебловості: Одеська напівкарликова чи Краснодарський карлик 1 та 6-кратного бекросування рекурентними формами [8].

За допомогою молекулярних маркерів до генів короткостебловості *Rht8*, *Rht-B1*, *Rht-D1* та до гена чутливості до фотoperіоду *Ppd-D1* [9, 10] визначено, що лінії Кооператорка, Одеська 3, Степняк 1 є носями генів *Rht8a*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1b*; лінії Кооператорка К-90, Степняк 3 та Одеська 51 — *Rht8c*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a*; Кооператорка К-70 та Одеська 51 К-73 — *Rht8c*, *Rht-B1e*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a*; Одеська 3 К-75, Карлик 1 — *Rht8c*, *Rht-B1b*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a*; Степняк 2 — *Rht8x*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a*; Степняк 2К — *Rht8c*, *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Ppd-D1a*.

Зазначені лінії вирощували в 2011 році в широко- та вузькорядному посівах на полі СГІ. Дослід закладався по чорному пару єдиним блоком у трьох повтореннях. Насіння сіяли в оптимальні строки ручною сажалкою на дворядкових ділянках завдовжки 1 м з площею живлення окремої рослини $30 \times 10 \text{ см}^2$ (широкорядний) або сівалкою ССФК-7 на ділянках 3 м^2 з розрахунку по 500 схожих зерен на 1 м^2 (вузькорядний). Агротехніка — типова для півдня України, підкормку аміачною селітрою ($N 30 \text{ кг/га}$) проводили навесні по таломерзлому ґрунту. Дані агрономічних ознак у широкорядному посіві збирали з усіх рослин ділянки, за виключенням крайніх. У вузькорядному посіві відбирали по 25–30 рослин з середини ділянки для структурного аналізу.

Визначали наступні ознаки: «дата колосіння» (ДК, дні з початку травння), «висота рослини» (ВР, см), «довжина головного колоса» (ДГК, см), «продуктивне кущення різних ярусів» (ПК₁, ПК₂, ПК₃) та «сумарне продуктивне кущення» (ПК, шт.), «кількість колосків у головному колосі» (ККК, шт.), «кількість стерильних (крайніх недорозвинутих) колосків» (КСК, шт.), «кількість фертильних колосків» (КФК, шт.), «кількість зерен у головному колосі» (ЗК, шт.), «маса зерна з головного колосу» (МЗК, г), «кількість зерен з підгонів» (ЗП, шт.), «маса зерен з підгонів» (МЗП, г), «маса 1000 зерен» (МТЗ, г), «кількість зерен з рослини» (ЗР, шт.), «маса зерен з рослини» (МЗР, г), «щільність колоса» (ЩК, шт./см), «озерненість колоска» (ЗКк).

Досліджували дані методом двофакторного дисперсійного аналізу (ANOVA) за допомогою програмного пакета Statistica 7 (Statsoft 2005). Для проведення аналізу сформовано матрицю даних з середніми значеннями для кожної повторності різних типів посіву 2011 року. При обрахунках дисперсійного комплексу градації факторів «Тип посіву» і «Лінія» вважали випадковими, оскільки у першому випадку вони відображають вплив умов середовища, а в другому — генотип лінії в широкому розумінні, як усю сукупність її генів [11], що не мають логічної послідовності. Достовірність різниць визначали за НІР відповідного рівня значимості для відповідного фактора або взаємодії [12]. Методом однофакторного дисперсійного аналізу розраховували НІР між лініями в кожному типі посіву.

Для визначення параметрів статистичної оцінки взаємодії генотип — середовище (ВГС) та їхньої біологічної інтерпретації обчислювали коефіцієнт кореляції рангів R_{GxE} (за формулою Спірмена) між одними і тими ж генотипами в різних умовах вирощування. При цьому R_{GxE} розраховували лише для тих ознак, у яких ефекти ВГС були достовірно доведені дисперсійним аналізом. При визначенні рівня ВГС залежно від величини і знаку R_{GxE} застосовували запропоновану В. П. Герасименко [13] шкалу, згідно з якою взаємодія відсутня при $R_{GxE}=1; 0,7 \leq R_{GxE} \leq 1$ — взаємодія низька, симілярність реакцій генотипів на умови висока; $0,5 \leq R_{GxE} \leq 0,7$ — взаємодія середня, симілярність середня, хаотичність середня;

$0 \leq R_{GxE} \leq 0,5$ — взаємодія висока, симілярність низька, хаотичність висока; $-0,5 \leq R_{GxE} \leq 0$ — взаємодія висока, симілярність відсутня, хаотичність висока, різнонаправленість низька; $-0,7 \leq R_{GxE} \leq -0,5$ — взаємодія висока, симілярність відсутня, хаотичність середня, різнонаправленість середня; $-1 \leq R_{GxE} \leq -0,7$ — взаємодія висока, симілярність відсутня, хаотичність низька, різнонаправленість висока.

Для розрахунку коефіцієнтів генотипової кореляції (R_G) за Пірсоном проведено переутворення за Скуридіним та Багінською [14] для усунення впливу екологічної складової.

