

**СПЕЦІАЛЬНА
СЕЛЕКЦІЯ
ПОЛЬОВИХ КУЛЬТУР**



СПЕЦІАЛЬНА СЕЛЕКЦІЯ ПОЛЬОВИХ КУЛЬТУР

За редакцією доктора сільськогосподарських наук, професора

М.Я. Молоцького

*Рекомендовано Міністерством аграрної політики України
для використання в навчально-виховному процесі
як навчальний посібник під час підготовки фахівців
ОКР «магістр» спеціальності 8.09010105
«Селекція і генетика сільськогосподарських культур»
у вищих навчальних закладах III-IV рівнів акредитації
Міністерства аграрної політики України*

Біла Церква
Білоцерківський національний аграрний університет
2010

УДК 631.527:633(075)

ББК 41.3

С 71

Гриф надано Міністерством
аграрної політики України
(лист № 18-28-13/1148 від 15.11.2010 р.)

Автори: **Бугайов В.Д., Васильківський С.П., Власенко В.А.,
Гірко В.С., Дзюбецький Б.В., Кириченко В.В.,
Лінчевський А.А., Логінов М.І., Матрос О.П.,
Молоцький М.Я., Осипчук А.А., Перевертун Л.І.,
Роїк М.В., Січкач В.І., Скорик В.В.,
Шевченко А.М., Яцишен О.Л.**

Спеціальна селекція польових культур: Навчальний
С 71 посібник / В.Д. Бугайов, С.П. Васильківський, В.А. Власенко
та ін.; за ред. М.Я. Молоцького. – Біла Церква, 2010. – 368 с.

ISBN 978-966-8035-79-1

Розглянуті основні питання зі спеціальної селекції головних польових культур, що вирощуються в Україні: зернові (пшениця, жито, ячмінь, овес, тритикале, кукурудза), зернобобові (горох, соя), круп'яні (гречка, просо), технічні (цукрові буряки), олійні (соняшник, ріпак), прядивні (льон), бульбоплоди (картопля), кормові (багаторічні трави). Щодо кожної культури висвітлено загальні відомості про походження і досягнення, завдання та напрями селекції, генетику, вихідний матеріал, методи селекції, методикау і техніку селекційного процесу, оцінювання селекційного матеріалу.

У кожному розділі наводяться контрольні питання для перевірки рівня знань студентів та список рекомендованої літератури.

Для студентів-магістрів, аспірантів, викладачів та співробітників науково-дослідних установ сільськогосподарського спрямування.

ББК 41.3

Рецензенти: **Кожушко Н.С.**, д-р с.-г. наук, професор
(Сумський національний аграрний університет);
Парій Ф.М., д-р біол. наук, професор
(Уманський національний університет садівництва)

ISBN 978-966-8035-79-1

©БНАУ, 2010

ПЕРЕДМОВА

Селекція – найдешевший, найрезультативніший та екологічно чистий фактор зростання виробництва продукції рослинництва. За сучасних тенденцій підвищення вартості енергозатрат на одиницю виробленої продукції і при наявності проблем, що виникли внаслідок загрозливого забруднення навколишнього середовища, селекції відводиться особливо важлива роль.

Теорія і практика селекції та насінництва ґрунтуються на концепціях сучасних генетики, фізіології, біохімії рослин та інших суміжних наук. Специфічною функцією селекції є створення нових сортів і гібридів сільськогосподарських рослин для збільшення виробництва та поліпшення якості вирощеної продукції. Впливаючи безпосередньо на підвищення продуктивності сільського господарства, селекція перетворюється на засіб виробництва.

У цілому людство має у своєму розпорядженні величезні резерви в збільшенні харчових ресурсів, особливо сільськогосподарської продукції. Практика свідчить, що на основі широкого використання нових сортів і гібридів сільськогосподарських рослин, застосування добрив, пестицидів, зрошення, засобів механізації, починаючи з 50-х років ХХ століття, вдалося у 2–3 рази й більше підвищити врожайність кукурудзи, пшениці, рису, овочевих, плодкових, технічних та інших культур. Значне підвищення врожайності основних сільськогосподарських культур у нашій країні пов'язано з широким впровадженням у виробництво сортів, створених видатними селекціонерами В.Я. Юр'євим, В.М. Ремеслом, А.А. Горлачем, П.Х. Гаркавим, Б.П. Соколовим, Ф.Г. Кириченком, В.І. Дідусем, А.Ф. Шуліндіним, І.К. Котком, С.П. Лифенком, М.А. Литвиненком, В.В. Моргуном, В.В. Кириченком, А.М. Шевченком, Л.О. Животковим, Л.А. Бурденюк-Тарасевич, А.А. Лінчевським та ін.

Крім підвищення врожайності сільськогосподарських культур реалізація деяких селекційно-генетичних програм дозволила створити сорти й гібриди рослин з більш високим умістом білка (у тому числі незамінних амінокислот), цукрів, вітамінів та інших біологічно цінних речовин, що дало можливість не тільки збільшити виробництво продуктів харчування, але й поліпшити їхню якість.

В сучасних умовах селекційні дослідження спрямовані на поглиблення знань про успадкування кількісних і якісних ознак, стійкість до стресових факторів довкілля та використання цих знань для створення вихідного матеріалу, селекції високопродуктивних сортів рослин, адаптованих до певних умов вирощування.

Все більшого значення набуває впровадження досягнень біотехнології в генетико-селекційний процес, що сприяє пошуку нових перспективних напрямів, насамперед це розробка нових технологій селекційного процесу на основі вдалого поєднання традиційних методів селекції і досягнень клітинної та генної інженерії; удосконалення методів клітинної інженерії рослин, придатних для використання у створенні нових сортів; створення на основі генної інженерії не тільки нових форм рослин із бажаними ознаками, але й принципово нових селекційних форм.

Застосування молекулярно-генетичних маркерів у селекційному процесі сприяє зменшенню масштабів і скороченню терміну селекційних програм, а також формуванню сучасної уяви про особливості організації та еволюції геномів рослин, удосконаленню їх генетичних карт.

Отже, вже закладені основи селекції XXI століття, яка буде базуватися на досягненнях генетики – клітинній селекції, соматичній гібридизації, прямому аналізу генетичного матеріалу, генній інженерії.

Стратегічного значення набуває потреба адаптації сортів до стресових факторів, що пов'язані з глобальними змінами клімату. На цей виклик природи селекція має відповісти створенням посухо- і жаростійких сортів з високим потенціалом продуктивності та якості продукції.

Повна реалізація потенційних можливостей сорту значною мірою залежить від рівня підготовки спеціалістів, які повинні знати генетичну природу та методи створення сортів і гібридів. Видання цього підручника і має на меті певною мірою сприяти цьому.



Колектив авторів висловлює щирі подяку за спонсорську допомогу доктору с.-г. наук, професору, директору науково-виробничого малого підприємства «Антарія»

Тараненко Любові Калинівні

*у випуску навчального посібника
«Спеціальна селекція польових культур»*

1. СЕЛЕКЦІЯ ПШЕНИЦІ

Власенко В.А. – доктор с.-г. наук

1.1. Досягнення, завдання і напрями

Першими хлібними злаками, по всій ймовірності, були пшениця і рис. Про це говорять розкопки стародавніх міст проживання. Так, єгипетські піраміди стоять більше сорока століть, однак у них знаходять чорні, обвуглені від часу, зерна пшениці. Пшеницю в Туркменії, поблизу міста Ашхабад вирощували близько 7 тисяч років тому на зрошуваних землях. Є відомості, що її вирощували люди кам'яного віку за 10-20 тисяч років до нашої ери. Запевняють, що на північних берегах Середземного моря вона з'явилась раніше, ніж виникла членороздільна мова. Більш широко пшеницю вирощували в Ірані, Іраці та інших державах Сходу. Близько 3 тисяч років тому пшеницю інтенсивно культивували у Китаї, Середній Азії, на Кавказі, зокрема в Грузії. На Європейському континенті пшеницю вирощували близько 4-5 тисяч років тому. На території України найдавніші сліди пшениці (Хмельницька обл.) відносяться до III-IV тисячоліття до нашої ери, тобто до часів трипільських племен. Древні слов'яни, що населяли територію сучасної України, ще за кілька сот років до нашої ери, вирощували пшеницю не тільки для власного споживання, а й на продаж іншим народам. У Південній Африці, Америці, Австралії пшениця з'явилась лише у XVII-XVIII ст.

Пшениця – є найціннішою і найбільш розповсюдженою зерновою продовольчою культурою в світі. Відомі три цивілізації, які формувались на основі найважливіших трьох зернових культур – пшениці, рису, кукурудзи. Сьогодні переважна більшість населення світу використовує зерно пшениці, головним чином, для виготовлення харчових продуктів. Вирощують зерно для отримання борошна, з якого виготовляють хлібобулочні, макаронні та кондитерські вироби. Окрім цього із зерна виготовляють різні крупи. Останнім часом набуває розвитку селекція зі створення пшениці ваксі (для виробництва спеціальної локшини та крохмалю харчового і технічного призначення), а також чорнозерної з підвищеною поживною цінністю зерна. Спеціальні сорти використовують на корм птиці, як складові комбікормів для інших тварин. Зерно пшениці використовують для виготовлення високоякісного питного спирту. Останнім часом здійснені спроби селекції сортів для виробництва біоетанолу. Пшениця шляхом селекції стала одним з родоначальних видів тритикале.

Як дуже пластична культура пшениця росте в широкому зональному діапазоні, включаючи вертикальну зональність (може підніматись на висоту до 4 тис. м над рівнем моря). У світовому виробництві до сьогодні пшениця займала перші місця за площами посіву (близько 220 млн га) та валовими зборами зерна. За останні 10 років вироб-

ництво зерна у світі коливалось у межах 550-630 млн т. При цьому середня врожайність складала близько 2,7 т/га. В Україні валовий збір зерна за цей період становив щорічно в середньому близько 17 млн т за площі посіву понад 6 млн га. Головними виробниками зерна пшениці є США, Канада, Аргентина, Австралія. Велику кількість його виробляють також Росія, Казахстан, Мексика, Бразилія, Китай, Індія, Франція.

Найбільше поширення і виробництво зерна має пшениця м'яка або хлібна (в англомовних країнах), яка використовується в хлібобулочній промисловості. Пшеницю тверду застосовують для виготовлення макаронних виробів і знаходиться на другому місці, але складає менше 10 % посівних площ пшениці. Виробниче поширення мають деякі інші види, проте їх ареал мінімальний.

Найдешевшим джерелом збільшення виробництва пшениці є створення і впровадження нових сортів. Встановлено, що питома вага сорту у збільшенні валових зборів зерна у різних країнах світу становить від 30 до 70%. Селекція пшениці, як і інших культур, має глибокі історичні корені, є одним із найбільш ранніх досягнень людства. Людина стала поступово одомашнювати рослини, відбирати ті форми, які забезпечували надійне джерело їжі. Селекція пшениці спочатку супроводжувалась безперервним відбором і пересівом рослин. Деякі рослини за допомогою прийомів добору і вирощування поступово наближалися до типів культурних рослин. Цьому сприяв популяційний склад рослин, посилений процес природної гібридизації всередині популяцій і мутації. Вже за 3200-3000 років до н.е. було відомо багато сортів пшениці, на що вказує великий асортимент шумерських назв: *Ziz*, *Ziz-Si*, *Surin*, *Ziz-Bar*, *Laher* та ін.

Формування наукової селекції стало можливим завдяки еволюційному вченню Ч. Дарвіна, становленню і розвитку генетики. Експериментальні дослідження Г. Менделя, В. Іогансена, Г. Нільсона-Еле і багато інших послужили теоретичним обґрунтуванням методів селекції. Так, вже в 1830 році Ле-Кутер створив і випустив у продаж насіння сорту пшениці *Tabalera de Bellwul*, який потім тривалий час розмножували у Франції. Проте численні факти свідчать про існування й інших комерційних сортів. Зокрема, в Росії близько 1810 р. сорт Дорогая, або Китайская пшеница, став швидко втрачати площі посіву через незадовільну якість хліба (швидко черствів), що свідчить як про наявність сортів, так і їх поступове поліпшення. Успішний розвиток селекційної науки в Україні завдячує міцному фундаменту історії. Наприклад, керченська пшениця Білотурка в 1850 р. на Лондонській міжнародній виставці нагороджена золотою медаллю й дипломом. Можна вважати, що з цього періоду започатковано творчу селекцію в Україні.

На рубежі XIX–XX ст. у багатьох державах світу почали створювати широку сітку селекційних установ. Початок селекційно-

насіннєвої роботи в Росії, зокрема і Україні, відноситься до 80-х років XIX століття. У 1884 р. було засноване Полтавське дослідне поле, де професор А.Е. Зайкевич [55] почав вивчати сортовий склад російських пшениць. Слідом за цим були створені Немерчанська (1886 р.), Уладово-Люлинецька (1886 р.) дослідні станції. Впродовж 1909-1914 рр. засновані Харківська, Одеська, Миронівська, Кримська, Синельниківська та Іванівська дослідно-селекційні станції. Основним методом селекції більшості дослідно-селекційних установ на той час був індивідуальний і масовий добір із місцевих сортів (аналітична селекція). Були створені сорти пшениці м'якої озимої Ферругінеум 1239, Еритроспермум 917, Дюрабль, Кооператорка, Земка, Українка та інші. Сорт Українка майже півстоліття використовувався у виробництві, посівні площі його в окремі роки перевищували 7 млн га. Він тривалий час був у ФАО світовим еталоном хлібопекарської якості зерна, а тому цей сорт відносять до шедеврів світової селекції. Таким же вважають сорт пшениці м'якої озимої Миронівська 808. Його посівні площі перевищували 11 млн га у рік, що є світовим рекордом для цієї культури. Він вже майже 50 років знаходиться у виробництві в Росії, де займає близько 2 млн га посівної площі. Серед сортів пшениці твердої широко відомий сорт Харківська 46, який більше 50 років тому був районований у СРСР, посівні площі якого сягали за 4,5 млн га у рік або складали чверть світових посівів цієї культури.

У витоках становлення селекції пшениці як науки стояли такі вчені як А.О. Сапегін, Д.О. Долгушин, В.Я. Юр'єв, І.М. Єремєєв. Так, академік А.О. Сапегін є автором перших вітчизняних сортів пшениці озимої Земка, Кооператорка, Одеська 3, Одеська 16 та ін. Частина із них створена за період 1920-1930 рр. індивідуальним відбором із місцевого сорту Банатка. Учений першим в Україні застосовував гібридизацію пшениці як селекційний метод, враховуючи закони спадковості та створив сорт Одеська 3. Перші його роботи присвячені теоретичному обґрунтуванню методики селекції, гібридологічним особливостям, зв'язку між спадковістю та морфологічними ознаками рослин. Вчений застосовує метод варіаційної статистики для оцінки точності результатів польових дослідів, стає автором перших підручників з питань методики польових дослідів, які відіграли велику роль у розвитку вітчизняної аграрної науки.

Єремєєв І.М., один із авторів всесвітньовідомого сорту Українка, з 1922 р. читав лекції, а з 1929 р. обирається професором Маслівського інституту селекції. Саме тут отримали вищу освіту і стали відомими ученими та селекціонерами пшениці В.М. Ремесло, Ф.Г. Кириченко, В.І. Дідусь, Т.Д. Ковтун, А.М. Мироненко, П.Я. Коробко, М.Г. Товстик, Т.Д. Єфименко, Я.М. Одноконь, П.К. Шкварников, М.Є. Немлієнко, А.В. Пухальський та багато інших.

Із синтетичною селекцією пов'язаний новий етап розвитку. Синтетична селекція на перших етапах використовувала в основному

парні міжсортіві схрещування. Для того щоб об'єднати в одному сорті кращі ознаки кількох форм, селекціонери на більшості станцій стали застосовувати послідовну, або так звану східчасту гібридизацію. По суті більшість створених раніше і останнім часом сортів пшениці – результат поступового накопичення господарсько цінних ознак шляхом послідовних схрещувань. Родовід практично будь-якого сорту має корені в далекому минулому, включає сорти із різних країн. Це дозволило використати кращі світові надбання у селекції пшениці, суттєво поліпшити продуктивний потенціал і створити конкурентоспроможні вітчизняні сорти.

На сьогодні у Державному реєстрі сортів рослин, допущених до застосування в Україні, нараховується біля 200 сортів пшениці. За всіма складовими переважає пшениця м'яка озима. Здебільшого як страхова використовується культура пшениці м'якої ярої. Близько 5 % посівної площі пшениці займають загалом тверда яра і озима. Потенціал вітчизняних сучасних сортів пшениці м'якої озимої знаходиться в межах 8-12 т/га, проте реалізується у виробничих умовах лише близько 40 %. Тут не тільки агротехнологічні упущення у сучасному зерновиробництві, а й часто знижена адаптивна здатність сортів. З одного боку активна селекція сортів інтенсивного типу призвела до втрати адаптогенів, у першу чергу до абіотичних чинників. А з іншого – глобальні зміни клімату зумовили нестабільність гідротермічного режиму у період вегетації рослин і збільшення ризиків для їх оптимального розвитку. Частішими стали також метеорологічні катастрофи. Метеорологічні чинники складно піддаються прогнозуванню та напрацюванню застережних засобів. До того ж селекція має певну інерційність, оскільки на створення нового сорту йде більше 8 років, а тому явище певного відставання селекції від потреб сьогодення є об'єктивним. Проте успіхи у селекції пшениці за останні 30 років свідчать про значний прогрес у вирішенні тих завдань, які на цей час стояли. Подальший розвиток селекції, за надійної матеріальної і фінансової підтримки та підготовка молодих фахівців на міжнародному рівні, дозволить продовжити успішну естафету української школи створення висококонкурентоспроможних сортів пшениці.

Варто застерегти і в тому, що внаслідок бурхливого розвитку технологічного прогресу на величезних площах сільськогосподарських угідь велике різноманіття сортів може замінитися одним або декількома, які на певний період господарники можуть сприймати за найбільш урожайні. За такого стану збільшується генетична однорідність посівів, внаслідок чого зростає вразливість їх шкідниками та хворобами, погодними чинниками, кліматичними змінами.

Несприятливими факторами під час вирощування пшениці в Україні є складні умови зимівлі, дія посухи, ураження рослин фітопатогенами, надмірна вологість у період наливу та дозрівання зерна, що спричиняє вилягання, проростання зерна в колосі, осипання зерна

у разі перестою зрілих хлібів тощо. Саме тому надзвичайно актуальною є подальша розробка наукових засад і вдосконалення методів створення адаптованих до несприятливих біотичних і абіотичних факторів високопродуктивних і цінних за якістю зерна сортів пшениці озимої та ярої для випічки хлібобулочних виробів, виготовлення макаронів, круп тощо. Особливою актуальності набуває пошук морфологічних і молекулярних критеріїв ідентифікації генетичного різноманіття, які вказують на особливості мінливості та формотворення цінних ознак в адаптивній селекції. Успіх практичної селекції визначатиметься рівнем теоретичних досліджень щодо особливостей генетичного контролю мінливості кількісних ознак і характеру їх прояву за варіювання умов середовища. Розробка й удосконалення методів оцінювання селекційного матеріалу дасть змогу виявити резерви продукційного процесу, використання яких сприятиме підвищенню адаптивного потенціалу високопродуктивних сортів пшениці.

Селекцію пшениці, як і інших культур, сьогодні поділяють на три складові: вихідний матеріал, штучний добір як основний метод, польові випробування.

1.2. Філогенез, систематика, споріднені таксони, генетика

Є дані різних дослідників про час, коли відбувалося формування роду *Triticum*. За останніми даними відділення від загального еволюційного стовбура лінії *Lolium* відбулося 35 млн років тому, дивергенція з комплексом *Hordeum* – 11 млн років, а з *Secale* – 7 млн років тому. Щодо систематики та класифікації пшениці, то ще й сьогодні точаться дискусії, але переважна більшість учених в Європі та Азії дотримуються основи, що була розроблена в першій половині ХХ ст. М.І. Вавиловим та К.А. Фляксбергером. Під *Triticum* L. сьогодні відносять до підтриби *Fruментaceae* Dum., що належить до складу триби *Triticeae* Dum. В результаті вивчення світової колекції пшениці вони прийшли до розуміння роду *Triticum* L. як такого, що охоплює всі види дикої і культурної пшениці за винятком споріднених видів – пирію і егілопсу.