Згідно з даними [15], зима 2010/11 р. характеризувалась нестійкою погодою внаслідок впливу циклонів та атмосферних фронтів. Максимальна температура повітря у зимовий період підвищувалась до 10–15° (трудень), мінімальна опускалась до –17 °C (лютий). Незначна висота сніжного покриву або його відсутність сприяли промерзанню ґрунту, що негативно позначилося на рослинах пшеници. Рання весна характеризувалася різкими змінами температур та незначною кількістю опадів. На початку літа погодні умови були дуже неоднорідні, у першій декаді червня спостерігалася нехарактерна для цієї пори спекотна погода, що різко змінилась у другій та третій декадах червня внаслідок впливу активних атмосферних фронтів. Температура повітря різко знизилася (рис. 1), випали грозові дощі, місцями сильні зливи, що призвело до суттєвого вилігання високорослих ліній.

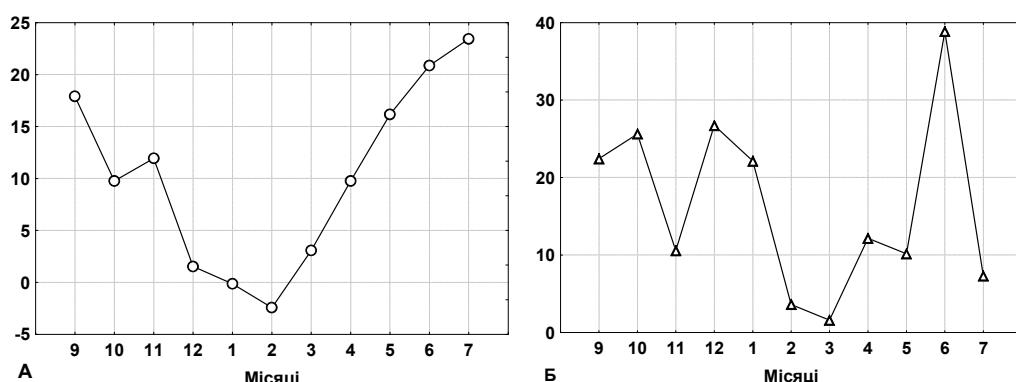


Рис. 1. Метеорологічні умови 2010–2011 року: А — середньомісячна температура; Б — сума опадів за місяць

Результати та їх обговорення. Двохфакторним дисперсійним аналізом виявлено достовірний вплив факторів «Тип посіву» та «Лінія», а також їхньої взаємодії на ДК, ВР, ДГК, ККК, КФК, КСК, ЩК (табл. 1).

Для ознак ПК₁, ПК₂, ПК₃ та МТЗ достовірним був лише вплив фактора «Тип посіву», а для ПК, ЗК, ЗКк, МЗК, ЗП — і фактор «Лінія». Густота розміщення рослин впливає на всі ознаки незалежно від ліній, що підкреслює сильний вплив умов вирощування в різних типах посіву. Різниці між градаціями за фактором «Лінія» в основному зумовлені ідентифіко-

ваними нами генами з сильними ефектами, проте окрім прямого впливу генотипу ліній на ознаки, можливий опосередкований вплив через кореляції з ВР або ДГК. В той же час для МЗП, ЗР, МЗР достовірним виявився вплив фактора «Тип посіву», а також взаємодії факторів «Тип посіву» та «Лінія», остання відображає ефекти ВГС. Наявність достовірної ВГС, що впливає на ознаки ДК, ВР, ДГК, ККК, КСК, КФК, ЩК, МЗП, ЗР, МЗР, свідчить про те, що стосовно цих ознак у вузькорядному посіві ми спостерігали одну тенденцію, а в широкорядному — дещо іншу. Наприклад, лінія Степняк 2 (*Rht8x Ppd-D1a*) характеризувалась достовірно вищою ВР у широкорядному посіві, ніж її батьківська форма Степняк 1 (*Rht8a Ppd-D1b*), проте в ділянковому посіві ця тенденція змінилася на протилежну (рис. 2А, табл. 2). Кількісно ефекти ВГС стосовно кожної ознаки виражені коефіцієнтами рангової кореляції (R_{GxE}) між різними посівами (табл. 2, 3).

Таблиця 1

Результати дисперсійного аналізу, отримані при дослідженні ліній-аналогів у 2011 р.

Ознака	Джерело варіації, тS			
	«Тип посіву» (df=1)	«Лінія» (df=11)	взаємодія «Тип посіву» х «Лінія» (df=11)	похибка (df=44)
ДК	2,55*	9,2***	1,4**	0,45
ВР	1256,3***	2321,1***	115,3***	10,6
ПК ₁	8,19***	0,03	0,04	0,13
ПК ₂	300,86***	1,48	1,05	0,87
ПК ₃	122,66***	0,51	0,44	0,33
ПК	978,5***	3,19*	2,55	1,3
ДГК	75,22***	1,8***	0,47***	0,08
ККК	95,84***	4,90***	0,72***	0,19
КФК	355,0***	4,72***	0,89**	0,28
КСК	81,93***	1,37***	0,28*	0,14
ЗКк	9,79***	0,12***	0,03	0,02
ЩК	177,58***	18,5***	1,57**	0,54
ЗК	9852,4***	53,4***	15,5	10,1
МЗК	11,32***	0,17***	0,05	0,03
ЗП	1318142***	4827*	4235	2128
МЗП	965,31***	9,66	7,21**	2,55
ЗР	1555914***	4786	4562*	2263
МЗР	1185,7***	11,1	8,2**	2,9
МТЗ	279,72*	81,1	55,0	67,6

Примітки: * — достовірно при Р=0,05; ** — достовірно при Р=0,01; *** — достовірно при Р=0,001.