Однією з найбільш загальних характеристик пшениці є те, що це однолітня рослина (сюди належать і культурні озимі форми та дикорослі види). Багаторічні форми, такі як пшенично-пирійні гібриди, були створені у другій половині минулого століття М.В. Цициним (Москва), а також пшенично-житні гібриди, виведені М. Садиховим (Азербайджан). До роду *Triticum* L. належать геноми A^a , A^b , B , G і D , до роду *Aegilops* – C , D , M , S , U та Un , серед яких власне пшеничними є тільки два – A^a та A^b ; донорами трьох інших елементарних геномів поліплоїдних пшениць були диплоїдні види роду *Aegilops*. Природний плоїдний

ряд складають види з числом хромосом $2n=14, 28, 42$; на октоплоїдному рівні рід *Triticum* L. не еволюціонував. Уперше октоплоїдні види з однаковими геномами – $A^A A^B B G$ – отримали в 40-х роках ХХ ст. П.М. Жуковський (*T. fungicidum* Zhuk. – пшениця грибобійна від схрещування *T. persicum* і *T. Timopheevii* з наступною поліплоїдизацією колхцином) і А.Р. Жебрак (*T. soveticum* Zhebrak від схрещування *T. durum* і *T. Timopheevii*). Ці та пізніше експериментально синтезовані види (*T. timonovum* Heslot et Ferrari, *T. flaksbergeri* Navt.) не пройшли природну адаптацію у практичному застосуванні на полях, однак представляють селекційний інтерес як вихідний матеріал.

Як відзначає М.П. Гончаров (2002), первинний гексаплоїд пшениці виник від приєднання геному *D Ae. squarrosa* до тетраплоїдної пшениці з геномом $A^A B$. Свого часу донором геному *A* вважали культурну однозернянку *T. monococcum*, потім дику однозернянку *T. boeoticum*, а сьогодні більшість учених визначають таким дику однозернянку *T. urartu*. Більш складною є ситуація з визначенням донора геному *B*. Вірогідно, на сьогодні ще недостатньо інформації для того, щоб вважати будь-який з нині існуючих видів егілопсу секції *Sitopsis* донором геному пшениці м'якої. Щонайменше 5 видів роду *Aegilops* цієї секції можна сприймати як вірогідні донори тих чи інших хромосом або фрагментів хромосом геному *B*: *Ae. bicornis* (Forsk.) Jaub. et Sprach. (*Егілонс дворогий*), *Ae. longissima* Schweinf. et Muschl. (*Е. нодовжений*), *Ae. sharonensis* Eig (*Е.*, що росте в Шароні), *Ae. searsii* (*Е. Сірса*), *Ae. speltoides* Tauch (*Е. спельтоїдоподібний*). Донором геному *D* є вид *Ae. squarrosa* auct. non L. (синонім – *Ae. tauschii* Coss.), точніше його підвид *strangulata* (Eig) Tzvel., який об'єднався в результаті амфідиплоїдизації з тетраплоїдною пшеницею, що мала геном $BBA^A A^A$. Однак цей же автор показав, що жоден з вивчених ним тетраплоїдних компонентів не має форм зі слабкою реакцією до фотоперіоду, а тому не підходить для гібридизації із залученими ним видами *Ae. squarrosa* при отриманні гексаплоїдної пшениці. Невідомим є тетраплоїдний вид, що слугував материнською формою для первинного алогексаплоїда в підроді *Triticum*, оскільки синтезовані ним амфіплоїди *T. dicocum* / *Ae. squarrosa* та *T. carthlicum* / *Ae. squarrosa* мають інший тип остистості, ніж пшениця м'яка.

Невідомий також час походження тих чи інших видів тетра- та гексаплоїдних пшениць. Вид *T. durum* відносно молодий (близько 5000 років) і очевидно, не міг брати участь у синтезі пшениці м'якої, що культивувалась до цього вже декілька тисячоліть. Щодо походження пшениці м'якої від *T. spelta*, то в Центральній Європі, згідно з археологічними знахідками, спельта з'явилась в епоху ранньої бронзи (2200-1500 років до н.е.), тобто більше ніж на 2000 років пізніше голозерної гексаплоїдної пшениці, яка вже була в ранньому неоліті (5400-4900 років до н.е.). Археологічній знахідці *T. spelta* з Близького Сходу (Yarim Tepe 1 – район Ярїм Тепе на півночі Іраку) 8 тис. років,

тоді як виявлені останки пшениці м'якої старші на тисячу років. За структурою каріотипу і розподілу гетерохроматичних сегментів на хромосомах спельта не відрізняється від м'якої пшениці, однак вона характеризується більш високим рівнем внутрішньовидового поліморфізму за хромосомними перебудовами (інверсіями та транслокаціями). Відповідно до розподілу гетерохроматичних районів спельта займає проміжне положення між тетраплоїдними і гексаплоїдними видами пшениці. В.Ф. Дорофеев вважав, що гібридизація тетраплоїдних пшениць з *Ae. squarrosa* могла відбуватись багаторазово в різних місцях перекриття ареалів цих видів. Одним з таких районів, а саме первинним, можна вважати околиці м. Кабул (Афганістан). Варто зазначити те, що субгеном *D* у пшениці міг сформуватися з декількох джерел *Ae. tauschii* на території сучасної Грузії, де егілопс підвиду *stragulata* не є ендемічним.

За даними японських дослідників, всі тетра- і гексаплоїдні форми пшениці мають цитоплазму одного чи двох видів роду *Aegilops*. Тому запис геномної формули *AB* чи *ABD* висвітлює історію пізнання еволюції пшениць, а не реальні події. Для відображення не тільки геномної формули, а й плазмону слід правильно записувати формулу тетраплоїдних пшениць – *BA*, а гексаплоїдних – *BAD*. У межах родів *Triticum* та *Aegilops* виявили 9 основних плазмотипів, з них у пшениці – 2. Під час вивчення плазмона тетраплоїдного виду *T. dicocoides* виявили два типи цитоплазм у ньому, причому один з них був ідентичним з підродом *Boeoticum*. Донором цитоплазми пшениці твердої і м'якої міг бути відсутній (зниклий, елімінований) нині вид з секції *Sitopsis*, оскільки цитоплазма жодного з наявних видів цієї секції не відповідає такій, як у тетра- та гексаплоїдних пшениць. Це можуть бути *Ae. longissima* або *Ae. sharonensis*.

Ендемічний для Закавказзя вид *T. timopheevii*, відомий як джерело стійкості до грибних хвороб, має генетичну несумісність з твердою і особливо хлібною пшеницею. У селекційній практиці шляхом схрещування пшениці твердої з видом Тимофеева було створено сорти пшениці твердої та сорт пшениці м'якої озимої Маша (Краснодарський НДІСГ, Росія). За участю *T. timopheevii* були отримані лінії пшениці м'якої CI-12632 і CI-12633, що успадкували ген стійкості до стеблової іржі *SrTt1*; останній був успішно введений в низку сортів Австралії (Cook, Mendos, Mengavi, Shattim, Songlen, Timgalen, Timson), ЮАР (Gourtiz, Dipka, Flamink, SST 101), Кенії (Kenya 1204, Kenya Leopard, Kenya Civet), Англії (Maris Envoy, Maris Templar, Maris Nimrod, Maris Huntsman, Maris Beacon), Швеції (Drabant, Sappo), США (Ideal, Arthur 71); сорту Arthur 71 та багатьом його похідним від CI-12633 передані також гени стійкості до борошнистої роси. Лінія CI-12633 є головним джерелом стійкості до борошнистої роси у Великобританії, де отримали сорти Maris Huntsman і Marsam, а ряду інших європейських сортів (Walter, Sappo, Arka, Famos, Taifun,

Turbo) передана стійкість до цієї хвороби від *T. timopheevii* і/або *T. carthlicum*. Австралійському сорту Timvega передані від *T. timopheevii* гени *Sr36* і *Sr37*.

У селекції пшениці часто застосовують віддалені схрещування з видами егілопсу, пирію тощо. Тому необхідно мати уявлення про споріднені з пшеницею види і роди. *Егілопси*, як і види пшениці, утворюють такі ж три групи плоїдності, що схрещуються з пшеницею. Природні гібриди видів егілопсу між собою, а також з пшеницею, житом, тритикале дуже часто виникають як в експериментальних посівах, так і природних диких і культурних ценозах. Найчастіше зустрічаються спонтанні гібриди з пшеницею м'якою у видів егілопса, які несуть (суб)геном *D*, особливо з числа поліплоїдних. Найбільша зимостійкість егілопсів пов'язана з геномом *D*, носії якого, очевидно, і привнесли цю властивість у генофонд пшениці м'якої. Цей же геном є носієм високої хлібопекарської якості (рис.1).

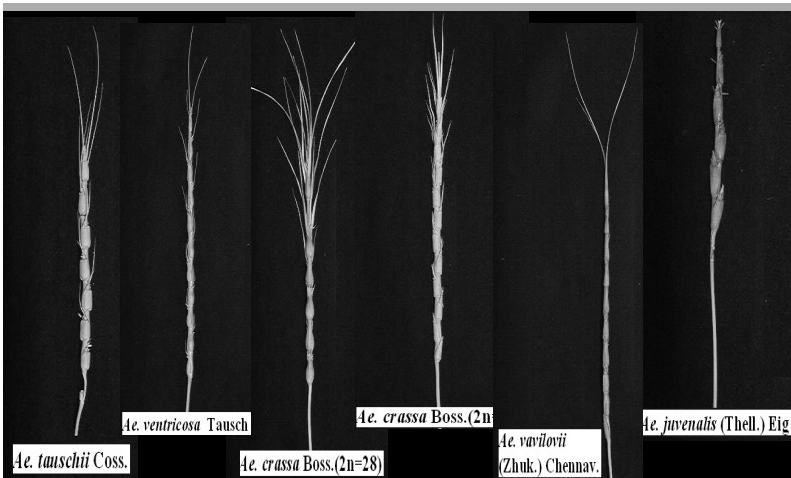


Рис. 1. Види роду *Aegilops* L., носії геному *D*, які обумовлюють високі хлібопекарні властивості пшениці м'якої.

Результати досліджень, проведених в ICARDA (Сирія), свідчать, що до посухостійких видів егілопсу належать *Ae. tauschii*, *Ae. umbellulata*, *Ae. columnaris*, *Ae. peregrina* та *Ae. triuncialis*. В умовах Одеси А.І. Рибалка і Л.Т. Бабаянц використали місцеві популяції *Ae. ventricosa* та *Ae. cylindrica*, а також *T. erebuni* (амфідиплоїд *T. Urartu* / *Ae. tauschii*) як джерела стійкості до бурої іржі, ці ж форми і *Ae. variabilis* та *Ae. triaristata* – до борошнистої роси; за їх участю отримано стійкі лінії з інтрогресованими новими домінантними генами, не ідентичними відомим. У генофонд сорту гексаплоїдної пшениці озимої Аврора краснодарськими селекціонерами були пере-

несені гени стійкості до борошнистої роси від *Ae. sharonensis*, що було згодом підтверджено цитогенетичними дослідженнями. Колекція Гатерслебенського генбанку (ФРН) має у своєму складі стійкі до *Septoria nodorum* види *Ae. comosa* і *Ae. uniaristata*. Джерелами стійкості до *Septoria tritici* є 90 % зразків *Ae. tauschii*. У Селекційно-генетичному інституті НААНУ стійкість до цієї хвороби успішно перенесено від місцевої популяції *Ae. cylindrica*; за її участю створено низку інтрогресивних ліній пшениці м'якої, частина з яких несе один, а інша – два комплементарно діючі домінуючі гени.

Зразки, стійкі до фузаріозу колоса і зерна, виявлені в генофонді *Ae. tauschii*. У Краснодарі за участю цього виду створено синтетичні з геномною структурою *AAGDD* і *AABBDD*, що послужили ефективними джерелами стійкості до *Fusarium graminearum*. В умовах Одеси створено стійкі лінії за участю представників *Ae. ventricosa*, *Ae. variabilis* і особливо цінні – з місцевими формами *Ae. cylindrica*.

Уміст білка в зерні егілопсів становить 21-25 % і вище, а за іншими даними – 19-34% на суху речовину, що перевищує показники пшениці м'якої в 1,5-2,5 рази. За використання *Ae. speltoides* було створено дисомно-доповнені й заміщені лінії пшениці м'якої з високим вмістом білка (до 18-19 % на фоні без добрив), високими показниками седиментації і якості клейковини. В Азербайджані під керівництвом І.Д. Мустафаєва шляхом гібридизації видів егілопса (*Ae. triuncialis*, *Ae. biuncialis*, *Ae. triaristata*) з пшеницею м'якою і твердою створено велику кількість форм із значно поліпшеною якістю зерна: маса 1000 насінин 62-67 г, склоподібність 100%, сира клейковина – 35-53%, вміст білка 15-18% (у деяких форм до 22%).

Індекс рівномірності добової швидкості росту, що вимірюється відношенням мінімальних нічних до максимальних денних приростів у *Ae. tauschii* на IV-VII е.о. був нижчим, ніж у диких і культурних видів пшениці, що цілком узгоджується з уявленнями про високу екологічну стабільність цього виду, успадковану від нього гексаплоїдними видами пшениці.

Був виділений тетраплоїдний компонент пшениці м'якої озимої сорту Аврора і схрещений з диплоїдними ($2n = 14$) видами егілопса – *Ae. umbellulata*, *Ae. mutica*, *Ae. sharonensis*, *Ae. speltoides*, *Ae. uniaristata*; в результаті подальшого подвоєння числа хромосом отримано амфідиплоїди, названі, відповідно, Аврората, Авротика, Аврозис, Авродес, Авротата. Схрещуванням геномно-заміщених ліній із сортами Безостая 1, Аврора, Кавказ з подальшим беккросуванням цими сортами було отримано лінії з високим рівнем стійкості до краснодарських (Росія) популяцій бурого іржі і борошнистої роси.

Прикладом реального успіху в селекційному використанні представників роду *Aegilops* може бути виведення сортів та практичне їх застосування; таких на сьогодні налічується щонайменше 10 у різних країнах світу (Німеччині, Франції, Італії, Іспанії, Алжирі, Канаді,

США тощо). У Франції створено лінію VPM 1 (*Ae. ventricosa* / *T. persicum* // Marne 3), а за її участю – сорт Roazon (*Ae. ventricosa* / *T. persicum* // Marne 3 / 3 / Moisson), стійкий до церкоспорельозної кореневої гнилі, який рекомендовано як селекційне джерело цієї ознаки в умовах Лісостепу України. В Азербайджані за участю *Ae. biuncialis* виведений високобілковий сорт пшениці м'якої Дюрдана, що містить 16-17 % білка.

У Краснодарі за участю виду *Ae. tauschii* при використанні як «містка» амфідиплоїда *T. miguschovae* (*T. militinae* / *Ae. tauschii*) створено сорти Жировка, Фишт, Восторг; перші два мають родовід (*T. miguschovae* / Безоста 1) / Спартанка.

Окрім близьких споріднених видів, хромосоми яких кон'югують з пшеничними, існує численний арсенал цінних генів у більш віддалених співродичів – *Secale*, *Agropyron*, *Haynaldia*, *Hordeum*, *Elymus* тощо.

Перший пшенично-житній гібрид (безплідний) отримав A.S. Wilson у 1875 р. в Англії. У 1888 р. в Німеччині W. Rimpau виділив серед стерильних форм константний фертильний зразок проміжного типу. Пшенично-житні амфідиплоїди інколи виникають спонтанно, але серед існуючих переважають штучно створені за допомогою коліхіцину. Вони фертильні, що свідчить про гомеологічність геномів пшениці та жита. На результативність схрещувань пшениці м'якої з житом впливають три рецесивні гени (*kr1*, *kr2* та *kr3*), що локалізовані відповідно у хромосомах 5A, 5B, 5D. Носіями таких генів переважно є сорти з Китаю, Японії, Східного Сибіру Росії. У аборигенних європейських сортів пшениці ці гени не виявлено, а тому ряд досліджень спрямовано на введення їх у цей генокотип.

Широкого застосування в селекції набули форми пшениці, що несуть транслокації від жита, позбавлені цитологічної нестабільності й пов'язаної з нею пониженої фертильності.

З амфідиплоїдів практично використовують лише тритикале, але амфідиплоїди пшениці з різними родами використовують у селекційній роботі за вихідні форми у схрещуваннях як один із шляхів залучення чужорідної мінливості. Зокрема, тритикале АД 206 стало одною з вихідних форм при створенні у Краснодарі сортів пшениці м'якої озимої Панацея, Княжна, Половчанка, Красота, Андижан-1, а АД зелений – сорту Маша. Краснодарські селекціонери відзначають, що використання тритикального «містка» є ефективним засобом введення транслокації типу 1B/1R у сорти пшениці м'якої (Половчанка, Княжна, Красота) і збагачення генетичної основи останніх за рахунок потенціалу жита, а саме: підвищення витривалості пшеничної рослини до несприятливих ґрунтово-кліматичних факторів.

Пирії налічують близько 150 видів, що характеризуються комплексом корисних ознак і властивостей: високою зимостійкістю та посухостійкістю, невимогливістю до ґрунтів, стійкістю до хвороб і шкідників, а деякі види – високою солевитривалістю, стійкістю до

вилягання, екологічною пластичністю, багатоквітковістю (5-11 на колосок, в середньому 9), доброю озерненістю (7-9 на колосок), стійкістю до осипання за перестою зрілих хлібів, умістом 30 % і більше білка та понад 70 % клейковини у зерні, високою стійкістю до грибних та бактеріальних хвороб.

Уперше схрестити пирій повзучий з пшеницею вдалось лише за допомогою методу посередника – через амфіплоїд *A. glaucum* / *A. repens*. Застосувавши культуру ізольованих зародків, отримали гібриди пшениці з тетраплоїдними ($2n = 28$) видами пирію – *A. distichum*, *A. smithii*, *A. ciliare*, *A. scirpeum*, *A. trachycaulum*, *A. jezoense* тощо, створено також доповнені та заміщені лінії з хромосомами пирію, а шляхом транслокацій від пирію подовженого передані пшениці гени стійкості до бурої та стеблової іржі.

Створено однорічні 42-хромосомні пшенично-пирійні гібриди озими (ППГ 559, ППГ 186, ППГ 1, Снегиревка, Истринка тощо) та ярі (ППГ 56, Восток, Ботаническая, Грекум 114, Радуга, Истра, ППГ 172 та інші), що характеризуються низкою цінних ознак: скоростиглістю, неосипанням за перестою на корені, стійкістю до вилягання, ураження летючою сажкою, жовтою іржею, за умов вологого року в середньому ступені ураженням бурюю іржею, добрими борошномельними та хлібопекарними якостями, підвищеною посухостійкістю та жаростійкістю, стійкістю до весняної посухи, високою екологічною пластичністю, окремі (зокрема, Грекум 114) – масою 1000 зерен 50 г тощо. У 1958 р. в Кустанайській області й Алтайському краї був районований сорт пшениці ярої ППГ 56, отриманий від схрещування між собою пшенично-пирійних гібридів старших поколінь: $F_8[F_1$ (Лютесценс 62, яра / пирій сизий) / Лютесценс 329, озима] / Скороспелка, яра [F_1 (Лютесценс 62, яра / пирій сизий) / Кооператорка, озима (різновид еритроспермум)]. Він мав характерну ознаку – важкий вимолот зерна з колосків, особливо за вологої погоди.

Октоплоїдні гібриди є неповними пшенично-пирійними амфідиплоїдами (НППА, НППГ, ПППГ), в яких до повного набору хромосом пшениці м'якої додано один з геномів пирію або до геномів АВ пшениці добавлені два геноми пирію. Серед них зустрічаються як однорічні (зерно кормові), так і багаторічні форми. У 1978 р. в Белгородській та Горьковській областях (Росія) була районована багаторічна пшениця Отрастающая 38 як нова кормова культура. Сорт отриманий у результаті складних схрещувань: F_6 1489-69 [пшениця озима Безенчукский гібрид Мильтурум 25 (БГМ-25) / пирій сизий // вільне запилення / 3 / 4 самозапилення] / пшениця багаторічна М2 (Лютесценс 329 / пирій сизий // еритроспермум 46-131 / 3 / 2* самозапилення).

У результаті транслокацій у геном пшениці м'якої були інтрогресовані гени стійкості до листкової бурої іржі від *A. elongatum*, твердої

сажки та вірусу смугастої мозаїки – від *A. intermedim*, а також до жовтої іржі – від *Ae. comosa*.

Використовують три види роду *Elymus*. Найбільш цікаві – елімус піщаний (*E. arenarius* L., $2n=56$), гігантський (*E. giganteus* Vahl., $2n = 28$) і м'який (*E. mollis* Trin., $2n = 28$). Рослини елімуса мають крупний колос: у елімуса м'якого і піщаного 42-68 колосків у колосі; гігантського – їх може бути 190-220 і кількість зерен при цьому може сягати 600. В елімуса гігантського рослини не ушкоджуються бактеріальними і грибовими хворобами, вміст білка в зерні 15,5-23 %. Схрещування пшениці з елімусом є найбільш віддаленими, оскільки ці роди належать до різних підтриб родини злаків; елімус належить до *Hordeinae* C. Presl. Найкращими результати схрещувань були у разі, якщо за материнську форму брали молоді рослини пшениці на початку фази цвітіння; зав'язування збільшувалось за повторного запилення, яке проводили наступного дня після першого. Реципрокні комбінації схрещування не вдавались. З елімусом гігантським краще схрещується пшениця тверда, ніж м'яка.