Висока симілярність реакцій генотипів на умови вирощування та низький рівень ВГС характерний для ознак ВР, ДГК, ЩК, КСК, ДК. Це пояснюється тим, що відмінності між лініями головним чином обумовлені алельним складом генів короткостебловості, що прямо впливає на ознаки ВР та ДГК.

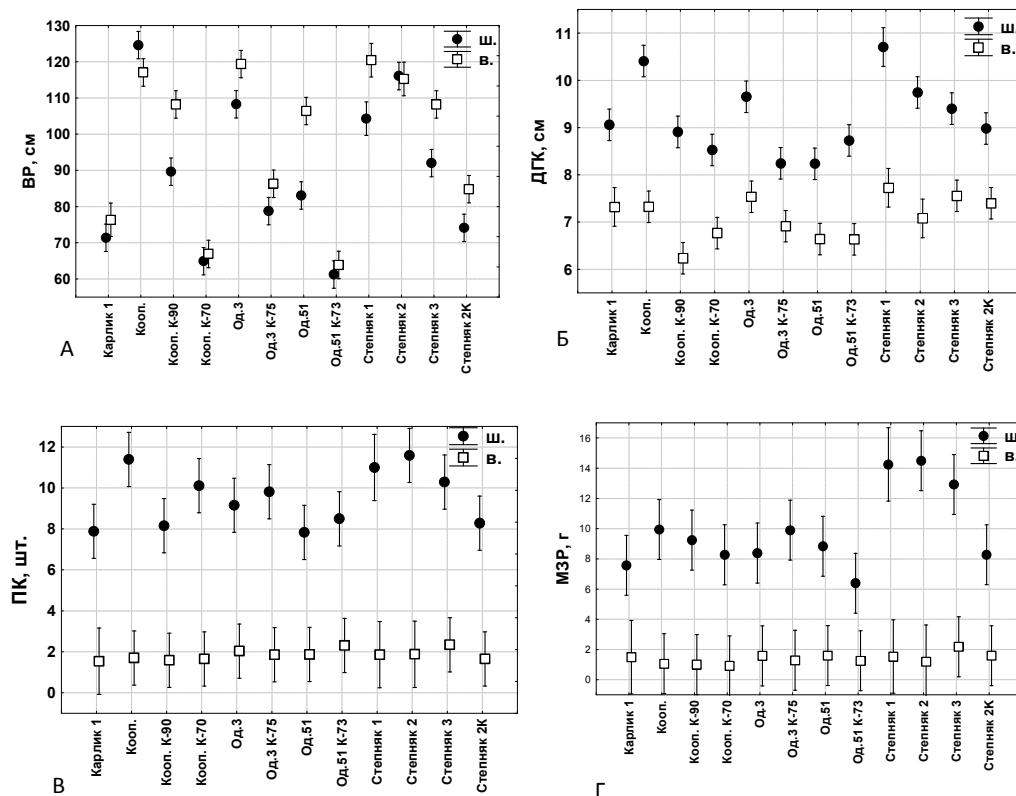


Рис. 2. Висота рослин — ВР (А), довжина головного колоса — ДГК (Б), загальне продуктивне кущення — ПК (В) та маса зерна з рослини — МЗР (Г) залежно від генотипу лінії та типу посіву ($x \pm t_{0,05} S_x$); ш. — широкорядний посів, в. — вузькорядний посів

Наявність мажорного гена нечутливості до фотoperіоду *Ppd-D1a* у короткостеблових форм, який призводить до більш раннього цвітіння, обумовлює односторонність реакцій за ДК. Середній рівень ВГС та середня симілярність реакцій генотипів на умови різних типів посіву спостерігалися за ознаками ККК, КФК, що може бути пов'язано з опосередкованим впливом *Rht*-генів через кореляції з ВР або ДК. Високий рівень ВГС, низька симілярність та хаотичність реакцій виявлена для ознак МЗП та МЗР, а за ЧЗР простежується хаотичність та низька різноспрямованість.

Помірні позитивні кореляції в широкорядному посіві (табл. 4) достовірні між ККК, КСК, ЗП, МЗП, ЗР, МЗР, МТЗ, ПК, ДК та ВР. В той же час в ділянковому посіві з ВР достовірно позитивно корелювали лише КСК та ДК, а помірні негативні кореляції детектовані з ознаками ЗК та ЗКк.