Пшенично-елімусні гібриди є потужні, високожиттєздатні, але переважно це безплідні рослини, що мають геноми пшениці *A* і *B* та один з геномів елімусу *E₁*. У амфіплоїда 99 колос завдовжки 18 см, кількість колосків у колосі – 22-46 і більше, кількість зерен у колосі – від 70 до 120 (максимум – 160), маса 1000 зерен – від 32 до 52 г, уміст протеїну – 23-24 %. Квіток у колоску формується 4-7, зерно пшенично-елімусних гібридів не проростає в колосі в дощову погоду навіть за вилягання і перестою зрілих рослин, маса зерна одного колоса 2,5-5,3 г. Пшенично-елімусні амфідиплоїди 99, 98 і 101 не уражувались борошнистою россою і летючою сажкою, представляють інтерес для селекційної роботи на продуктивність та вміст білка.

У роді Хайнальдія (*Haynaldia* L.) Schur., синонім *Dasyphyrum* (L.) Vorbas, наявними є 2 види – однорічний диплоїдний *H. villosa* (L.) Schur. ($2n = 14$) та багаторічний тетраплоїдний *H. hordeaceae* Nach ($2n = 28$); диплоїдний вид стійкий до посухи, низки грибних хвороб (борошнистої роси, стеблової та листової іржі, кореневих гнилей), його залучають у схрещування з пшеницею.

За участю пшениці отримали ряд триродових гібридів, що мають ознаки всіх батьківських форм, але є самостерильними; лише в окремих випадках від них вдавалось отримати плодовиті амфідиплоїди. М.В. Цициним створені триродові гібриди, що мають велику цінність для розробки теорії селекційно-генетичного формування: *Triticum / Agropiron / Elymus*, *Triticum / Secale / Agropiron* та ін.

Щодо спеціальної генетики пшениці, то дослідників цікавили головним чином найбільш важливі у господарському значенні види – пшениця м'яка і тверда. Поліплоїдний геном пшениці (багато генів повторені двічі і тричі) надзвичайно ускладнював генетичний аналіз і

картування генів на хромосомах. Проблема була вирішена за допомогою моно- і нулісомиків. Сучасні методи хромосомної інженерії дозволяють замінювати пару гомологічних хромосом у певному сорті, переведеному в моносомний або нулісомний стан, на хромосому з набору іншого сорту або навіть іншого спорідненого виду. Можна замінити одну хромосому, додавати пару чужорідних хромосом до хромосомного набору пшениці, а також повний набір хромосом іншого виду. Використовують також цитологічні маркери у вигляді телоцентриків (одна з хромосом представлена тільки одним плечем з центромерою), трисомики та тетрасомики. Все це надзвичайно розширило можливості генетичного аналізу пшениці, що дозволяє не тільки визначати локалізацію генів у хромосомі, вивчати ефект дози гена, експресію гена в новому генотипічному середовищі, але й проводити картування, вимірювати генетичну відстань між локусом і центромерою або між різними локусами. Під час виконання цих робіт (заміщення хромосом) отримали також селекційно значимі форми, оскільки окремі з них несуть нові цінні в господарському значенні ознаки пшениці.

Перші моносомну та нулісомну серії на китайському сорті пшениці м'якої ярої Chinese Spring (Чайнз Спрінг) створив американський генетик E.R. Sears (E. Сірс). Він одержав 21 лінію цього сорту, у кожній з яких у певній парі хромосом одна хромосома була відсутня (або у разі нулісомної серії була відсутня якась пара). Отримані серії E. Сірс розіслав багатьом дослідникам усього світу. Згодом в низці країн, використовуючи моносомну серію Чайнз Спрінг шляхом насичуючих схрещувань, створили значну кількість оригінальних моносомних серій на основі інших сортів (Саратовская 29, Безостая 1, Аврора, Миронівська 808 тощо). Недавно H.Tsujimoto (2001) повідомив про створення на сорті Чайнз Спрінг 16 ізогенних ліній, які мають маркерні морфологічні ознаки.

Не зважаючи на існування гомологічних ділянок у хромосомах різних геномів пшениці, кон'югація між ними у мейозі зазвичай не відбувається. Тобто, пшениця м'яка поводить себе як звичайний диплоїд. Встановлено, що гомеологічній кон'югації перешкоджає ген *Ph*, який знаходиться у довгому плечі 5-ї хромосоми геному *B* – *5BL*. Подальші дослідження показали, що, крім *Ph*, є й інші чинники (слабшої дії), супресори та активатори, які впливають на кон'югацію хромосом. Кон'югацію контролюють п'ять хромосом. Усуваючи хромосому *5B*, добиваються гомеологічної кон'югації. Це дозволяє одержувати транслокації за участю хромосом інших споріднених пшениці видів та родів.

У певних випадках під час схрещування різних сортів пшениці гібридні рослини можуть не формувати насіння або мати низьку насіннєву продуктивність. Це відбувається за наявності у батьківських форм комплементарних генів гібридного некрозу. Вони пред-

ставлені алелями сильної, середньої сили і слабкої дії. Рослини генотипу *Ne1-Ne2* або не дають насіння, або, якщо алелі слабкі, мають низьку насінну продуктивність, оскільки листя у них відмирає. Іншими напівлетальними генами комплементарної дії є гени гібридного хлорозу *Cl1* та *Cl2*. Нарешті, комплементарно успадковується гібридна карликовість, яка контролюється трьома домінантними генами. Зазначені вище гени мають негативний вплив. Тому під час добору батьківських пар для схрещування селекціонери прагнуть уникнути їх об'єднання, яке зумовлює різке ослаблення рослин F_1 . Цього можна досягти, скориставшись відповідними каталогами сортів з ідентифікованими генами. Одним з таких каталогів є „Гени гібридного некроза” (Пухальский В.А., Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Москва, 2002). Найбільш повну інформацію про всі ідентифіковані гени пшениці станом на 2008 р. містить ”Catalogue of Gene Symbols for Wheat” (Mcintosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J. et al., 11th Intern. Wheat Genetics Symposium, 24-29 August 2008, Brisbane QLD, Australia); за прізвиськом першого автора його ще називають – каталог Макінтоша.

У селекційній роботі часто мають справу з генами типу розвитку. Озимий тип розвитку властивий формі пшениці, якщо всі чотири локуси *Vrn1-Vrn4* будуть представлені рецесивними гомозиготами. Ярий тип розвитку зумовлюється хоча б одним домінантним алелем. При цьому дія генів є адитивною відносно тривалості вегетаційного періоду ярих форм: чим більше рецесивних алелів, тим більш пізньостиглий сорт. Тривалість потреби в яровизації озимої пшениці запропоновано (Стельмах А.Х., Файт В.І., Одеса, 2001) позначати символом *Vrd*. Ці генетичні системи та фотоперіодичної реакції (*Ppd*) і *per se* є головними чинниками селекційного маніпулювання тривалістю періоду „сходи-колосіння”.

У селекції пшениці широко використовують гени короткостебловості, завдяки яким створено принципово новий морфотип рослини, фотосинтетичні процеси у якої працюють переважно на накопичення запасних речовин у генеративних органах і менше – у соломі, що сприяє формуванню вищих показників урожайного (збирального) індексу. Встановлено, що на висоту рослин пшениці прямо або опосередковано (через плейотропію і компенсаторну реакцію) впливають щонайменше три групи генетичних систем. До першої групи входять специфічні олігогени низькорослості: мутантні гени *Rht*, що зменшують довжину соломини; гени *D*, які зумовлюють гібридну карликовість типу „трав'янистий пучок”; *Us*-гени карликовості – викликають зупинку розвитку рослини у фазі трьох-п'яти листків. До другої групи належать неспецифічні олігогени, які контролюють розвиток різних ознак і плейотропно впливають на висоту рослин: *Vrn*; *Ppd*; *Hd* і *B*, інгібітори утворення остюків; *C* і *S*, змінюють загальний габітус рослини. Третя група – гени з модифікаційними ефектами, які

проявляються у взаємодії з описаними вище системами. Найбільше значення мають гени *Rht*. Уперше вони були виявлені у короткостеблової лінії від схрещування Norin 10 (Японія) / Brevor (США) – *Rht1* і *Rht2*. Це схрещування стало хрестоматійним у селекції і увійшло в історію як „зелена революція” завдяки створенню на його основі сортів з урожайністю понад 10 т/га. Їх поширення у країнах зі слабким економічним потенціалом забезпечило суттєвий ріст урожайності, знизило напруження з голодом у Латинській Америці, Африці та Азії. Американський учений Норман Борлауг, автор „зеленої революції”, єдиний лауреат Нобелівської премії серед селекціонерів. На сьогодні відомі 21 ген *Rht*. Найбільше поширення мають сорти з генами *Rht1*, *Rht2*, *Rht8*. Залежно від зони діяльності ефективність селекційної роботи з однаковими генами може бути різною. Розрізняють сорти за кількістю генів карликовості як одно-, дво- та тригенні карлики. Чим більше генів карликовості, тим коротшим буде стебло рослини пшениці.

В Україні велике значення в селекції мають гени стійкості до таких шкідливих хвороб як борошниста роса, бура іржа, тверда сажка. Гени забезпечують вертикальну расоспецифічну стійкість. Відомо близько 40 генів стійкості до борошнистої роси (*Pm*), 60 – до бурої листової іржі (*Lr*) і 10 – до твердої сажки (*Bt*). Один ген може контролювати стійкість як до однієї раси, так і кількох. Стійкість недовговічна, оскільки постійно проходить процес расоутворення і ген, ефективний сьогодні, може в найближчому майбутньому втратити своє значення. Виявлені випадки як домінантної (кількісно переважають), так і рецесивної стійкості, адитивної та комплементарної дії генів і навіть зміни домінування, залежно від конкретних партнерів, що беруть участь у схрещуванні. Пшениця в Україні може сильно уражатися також кореневими гнилями, септоріозом листя та колосу, фузаріозом колосу, а озима – ще й сніжною пліснявою. Стійкість до цих хвороб проявляється відносно слабо або середнього ступеня і має полігенний характер (горизонтальна стійкість). Це пов'язано з тим, що вказані хвороби зумовлюють факультативні паразити. Проте у каталозі Макінтоша знаходимо гени стійкості до двох видів септоріозу – листя (*Stb*, їх 15) і колосу (*Snb*, 4), два типи генів стійкості до фузаріозу колоса (*Fhs*, 2 та *Fhb*, 4), до церкоспорельозної кореневої гнилі (*Pch*, 4).