В обох типах посіву не виявлено достовірних кореляцій ВР з КФК, що підтверджує дані, отримані за три роки в широкорядному посіві [4], що високорослі рослини характеризуються більшою кількістю стерильних колосків, проте кількість фертильних колосків не залежить від наявності генів короткостебловості та залишається стабільною.

Таблиця 2

Середні значення ознак ліній-аналогів та рекурентних форм у широкого- та вузькорядному посівах

Лінія	ДК	ВР	ПК ₁	ПК ₂	ПК ₃	ПК	ЗП	МЗП	ЗР	МЗР	МТЗ	
Карлик 1	18	19	71	76	1,9	1,0	3,8	0,4	2,1	0,2	7,9	1,5
Кооператорка	21	21	125	117	2,0	1,0	5,4	0,4	4,0	0,3	11,4	1,7
Кооператорка К-90	19	19	90	108	1,9	1,0	4,1	0,5	2,2	0,1	8,2	1,6
Кооператорка К-70	19	19	65	67	1,8	1,0	4,9	0,5	3,4	0,1	10,1	1,7
Одеська 3	23	23	108	119	1,7	1,1	4,8	0,6	2,6	0,3	9,2	2
Одеська 3 К-75	19	19	79	86	1,7	1,1	5,4	0,5	2,6	0,3	9,8	1,9
Одеська 51	21	20	83	106	1,5	1,1	3,7	0,6	2,7	0,2	7,8	1,9
Одеська 51 К-73	20	20	61	64	1,9	1,2	3,8	0,8	2,7	0,4	8,5	2,3
Степняк 1	23	20	104	120	1,7	1,1	5,6	0,5	3,7	0,2	11,0	1,9
Степняк 2	20	20	116	115	1,8	1,1	6,6	0,7	3,2	0,1	11,6	1,9
Степняк 3	21	20	92	108	1,8	1,2	5,5	0,9	3,0	0,2	10,3	2,3
Степняк 2К	21	19	74	85	1,6	1,1	4,0	0,4	2,7	0,2	8,3	1,7
Середнє	20	20	89	98	1,8	1,1	4,8	0,6	2,9	0,2	9,5	1,9
HIP _{0,05} (фактор лінії)	1	1	5,6	4,9	—	—	—	—	2,4	—	100,9	—
HIP _{0,05} (фактор посів)	0,31	1,5	0,2	0,4	0,3	0,5	0,5	0,5	21,3	0,7	0,7	—
R _{GxE} (df=11)	0,74*	0,94*	—	—	—	—	—	—	0,15	-0,17	0,08	—
									22	0,8	3,79	—
									—	3,7	—	4,4
									—	—	—	—

Примітки: ш. — широкорядний посів; в. — вузькорядний посів; * — достовірно при P=0,05.

Таблиця 3
Середні показники ознак головного колоса ліній-аналогів та рекурентних форм в широкого- та вузькорядному посівах

Лінія	ДГК			ККК			КФК			КСК			ЗКк			МЗК			ЩК		
	ш.	в.	ш.	в.	ш.	в.	ш.	в.	ш.	в.	ш.	в.	ш.	в.	ш.	в.	ш.	в.	ш.	в.	
Карлик 1	9,1	7,3	20,2	18,7	20,1	16,8	0,1	1,9	2,9	2,1	58,7	35,7	1,6	1,1	21,4	24,2					
Кооператорка	10,4	7,3	21,9	18,4	20,8	14,9	1,1	3,4	2,3	1,8	48,9	26,3	1,4	0,7	20,1	23,9					
Кооператорка К-90	8,9	6,2	21,1	18,4	20,4	15,0	0,7	3,5	2,7	1,6	54,7	24,3	1,7	0,7	22,6	28,0					
Кооператорка К-70	8,5	6,8	22,3	19,5	21,5	16,6	0,8	2,9	2,6	1,8	56,0	29,4	1,5	0,7	25,1	27,4					
Одеська 3	9,7	7,5	23,7	20,4	21,9	17,1	1,8	3,3	2,3	1,7	50,9	29,9	1,5	0,9	23,6	25,8					
Одеська 3 К-75	8,2	6,9	21,6	20,0	21,5	17,5	0,2	2,6	2,8	2,0	59,3	35,6	1,7	0,9	25,1	27,6					
Одеська 51	8,2	6,6	21,3	20,0	20,7	16,9	0,6	3,1	2,4	1,9	51,0	31,9	1,9	1,0	24,8	28,7					
Одеська 51 К-73	8,7	6,6	20,2	17,7	19,9	15,1	0,2	2,6	2,5	1,9	50,3	28,1	1,4	0,7	22,0	25,3					
Степняк 1	10,7	7,7	22,7	19,4	22,2	17,0	0,5	2,4	2,5	1,7	54,9	29,3	2,1	1,0	20,3	23,9					
Степняк 2	9,7	7,1	20,4	17,9	19,5	13,9	0,9	4,0	2,7	1,8	52,6	24,7	1,9	0,8	20,0	23,9					
Степняк 3	9,4	7,6	21,7	19,4	21,5	17,3	0,2	2,2	2,5	1,7	54,6	28,6	2,0	1,0	22,1	24,5					
Степняк 2К	9	7,4	20,5	18,4	19,8	15,9	0,7	2,4	2,7	2,1	54,2	33,2	1,8	1,1	21,8	23,5					
Середнє	9,2	7,1	21,5	19,0	20,8	16,2	0,7	2,9	2,5	1,8	53,9	29,8	1,7	0,9	22,4	25,7					
HIP _{0,05} (фактор ліній)	0,5	0,4	0,6	0,8	0,7	1,0	0,7	0,8	0,3	0,5	—	3,8	0,3	0,2	1,4	0,9					
HIP _{0,05} (фактор посіва)	0,13	0,2	0,24	0,3	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,34				
R _{GxE} (df=11)	0,73*	0,61*	0,66*	0,75*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,82*				