Більшість складних ознак, які визначають певний рівень урожайності, якості зерна та стійкості до несприятливих абіотичних чинників, контролюється полігенно. Іноді спостерігаються випадки олігогенного успадкування, як наприклад, у сорту Atlas 66 (США) виявлені три гени високого вмісту білка. Іноді характерне моно- і дигенне успадкування маси 1000 насінин. Показано, що хлібопекарські якості пшениці, в частині гліадинової фракції запасних білків зернівки, кодуються певними блоками генів. Вивчення успадкованості низки

господарсько цінних ознак пшениці показало, що серед елементів структури врожаю найбільш низький показник має продуктивна кущистість, вищий – кількість зерен у колосі, найвищий (близько 50%) – маса 1000 насінин. Існує ряд негативних генетичних кореляцій, що заважають об'єднати в одному сорті пшениці деякі господарсько цінні ознаки й властивості, зокрема – урожайність та скоростиглість, урожайність і висока білковість, інтенсивний тип розвитку та висока зимостійкість тощо. Ці проблеми знаходяться постійно у полі зору селекціонерів та генетиків.

До цього моменту йшлося про спадкові чинники, які зумовлені переважно ядерною генетичною системою. З нею у взаємодії знаходиться цитоплазматична генетична система. До сьогодні вважалося, що цитоплазматичні гени по материнській лінії зазвичай передаються всьому потомству, тоді як по чоловічій лінії вони не успадковуються. Однак останнім часом це положення переглянуто. Було встановлено, що в мітохондріальній ДНК алоплазматичних (цитоплазматичних) ліній (геном сорту Chinese Spring на цитоплазмах різних видів пшениці й егілопсу та геном лінії пшениці твердої Langdon на цитоплазмі *Ae. tauschii*) поряд з материнськими послідовностями наявні характерні для цитоплазм поліпептидні ланки, джерелом яких є ядро (тобто, рекурентні вихідні форми – чоловічі), але які відсутні в цитоплазмах материнських еуплазматичних форм. Таке явище (наявність у цитоплазмі однієї клітини генетичного матеріалу як жіночої, так і чоловічої форм) отримало назву гетероплазмії. Ці дані вказують на успадкування гібридами певної частки цитоплазматичного геному чоловічої вихідної форми.

Серії алоплазматичних ліній є ефективним матеріалом для дослідження геному і цитоплазми як плазмону в цілому, так і поліморфізму цитоплазм споріднених видів зокрема. При цьому тестером слугує ядерний генетичний матеріал сортів пшениці, який вводиться у цитоплазми різних видів пшениці та егілопсу шляхом зворотних насичуючих схрещувань. Плазмотип оцінюється через вивчення фенотипу отриманих алоплазматичних ліній, тому більш коректним буде говорити про специфіку ядерно-плазмонових взаємовідносин. Механізми взаємодії плазмону і геному полягають, вірогідно, в наявності комплементарності (відповідності) або її відсутності у ДНК-несучих органел цитоплазми і ядерного геному пшениці. Виявлено істотний вплив цитоплазм різних споріднених з пшеницею м'якою видів на успадкування основних селекційних ознак. Проте за силою впливу цитоплазматичні гени, як правило, поступаються ядерним. Варто зазначити також, що цитоплазма створює достатньо високий рівень модифікаційної мінливості, яка може суттєво ускладнювати селекційний процес та результативність доборів.

1.3. Вихідний матеріал

Стародавні, так звані “місцеві” сорти і форми рослин, створені народною селекцією, характеризуються високою пристосованістю до умов вирощування, стійкістю або толерантністю до хвороб і шкідників, містять різноманітні та неперевершені показники якості продукції. Це ж актуально і для сортів, створених світовою науковою селекцією для різних регіонів світу. Спадкова основа цінних ознак, яку вони несуть, є невичерпною скарбницею, яка завжди буде джерелом вихідного матеріалу для створення нових поколінь сортів. Тому необхідно зберегти генетичне різноманіття для нинішньої і майбутньої селекції.

Найбагатшим у світі генбанком геноплазми пшениці та її споріднених видів є ВІР, сьогодні це Всеросійський інститут рослинництва імені М.І. Вавилова (Санкт-Петербург), який за часів СРСР наповнювали формами та сортами з усіх республік і Україна в цьому відіграла одну з головних ролей. Світова колекція ВІР налічує більше 40 тис. зразків пшениці. Практично у кожній країні, де проводиться селекція, є свої колекції генетичних ресурсів.

В Україні формування Національного генбанку рослин розпочато у 1992 р. при Інституті рослинництва імені В.Я. Юр'єва УААН (м.Харків). Значну кількість генофонду тут складають стародавні сорти та форми народної селекції – місцеві сорти. Зокрема, у генбанку зберігаються у стані життєздатності та генетичної автентичності старомісцеві сорти пшениці – Банатка та Тейка, створені на зорі наукової селекції, пшениці м'якої озимої – Мільтурум 120, Феругінеум 1239 та Українка 0246, м'якої ярої – Артемівка та Мільтурум 162, твердої ярої – Народна та Харківська 46. Тут також зберігається багатує світове різноманіття як комерційних сортів пшениці, так і їх вихідних форм, а також співродичів.

Світові колекції генетичних ресурсів рослин містять багатющий вихідний матеріал для селекції пшениці, в тому числі споріднених таксонів та інтрогресивних форм. Виділяють три рівні генного пулу (ГП) пшениці (рис. 2). У пшениці м'якої ГП1 сформований безпосередньо на рівні власного виду (за рахунок внутрішньосортowego добору та міжсортowego гібридизації і мутагенезу), тоді як ГП2 – це комбінація геномів споріднених видів роду *Triticum* (A^b , B, G, D) і трикале, а ГП3 включає споріднені роди триби *Triceae* (*Aegilops*, *Secale*, *Hordeum*, *Elytrigia*, *Elymus*, *Agropyron* та ін.) з комбінаціями геномів. На рівні ГП2 у пшеницю м'яку інтрогресовані гени *Pm4b*, *Pm5*, *Pm16*, *Sr21*, *Sr22*, *Sr35*, *Sr36*, *Sr37*, *Sr40*, *Yr15*, а на рівні ГП3 – від видів *Aegilops* ssp. – *Pm12*, *Pm13*, *Pm19*, *Lr21*, *Lr22a*, *Lr28*, *Lr32*, *Lr36*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr43*, *Sr32*, *Sr33*, *Sr34*, *Sr38*, *Sr39*, *Yr8*, *Dn3*, *H13*, *Rkn*, *Cre2*, *Cre3*; від видів *Secale* ssp. – *Pm7*, *Lr25*, *Sr27*, *Sr31*, *Yr9*, *Ce*, *ПЖТ 1BL/1RS*, *1AL/1RS*; від багаторічних злакових трав – *Lr19*, *Lr24*, *Lr29*, *Lr38*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26*.

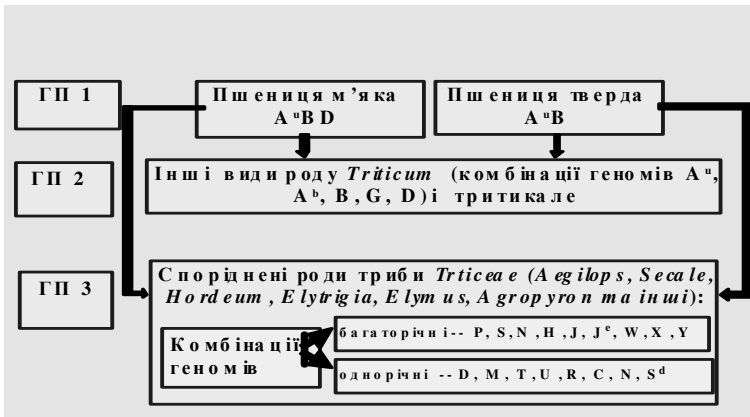


Рис. 2. Генні пули культивованих видів пшениці.

Носіями інтрогресованих генів є як селекційні форми, так вже і комерційні сорти. Наприклад, носіями генів стійкості до борошнистої роси є: *Pm4b* – Roxana (Чехія), Kadett, Turbo (ФРН), *Pm5* – Regina (Чехія), Пона (Болгарія), *Pm6* – Brigand (Англія). Під час добору вихідного матеріалу далеко не завжди відомо про наявність тих чи інших генів у певному сорті. Проте гіпотетично можна припускатися думки про їх наявність у конкретному сорті, якщо він у своєму родоводі має селекційні форми з ідентифікованими генами.

Одним із успішних шляхів збагачення геноплазми пшениці м'якої чужинними генетичними компонентами (рівень ГП 3) стало використання пшенично-житніх транслокацій (ПЖТ), наявність яких забезпечує контроль продуктивності та адаптивності. Так, ПЖТ *1BL/1RS* забезпечує контроль таких найважливіших ознак: розвинутої, глибоко проникливої в ґрунт кореневої системи; високого потенціалу зернової продуктивності з позитивною реакцією на високий агрофон; здатності формувати сталі врожаї зерна на гірших попередниках (колосові, соняшник, кукурудза); придатності для вирощування на схилах, низовинах, солончаках, у рисових чеках, підтоплюваних землях, за пізніх строків сівби; формувати виповнене зерно в умовах високих температур та посухи в період його наливу; стійкості до листових хвороб, витривалості до корневих гнилей та фузаріозу колоса. Перші комерційні сорти з цією транслокацією були створені у Німеччині. У СРСР такими стали Аврора і Кавказ (Росія, Краснодар), створені на основі німецьких ліній. В Україні доволі успішним став сорт Миронівська 61 (районований ще у 1989 р. і знаходиться в Держреєстрі понині), посівні площі якого сягали 1 млн га у середині 90-х років ХХ ст. Цей сорт, як і ряд інших носіїв ПЖТ *1BL/1RS* створених у Миронівському інституті пшениці імені В.М. Ремесла УААН

(МПП), є також похідними німецьких сортів. ПЖТ *IBL/IRS* має значне поширення у світі. Вона виявлена більш як у 30 тис. форм пшениці, а також серед комерційних сортів, хоча з нею є проблеми щодо хлібопекарських властивостей. Проте сорти за її наявності характеризуються, як правило, високим адаптивним потенціалом і є, без сумніву, цінним вихідним матеріалом.