Примітки: ш. — широкорядний посів; в. — вузькорядний посів; * — достовірно при P=0,05.

Таблиця 4

Генотипові кореляції між ознаками у вузько- та широкорядному посіві

Пари ознак		ККК	КФК	КСК	ЗКк	ЩК	ЗК	МЗК
ВР	в.	0,23	-0,05	0,46*	-0,47*	-0,13	-0,34*	0,12
	ш.	0,43*	0,21	0,47*	-0,14	-0,23	-0,31	0,11
ДГК	в.	0,33	0,43*	-0,34	0,15	-0,73*	0,32	0,48*
	ш.	0,29	0,27	0,13	-0,12	-0,59*	-0,07	0,17
Пари ознак		ЗП	МЗП	ЗР	МЗР	МТЗ	ПК	ДК
ВР	в.	0,05	0,18	-0,07	0,18	0,17	0,03	0,47*
	ш.	0,39*	0,52*	0,36*	0,50*	0,33*	0,47*	0,46*
ДГК	в.	0,32	0,37*	0,37*	0,46*	0,03	0,28	0,35*
	ш.	0,45	0,50*	0,43*	0,48*	0,27	0,55*	0,54*

Примітка: * — достовірно при Р=0,05.

Недостовірні негативні кореляції між ВР та ЩК як у вузько-, так і в широкорядному посіві підтверджують компактизацію колосу, яка відбувається під дією *Rht*-генів [4].

У вузькорядному посіві простежені помірні позитивні генотипові кореляції КФК та МЗК з ДГК, хоча в широкорядному посіві такий зв'язок був недостовірний, також не спостерігали кореляцій між цими ознаками та ВР.

Загалом, у вузькорядному посіві лінії були вищі, ніж у широкорядному, окрім Кооператорки, де спостерігали протилежну тенденцію, і лінії Степняк 2, відмінності між якими за ВР були невірогідні. Також вони характеризувались меншою ДГК, ПК, ККК, КФК, ЗК, ЗКк, ЗР, більшою КСК, ЩК та МТЗ у порівнянні з рослинами, вирощеними в широкорядному посіві. В обох типах посіву спостерігали достовірні відмінності за ВР у рослин дикого типу, одно- та двогенних карликів, які ранжовані відповідно. Відмінності між лініями, які спостерігалися в широкорядному посіві за ознаками ПК, ЗП, МЗП, МЗР, у вузькорядному нівелювалися (табл. 2, рис. 2 В та Г). Достовірних відмінностей між лініями за ЗР не спостерігали ні в широкорядному, ні у вузькорядному посівах, проте тенденції були різноспрямовані.

ДГК була більшою у ліній без генів короткостебловості як у широкорядному, так і у вузькорядному посівах (табл. 3, рис. 2 Б). Цікаво, що у вузькорядному посіві довжина колоса у Карлика 1 (*Rht8c Rht-B1b*), Степняка 3 (*Rht8c*) та Степняка 2К (*Rht8c Rht-D1b*) була на рівні високорослих ліній Кооператорка, Одеська 3, Степняк 1. У той же час на генетичному фоні сорту Одеська 3 лінія з двома генами короткостебловості характеризувалася достовірно меншою ДГК, ніж її високорослий аналог як у вузько-, так і в широкорядному посіві.

Хоча лінія Одеська 51 К-73 (*Rht8c Rht-B1e*) у широкорядному посіві мала достовірно більшу ДГК, ніж її рекурентна форма, проте у вузькорядному посіві ці лінії не розрізнялися. На генетичному фоні сорту Кооператорка рекурентна лінія мала більшу ДГК, ніж обидва її короткостеблові аналоги в обох варіантах посіву. В широкорядному посіві ДГК була більша, хоча і не достовірно, у Кооператорки К-90 (*Rht8c*), ніж у Коопера-

торки К-70 (*Rht8c, Rht-B1e*), а у вузькорядному посіві навпаки (табл. 3). Схожі зміни відбувалися і з лініями на генетичному фоні сорту Степняк. Так, лінія Степняк 2, яка в широкорядному посіві не відрізнялась за ДГК від лінії Степняк 3 і була достовірно більшою за Степняк 2К. У вузькорядному посіві ця лінія характеризувалася найменшою ДГК на генетичному фоні сорту Степняк, достовірно від Степняк 2К не відрізнялася, але мала достовірно меншу ДГК за лінії Степняк 3 та Степняк 1. Такі розбіжності можуть свідчити про вплив не тільки визначених генів короткостебловості, а й генетичного фону, оскільки вони детектовані на двох з чотирьох досліджених у роботі генетичних фонів.