ПЖТ *IAL/IRS* забезпечує контроль таких господарсько цінних ознак: розвинутої, глибоко проникливої в ґрунт кореневої системи; високого потенціалу зернової продуктивності з позитивною реакцією на високий агрофон; формування виповненого зерна в умовах високих температур та посухи в період його наливу; стійкість до бурої (ген *Lr 24*) та стеблової іржі (*Sr 24*), борошнистої роси (*Pm 17*), твердої сажки, двох біотипів (В, С) злакової попелиці (*Gb 2*), кліща *Aceria tosicheilla* (Keifer). Ця транслокація вперше була отримана у США, де створено сорт пшениці озимої *Amigo*, допущений до виробничого застосування з 1976 р. Цей сорт має високу сортоутворювальну здатність, адже на його основі виведено низку нових – *TAM 107*, *Century*, *TAM 200*, *TAM 201*, *TAM 202*, *Nekota*, *Niobrara* та інші. В Україні, за участі *TAM 107* у схрещування з Тракія (Болгарія) та обробки насіння F_2 водним розчином хімічного мутагену НЕМ з концентрацією 0,05%, у МПП був створений перший сорт пшениці м'якої озимої *Експромт* з ПЖТ *IAL/IRS*. На його основі з цією транслокацією отримані (спільно Інститутом фізіології рослин та генетики НАН України та МПП) мутантні сорти *Колумбія*, *Смуглянка*, *Веснянка* та *Золотоколоса*, які внесені до Держреєстру України. Вони зарекомендували себе як рекордсмени за потенціалом урожайності. Слід зазначити, що ця ж транслокація має високу сортоутворювальну здатність також у селекції пшениці м'якої ярої. У МПП за участі *TAM 200* створено *Етюд*, а з *Експромтом* – *Струна миронівська*. Ці сорти внесені до Держреєстру України і характеризуються високими потенціалами адаптивності та зернової продуктивності.

Слід відмітити, що основу вихідного матеріалу складають переважно сучасні сорти місцевої селекції та наближених екотипів, які мають виробниче поширення. Такі сорти на сьогодні є найбільш адаптованими та формують порівняно високу врожайність. Цю властивість вони набули завдяки послідовному накопиченню за рахунок селекції (від своїх батьківських форм) цінних (кращих) генетичних компонентів, які й забезпечують їм переваги над своїми предками.

У кожній селекційній установі сформовані ознакові робочі колекції головних напрямів селекційної роботи, які щорічно висіваються для залучення в схрещуваннях. Якщо на першому етапі селекції пшениці широко використовують колекційні зразки, то далі основу робочої колекції складають створені на їх основі власні лінії та сорти.

Загалом, при залученні в селекційну роботу вихідного матеріалу для створення певного спектра генетичної варіабельності необхідна

системна комплексність. Таку систему комплексу напрямів В.В. Сюков (2007) представляє у вигляді наступних елементів: 1) пошук вихідного матеріалу за комплексом ознак, відповідно до завдань селекції на основі вчення М.І. Вавилова про центри походження культурних рослин та закону гомологічних рядів у спадковій мінливості; 2) еколого-географічне та феногенетичне вивчення вихідного матеріалу з метою виділення потенційних джерел господарсько цінних ознак; 3) генетичне вивчення найбільш цінних джерел господарсько цінних ознак з використанням системних схрещувань та молекулярно-біологічних досліджень для виявлення донорів селекційно значимих генів; 4) добір батьківських компонентів для гібридизації.

1.4. Методи селекції

Найважливішою умовою успішної роботи під час створення нових сортів є наявність запасів генетичної мінливості за комплексом біологічних властивостей та господарських ознак. У пшениці це досягається різними методами: внутрішньосортного добору, внутрішньовидової гібридизації, віддаленої гібридизації, індукованого мутагенезу, нетрадиційними або сучасної біотехнології (генетична інженерія, клітинна селекція, соматональна мінливість тощо). Добір найкращих за комплексом ознак окремих рослин або сімей серед біотипів комерційних сортів як метод селекції (внутрішньосортного добору) нині стає все рідкіснішим явищем при створенні нових сортів пшениці. Прикладом успішності цього методу є створення сорту пшениці м'якої озимої Українка одеська добором з сорту Альбатрос одеський. Проте найбільш виправданим і найпоширенішим у світовій селекційній практиці, зокрема і Україні, є метод міжсортної гібридизації.

Гібридизація внутрішньовидова. Ще на початку минулого століття А.О. Сапегін, вивчаючи різні типи схрещувань, створив парні гібридні комбінації Кооператорка / Гостіанум 237, Земка / Гостіанум 237, із яких в подальшому були виведені сорти пшениці озимої – Одеська 3 і Одеська 12. Сьогодні в Україні також переважають прості (парні) схрещування. Так, сорт пшениці озимої Вдала одержаний з гібридної популяції від схрещування сортів Панна і Українка одеська, а також Крижинка – Миронівська 27 і Миронівська 28, Либідь – Л147 / Новоукраїнка білоцерківська та ін. Останнім часом часто застосовують міжгібридні схрещування, наприклад, під час виведення сорту Переяславка – Миронівська 30 / Українка одеська // Миронівська 31 / Українка одеська. Від потрібного схрещування отримали сорт Альбатрос одеський (М57 / Маяк // - Промінь). Доволі частими стають східчасті схрещування. Зокрема, під час створення сорту Деметра послідовно були проведені схрещування NS 26-99 (Сербія) / Москов-

ская 60 (Росія) // Sadovo super (Болгарія) /3/ MV-103 (Угорщина) і отримана лінія Лютесценс 14511, яку далі схрестили з сортом Миронівська 27. У селекції пшениці використовують також насичуючі схрещування. Спеціальна сфера їх застосування – це створення багатолінійних сортів, стійких до хвороб. Такі сорти були виведені в Мексиці, США, Швеції, Австралії. Класичним прикладом використання цього методу є перенос гена стійкості до стеблової іржі пшениці *Sr11* від сорту Gabo до відомого австралійського сорту Insignia і створення нового комерційного сорту Insignia 49, а вже на основі останнього цим же методом були виведені Heron і Robin. Методом перерваних беккросів московським селекціонером Б.І. Сандухадзе у генотип сорту Миронівська 808 передано ген короткостебловості *Rht 11* від сорту Краснодарский карлик 1 і виведено (2003) сорти пшениці м'якої озимої Немчиновская 52 та Немчиновская 86. Шляхом конвергентних схрещувань створювали сорти в тих же цілях у Канаді та США. Останнім часом у Росії цим шляхом також створені сорти пшениці м'якої ярої – Волгоуральская та Терция.

Доцільність використання генетичного потенціалу ярих форм пшениці в селекції озимої безперечна і доведена практикою створення таких сортів у Росії – Яра та Юна, Білорусі – Пошук та Копилянка, Україні – Промінь, Обрій, Ольвія, Ювілейна 75, Альбатрос одеський, Миронівська остиста та інших. У сортименті пшениці м'якої ярої майже чверть складають сорти, отримані за участю геноплазми озимих пшениць. Такими є всі нові сорти селекції МПП – Елегія миронівська (Maris Dove, Англія, ярий / Миронівська 40, озимий), Сюїта, Етюд та Струна миронівська (Колективна 3, ярий / Експромт, озимий). Геноплазма пшениці озимої забезпечила їм підвищення продуктивного та адаптивного потенціалів.

У процесі емпіричної селекції було опрацьовано значну кількість методів добору батьківських форм для гібридизації пшениці, які класифікував югославський селекціонер С. Бороєвич (1984). Він виділив три головних принципи – сорту, ознаки, гена. Сучасні уявлення з цього питання обґрунтував російський селекціонер пшениці В.В. Сюков (2007): 1) методи, в основу яких покладено принцип гена – метод беккросів („ремонт сортів” – перенос високоекспресивних генів у конкретний генотип), акумуляції (поєднання в одному генотипі високоекспресивних генів, що детермінують різні ознаки), „пірамідування” (поєднання двох і більше генів, які детермінують одну ознаку); 2) методи, в основу яких покладено принцип ознаки – метод „максимуму” (добір батьківських форм з максимальним набором позитивних ознак) або „мінімуму” (з мінімальним набором негативних властивостей), складних східчастих схрещувань, добору за елементами складної ознаки, добору за комбінаційною здатністю; 3) методи, в основу яких покладено принцип очікуваних трансгресій – методи віддаленості генетичної, генеалогічної або еколого-географічної,

методи кластерного аналізу за сукупністю морфологічних ознак у фенотипі або за біохімічними чи молекулярними маркерами.

Гібридизація віддалена. Доцільність використання міжвидової гібридизації в селекції пшениці доведена створенням сортів і перспективних форм цієї культури з наявністю в них селекційно цінних ознак. Окрім цього, внутрішньовидове різноманіття за низкою ознак необхідних для селекційної роботи практично вичерпане, а генетична база експлуатованих сортів набула великої спорідненості, тому актуальним стає використання нових генетичних джерел селекційних ознак, зокрема від споріднених культурних видів і родів для збільшення формотворчого процесу. Про схрещування різних споріднених таксонів з культивованими видами пшениці вище вже зазначено.

Провідні положення української науки про віддалену гібридизацію ґрунтуються на роботах таких видатних вчених як: Г.К. Мейстер, Н.Г. Мейстер, В.Є. Писарев – у напрямі схрещування пшениці з житом; М.В. Цицин, С.М. Верушкін – пшениць з видами пирію; О.П. Шехурдін, А.О. Сапегін, Л.А. Сапегін, Ф.Г. Кириченко – пшениці твердої з м'якою; О.Н. Сорокіна – видів егілопсу з пшеницями. Схрещування пшениці з житом і пирієм з метою підвищення зимостійкості та стійкості до хвороб пшеничної рослини застосовуються в селекційній практиці давно, у тому числі і в Україні. Однак успішними для пшениці були схрещування з житом тільки в Поволжському регіоні, з пирієм – Нечорноземній зоні, з тритикале – Краснодарському краї Росії.