Загалом ККК у вузькорядному посіві зменшувалася. Лінія з двома генами короткостебловості Одеська 51 К-73 (*Rht8c Rht-B1e*) характеризувалася меншою ККК, ніж Одеська 51 (*Rht8c*), незалежно від типу посіву. Лінії Одеська 3 (без *Rht*-генів) та Одеська 3 К-75 (*Rht8c Rht-B1b*) за цією ознакою не розрізнялися у вузькорядному посіві, хоча в широкорядному лінія Одеська 3 К-75 характеризувалася меншими параметрами за цією ознакою. У широкорядному посіві лінія Кооператорка не відрізнялась від Кооператорки К-70 за ККК, а лінія Кооператорка К-90 мала достовірно менше значення цієї ознаки. У вузькорядному посіві лінія Кооператорка К-70 характеризувалася достовірно більшою ККК, ніж її аналоги, які не відрізнялися між собою. В посівах обох типів лінія Степняк 2 характеризувалася ККК на рівні Степняка 2К, яка була меншою, ніж у Степняк 1 та Степняк 3. В той же час у вузькорядному посіві останні дві лінії не відрізнялися, а в широкорядному лінія Степняк 1 мала достовірно більшу ККК. Перелічене вище підтверджує наявність неоднакових тенденцій в обох типах посіву.

Кількість стерильних колосків значно збільшувалася у вузькорядному посіві. Проте при порівнянні ліній між собою у вузькорядному посіві наявність двох генів короткостебловості призводила до дещо меншої КСК, хоча і не достовірно. Лінія Степняк 2 характеризувалася найбільшою КСК, за якою достовірно відрізнялася від своїх аналогів. У широкорядному посіві достовірні відмінності за КСК спостерігалися між Одеською 3 та Одеською 3 К-75, двогенний карлик характеризувався меншим значенням цієї ознаки.

Логічно, що у зв'язку зі зростанням КСК та ЩК у вузькорядному посіві зменшується КФК (табл. 3). На генетичному фоні сорту Кооператорка лінія Кооператорка К-70 мала більшу КФК, ніж більш високорослі форми на цьому ж генетичному фоні незалежно від типу посіву. Лінії Одеська 3 та Одеська 3 К-75 за цією ознакою не розрізнялися. На генетичному фоні сорту Одеська 51 наявність *Rht-B1e* алелю призводила до достовірного зменшення КФК у посівах обох типів. На генетичному фоні сорту Степняк лінії Степняк 1 та Степняк 3 в посівах обох типів характеризувалися більшою КФК, ніж їхні аналоги. Хоча в широкорядному посіві лінії Степняк 2 та Степняк 2К не розрізнялися, у вузькорядному достовірно меншу КФК мав Степняк 2.

Лінії у вузькорядному посіві мали достовірно менше ЗК, ніж в широкорядному, а в останньому за цією ознакою не розрізнялися. У вузькорядному посіві лінії з двома генами короткостебловості загалом мали більшу ЗК, ніж високорослі форми, за виключенням ліній на генетичному фоні сорту Одеська 51. За МЗК у вузькорядному посіві короткостеблові аналоги не відрізняються від високорослих форм, лише лінія Одеська 51 К-73 має достовірно меншу МЗК, ніж її аналог Одеська 51, ця тенденція також простежується в широкорядному посіві.

Загалом МТЗ була вищою у рослин у вузькорядному посіві, проте достовірних різниць між лініями, на відміну від широкорядного посіву, не детектовано. У широкорядному посіві лінії з двома генами короткостебловості характеризувалися меншою МТЗ, ніж їхні більш високорослі форми. Такі ж відмінності за МТЗ ми спостерігали протягом трьох років досліджень цих ліній у широкорядному посіві.

Висновки. Виявлені достовірні відмінності між проявом ознак залежно від типу посіву. Зростання врожаїв, отримане за рахунок введення *Rht*-генів, пов'язано саме з їхньою прямою дією — зниженням висоти рослин, яке підвищує стійкість рослин до вилягання.

Ефекти *Rht*-генів на висоту рослини, дату колосіння, довжину, кількість фертильних та стерильних колосків з головного колоса та загалом кількість колосків з головного колоса, масу зерен з підгонів та рослини, число зерен з рослини, детектовані в широкорядному посіві, неоднозначно змінювалися у вузькорядному. Відмінності між лініями в широкорядному посіві за ознаками «сумарне продуктивне кущення», «маса зерна з підгонів та з рослини», «маса тисячі зерен», «число зерен з підгонів» нівелюються у вузькорядному.

За ознаками «висота рослин», «довжина головного колоса», «кількість колосків у колосі», «кількість фертильних та стерильних колосків у колосі», «маса зерен з підгонів та рослини», «дата цвітіння» виявлені достовірні ефекти взаємодії генотип — середовище. При цьому щодо висоти рослин спостерігається середня симілярність реакцій генотипів на зміну типу посіву без суттєвої зміни рангів. Стосовно ознак головного колоса (довжина, кількість стерильних колосків і дата цвітіння) виявлена висока симілярність ($R_{GxE}=0,73 \dots 0,75^*$) реакцій генотипів на умови; для ознак «щільність колосу», «кількість фертильних та загальна кількість колосків у колосі» — середня односпряженість ($R_{GxE}=0,61 \dots 0,69^*$), а ознак рослини (число зерен з рослини, маса зерен з підгонів та рослини) — хаотичність реакцій ($R_{GxE}=-0,17 \dots 0,15$).

Маса тисячі зерен залежала від умов середовища (типу посіву) і у вузькорядному посіві не була пов'язана з наявністю генів короткостебловості в генотипі, а в широкорядному — лінії з двома генами короткостебловості характеризувалися меншою МТЗ.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Чистилин Г. В. Способы посева интенсивных сортов озимой пшеницы при разных нормах высева семян на темно-серых лесных почвах ЦЧЗ: Автореф. дис. ... канд. с.-х. н. — Курск, 1997. — 20 с.
2. Чекалін М. М., Тищенко В. М., Баташова М. Є. Селекція та генетика окремих культур: Навчальний посібник. — Полтава: ФОП Говоров С. В., 2008. — 368 с.
3. Чеботарь Г. А., Моцный И. И., Чеботарь С. В., Сиволап Ю. М. Прямые эффекты генов короткостебельности на генетическом фоне известных сортов пшеницы юга Украины // Цитология и генетика. — 2012. — Том 46, № 6. — С. 44–52.
4. Чеботарь Г. А., Чеботарь С. В., Моцный И. И., Сиволап Ю. М. Плейотропные эффекты гиббереллин-чувствительных и нечувствительных генов короткостебельности мягкой пшеницы в условиях Причерноморья // Генетика. — 2014 (в печати).
5. Rebetzke G. J., Bonnett D. G., Ellis M. H. Combining gibberellic acid-sensitive and insensitive dwarfing genes in breeding of higher-yielding, sesqui-dwarf wheats // Field Crops Res. — 2012. — Vol. 127. — P. 17–25.
6. Chebotar S. V., Fayt V. I., Borner A. Pyramiding of dwarfing genes in the winter bread wheat varieties from the South Ukraine // EWAC Newsletter. — 2008. — P. 64–68.
7. Файт В. И., Чеботарь С. В., Мокану Н. В., Пилипенко М. В. Ефекти алелей гена *Rht8* по агрономическим признакам у озимої мягкої пшеници в умовах степі юга України // Цитология и генетика. — 2007. — Т. 41, № 2. — С. 30–36.
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 Г. А., Чеботарь С. В., Моцный И. И., Лобанова Е. И., Сиволап Ю. М. Молекулярно-генетический анализ линий-аналогов мягкой пшеницы, различающихся по высоте растений // Вісник Одеського національного університету. — 2009. — Т. 14, вип. 8. — С. 61–71.
10. Чеботар Г. О., Моцний И. И., Чеботар С. В., Сиволап Ю. М. Вплив алелів генів короткостебловості та гена *Ppd-D1* на агрономічні ознаки м'якої пшениці // Збірник СГІ–НЦНС. — 2010. — Вип. 16 (56). — С. 148–160.
11. Лобашев М. Е. Генетика: Учебник. — 2-е изд. — Л.: ЛГУ, 1967. — 752 с.
12. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. — М.: Колос, 1973. — 336 с.
13. Герасименко В. П. Оцінка взаємодії генетичних факторів з умовами зовнішнього середовища у дев'яти сортів тритикале дисперсійним та кореляційним методами // Аграрний вісник Причорномор'я: Зб. наук. праць. — Одеса: ОДСГІ, 2004. — Вип. 26, ч. 2. — С. 161–166.
14. Скурыдин Г. М., Багинская Н. В. Новый подход в корреляционном анализе количественных признаков [Электронный ресурс] // Сб. тр. конф., посвященной 90-летию со дня рождения А. А. Ляпунова. 8–11 октября 2001 г. — Новосибирск, 2001. — Режим доступа: <http://www-sbras.nsc.ru/wc/Lyap2001/>.
15. Інформаційний щорічник щодо активізації небезпечних езогенних геологічних процесів на території України за даними моніторингу ЕГП — Київ: Державна служба геології та надр України, Державне науково-виробниче підприємство «Державний інформаційний геологічний фонд України», 2012. — 105 с.

UDC 633.11:575

Chebotar G. O., Chebotar S. V., Motsnyy I. I., Fayt V. I., Sivolap Yu. M.
Collected scientific articles of PBGI-NCSCI (in Ukrainian). 2013. Issue 22 (62).

EFFECTS OF RHT-GENES ON BIOLOGICAL AND AGRONOMICAL TRAITS OF WHEAT IN WIDE ROWS AND PLOTS

Different types of sowing have a diverse impact on plant growth and productivity. Thus, the effects of alleles of dwarfing genes in analogue-lines of well known varieties in southern Ukraine were investigated in wide rows and plots. The aim of our work was to compare the effects of the *Rht*-genes on agronomically important traits of winter bread wheat in two different types of sowing.

As a material were used analogue-lines created in the 1990th by V. V. Khangildin on the genetic background of historically well known varieties such as: Kooperatorka, Odesskaya 3, Odesskaya 51, Stepnyak in PBGI. The lines are genetically different in plant height and contain different alleles of the dwarfing genes (Chebotar et al., 2010).

Plants were grown in the field of PBGI in 2011 in wide rows and in 3 m²plots. The data analysis was performed with two-factor analysis of variance (ANOVA) using the software package Statistica 7 (Statsoft 2005). The reliability of differences was determined by LSD of appropriate level of significance for each factor or their interaction (Dospehov, 1973). The correlation coefficient of ranks $R_{G\times E}$ (by Spearman) was used to detect a statistical estimation of genotype x environment interaction between the same genotypes in different growing conditions. To calculate the genotypic correlation coefficients (R_G) by Pearson the data were converted by Skurydin and Baginskaya (2002) to eliminate the effects of environmental components.

In general, the plants grown up in the plots were higher than in the wide rows except Kooperatorka, for which the opposite trend was observed. Line Stepnyak 2 does not significantly differ by plant height in both types of sowing. The plants grown in the plots were characterized by lower main spike length, productive tillering, number of spikelets in the main spike, number of kernels in the main ear, number of kernels from the secondary ears, number of kernels per plant, higher number of sterile spikelets, main spike density and 1000 kernels weight compared with the plants grown in the wide rows. In both types of sowing significant differences were observed for plant height in wild-type plants, one- and two-gene dwarfs, at the same time the ranks were remained. The differences between lines observed in wide rows for productive tillering, number and weight of kernels from the secondary ears and from the plant were leveled off in the plots. Significant differences between the lines by the number of kernel per plant were observed both in the plots and in the wide rows, but the trends were different.

We found significant differences between the manifestation of traits, depending on the type of sowing. Increase of yields obtained by the introduction of *Rht*-genes is associated with their direct effect — a reduction in plant height, which increases the plant resistance to lodging.

Effects of *Rht*-genes on plant height, heading date, length, number of fertile and sterile spikelets in the main spike, general number of spikelets in the main spike, grain weight from secondary ears and plants, the number of grains per plant, detected in wide rows varied in plots. Differences between the analogue-lines and the recurrent forms by total productive tillering, kernels weight from the secondary ears and from the plant, 1000 kernels weight, and number of kernels from the secondary ears detected in wide rows were leveled in plots.

The significant effects of genotype-environment interaction were revealed for plant height, flowering date, main spike length, number of spikelets per ear, number of fertile and sterile spikelets per ear, grain weight from secondary ears and plants. Average similarity of the genotype reactions on changes of sowing type were observed for plant height, without significant changes of ranks. High similarity of the genotype reactions on changes of sowing type were observed for the main ear features such as length, number of sterile spikelets and flowering date ($R_{GxE} = 0,73 * \dots 0,75 *$). For the traits: ear density, number of spikelets per ear, number of fertile spikelets per ear the middle unidirectional reactions were detected ($R_{GxE} = 0,61 * \dots 0,69 *$). Number of grains per plant, weight of kernels from the secondary ears and plants were characterized by chaotic effects of genotype-environment interaction ($R_{GxE} = -0,17 \dots 0,15$).

Weight of 1000 kernels depended on environmental conditions (such as type of sowing) and in the plots was not associated with the presence of the dwarfing genes in the genotype. In wide rows the lines with two dwarfing genes were characterized by lower 1000 kernels weight than semi dwarf or wild type plants.

Tables — 4. Figures — 2. Bibliography — 15.

УДК 633.11:575

Чеботарь Г. А., Чеботарь С. В., Моцный И. И., Файт В. И., Сиволап Ю. М. Сборник научных трудов СГІ–НЦНС. 2013. Вып. 22 (62).

СРАВНЕНИЕ ЭФФЕКТОВ *Rht*-ГЕНОВ ПО КОМПЛЕКСУ БИОЛОГИЧЕСКИХ И АГРОНОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПШЕНИЦЫ В ШИРОКО- И УЗКОРЯДНОМ ПОСЕВАХ

Проведено сравнение эффектов аллелей генов короткостебельности на биологические и агрономические признаки у линий-аналогов известных сортов юга Украины в широко- и узкорядном посевах. Эффекты

Rht-генов на ряде признаков детектируемых в широкорядном посеве неоднозначно менялись в узкорядном. Так, различия между линиями по суммарному продуктивному кущению, массе зерен с подгона и растения, массе тысячи зерен, числу зерен с подгонов, определенные в широкорядном посеве, в узкорядном нивелировались. Выявлены достоверные эффекты взаимодействия генотип — среда по признакам высота растений, длина главного колоса, количество колосков в колосе, количество fertильных и стерильных колосков в колосе, масса зерен с подгона и растения, дата цветения.

Таблицы — 4. Рисунки — 2. Библиография — 15.