Розділяють схрещування на міжвидові і міжродові. Схрещування усередині роду постійно використовують в селекції пшениці м'якої і твердої. Нерідко схрещують пшеницю м'яку і тверду між собою, що часто забезпечує високі хлібопекарські якості зерна одержуваних сортів. До гібридизації залучають також полбу, пшеницю тургідум, пшеницю Тимофєєва й інші види. Використання в гібридизації полби і особливо пшениці Тимофєєва дозволяє створити стійкі до хвороб сорти. В основі родоводу сортів пшениці м'якої ярої саратовської селекції лежить схрещування сортів народної селекції Белотурка (тверда) і Полтавка (м'яка). За участю пшениці твердої, полби і пшениці тургідум створений відомий сорт пшениці твердої ярої Харківська 46. Сорт пшениці м'якої ярої Харківська 26 створено добором з міжвидової гібридної комбінації за участі ярих сортів пшениці Janus (м'яка) та Харківська 13 (тверда). Віддалена гібридизація різних видів пшениці практикується в США, Мексиці, Австралії та інших країнах. Прагнення об'єднати високу врожайність пшениці озимої м'якої з відмінними макаронними властивостями ярої твердої спонукало створення пшениці твердої озимої (раніше існували тільки напівозимі форми з низькою зимостійкістю). Перші районовані сорти (Мічурінка, Новомічурінка) були створені в Україні одеськими селекціонерами під керівництвом Ф.Г.Кириченка, які застосовували повторні

схрещування найбільш зимостійких форм пшениці твердої озимої із зимостійкими сортами пшениці м'якої. На сьогодні тут створено нове покоління сортів пшениці твердої озимої, що відрізняється найвищою зимостійкістю серед сортименту цієї культури, хорошими макаронними якостями, низькорослістю (Айсберг одеський, Перлина одеська, Лагуна та ін).

Міжродова гібридизація також використовується в селекції пшениці. Великий розмах мали роботи зі схрещування пшениці м'якої і пирію. Було створено низку сортів пшенично-пирійних гібридів: ППГ 599, ППГ 186 (озимі), Восток та ін. Під керівництвом В.С.Голіка харківськими селекціонерами створено сорт пшениці м'якої ярої Харківська 6 від схрещування ППГ-56 з канадським ярим сортом Selkirk. Варто зазначити, що гібридизація з віддаленими таксонами, які відрізняються за кількістю хромосом від пшениці й до того ж не є гомологічні з її хромосомами, приводить в результаті розщеплення до вихідних батьківських форм. Цей процес прискорюється шляхом зворотних схрещувань гібридів з пшеницею з метою подолання безпліддя першого покоління і отримання у потомстві великої кількості форм, що ухляються в бік пшениці. Схрещування проводять з розрахунку на інтрогресію окремих генів або ділянки хромосоми спорідненого виду в гені пшениці. Саме проміжні та інтрогресовані форми мають для практичної селекції найбільшу цінність.

Передача генів може відбуватись у результаті: заміщення хромосом одного виду на хромосоми іншого, транслокацій. Останні мають переваги над заміщеннями, оскільки чужорідні хромосоми, як правило, з часом елімінуються з геному пшениці. Крім цього, чужорідна хромосома несе не тільки цінні гени, а й ті, що контролюють негативні ознаки. Транслокації, як нерегулярні рекомбінації між хромосомами різних ботанічних видів, сприяють переносу окремих генів або їх невеликих груп. Про селекційну цінність пшенично-житніх транслокацій *1BL/1RS* та *1AL/1RS* вже сказано вище. Найпоширенішу на сьогодні у світі ПЖТ *1BL/1RS* (короткого плеча хромосоми *1R* жита на довге плече хромосоми *1B* пшениці) отримав у Німеччині Georg Riebesel від схрещування (1924) пшениці Cienewener 104 з диплоїдною формою жита Petkus Roggen. Отримані ним лінії та сорти Riebesel 47-51, St.14-44, Neuzucht, Salzmunder Bartweizen, Weique тощо стали предками декількох сотень ліній та комерційних сортів, зокрема в Україні – Миронівська 61, Миронівська 65, Крижинка, Деметра, Київська 7, Пивна та ін.

Менше поширення має ПЖТ *1AL/1RS* (короткого плеча хромосоми *1R* жита на довге плече хромосоми *1A* пшениці). Першим сортом серед пшениць озимих з цією транслокацією став Amigo. У нього фрагмент житньої хромосоми походить від аргентинського сорту жита Insave через сорт октоплоїдного тритикале Gaucho (гібрид пшениці м'якої з Китаю сорту Chinese Spring з Insave). Сорт Amigo створе-

но складними схрещуваннями – Teewon sib (США) /6/ тритикале (8х) Gaucho (США) /4/ Tascosa (США) /3/ Wichita (США) // Wichita (США) / Teewon (США) /5/ 2* Teewon (США). Вище вже йшлося про поширення цієї ПЖТ серед сортименту пшениць України.

У геном пшениці м'якої були інтрогресовані також гени стійкості до листової бурі іржі від *A. elongatum*, а до твердої сажки і вірусу смугастої мозаїки – від *A. intermedium* та отримані інші транслокації, які набувають у практичній селекції все більшого застосування. Виникають транслокації доволі випадково і рідко. Тому для збільшення їх частоти застосовують різні способи: опромінення гамма-променями пилку рослини донора, опромінення суцвіть F_1 у період мейозу, вплив шоківими температурами (до $+30^\circ \text{C}$) на суцвіття F_1 у період мейозу тощо.

Загалом сучасні способи створення генетичної мінливості пшениці за рахунок віддаленої гібридизації включають: застосування генетичної системи контролю кон'югації; використання видів-супресорів кон'югації; гомологічного синтезу та використання амфідиплоїдів; створення форм пшениці з чужорідними доповненими хромосомами; виділення заміщених форм пшениці; використання гаметоцидних генів; використання фізичного мутагенезу (опромінення насіння, рослин, гамет); біотехнологію (генетичну трансформацію, цитоміксис, соматональну мінливість тощо), інше.

Експериментальний мутагенез. На думку П.К.Шкварнікова (1990), основною перевагою мутаційної селекції є створення вихідного матеріалу внаслідок індукованих змін генів, що у природних умовах рідко мутують, або на основі виникнення нових генів. Так, зокрема, мутантну форму Краснодарський карлик 1 було виділено у 1966 р. в M_3 після обробки насіння сорту Безостая 1 розчином НЕС. Цей мутант виявився ефективним донором короткостебловості, у якого ця ознака зумовлена двома мутантними рецесивними генами і не зчеплена з іншими ознаками. Використання його у схрещуваннях дало понад 10 сортів, серед яких Одеська напівкарликова, Одеська 75, Напівкарлик 3, Питикул та інші, що мали широке виробниче та селекційне застосування. Самі мутанти пшениці частіше є лише вихідним матеріалом, оскільки тільки після жорсткого природного або селекційного добору, а в ряді випадків через гібридизацію вони можуть стати батьківською формою нового сорту. Проте, обробляючи хімічними мутагенами насіння сучасних комерційних сортів пшениці озимої отримували мутантні лінії, які перевищували вихідні сорти за масою зерна з колоса, продуктивністю та вмістом білка в зерні, а також нові сорти пшениці м'якої озимої, занесені до Держреєстру України і мають широке виробниче застосування – Київська 7, Подольянка та Богдана.

Велике майбутнє від поєднання гібридної і мутаційної мінливості передбачав Ю.О. Філіпченко (1979). Він стверджував, що під час

створення нових форм головна роль належить мутаціям і комбінаціям, до яких потім приєднується добір. Більш успішною є обробка мутагенами гібридного насіння у другому поколінні. Так отримані нові сорти пшениці м'якої озимої Добірна, Володарка, Калинова та інші, які занесені до Держреєстру України.

Ефективним стало застосування повторного впливу мутагенів на сорт гібридно-мутантного походження Експромт, нащадками якого стали Колумбія, Смуглянка, Веснянка та Золотоколоса, що вже занесені у Держреєстр України, та нові – Ясногірка, Славна, Спасівка.

Сучасна біотехнологія. Має великий арсенал способів отримання генотипічної мінливості, переважно у лабораторних умовах. Щодо пшениці, то вже згадувались деякі з них під час розгляду віддаленої гібридизації. Загалом лабораторні умови дозволяють створювати багатющий вихідний матеріал. Проте виведення нових сортів потребує у подальшому перевірки адаптивності такого матеріалу у природному середовищі. Інколи відсутність конкуренції серед певного сортименту пшениць може сприяти ситуації просування певної форми у виробництво як нового сорту. Прикладом останнього є генномодифіковані сорти пшениці. Таких сортів, дозволених до використання в окремих країнах ЄС, станом на 2004 рік налічувалось 31, у т.ч. у Англії – 12, Іспанії – 9, Італії – 5, ФРН – 3, Бельгії – 2. Серед них сорт пшениці м'якої Лінія 94-054-05г (фірма-виробник – AgrEvo), що має ознаку, за якою трансформована рослина, – толерантність до гербіциду фосфінотрицину. Цей сорт отримали мікробомбардуванням рослинних клітин і тканин, як і Лінія В/ВЕ/97/V2 (фірма-виробник – Plant Genetic Systems), має трансформовані ознаки – чоловічої стерильності та толерантності до гербіциду гліфосинату.

Велике майбутнє матиме застосування гаплоїдії у селекції пшениці. Цей метод доволі активно розпочали експлуатувати у Сербії. Сомаклональна мінливість виявлена за багатьма селекційно важливими ознаками: висота рослин, кількість стебел, дата колосіння, уміст білка, посухостійкість. В основі практичної генетичної інженерії лежить генетична трансформація – перенос гена в чужорідний геном. Відбувається це за рахунок векторних систем (плазмідних та вірусних векторів), а також безвекторних – генної пушки (обстріл із вакуумної пушки суспензій клітин рослин, протопластів та калюсів), методу електропорації (рослинні клітини занурюють в середовище з наявною у ній чужорідною ДНК і пропускають електричний струм), методу мікроін'єкцій (мікроголками вводять чужорідну ДНК у ядра клітин), використання „агентів злиття”. Можливості сучасного технічного арсеналу лабораторних досліджень не мають обмежень. Проте застосування цих методів у практичній селекції повинне мати певні застереження і обмеження, оскільки ще немає відповіді щодо екологічних, еволюційних та антропоферних наслідків від широкого впровадження на виробництві сортів рослин з інтрогресованими ге-

нами, особливо з вірусними та бактеріальними. Слід також навести думку відомого ученого Санжая Раджарама (2003), який 30 років був керівником програми селекції пшениці у CIMMYT. Він стверджує, що подальше зростання урожайності пшениці буде відбуватись за рахунок використання методів традиційної селекції.

1.5. Методика і техніка селекційного процесу

У селекції пшениці, як правило, застосовується схема з 4 ланок розсадників: 1) вихідного матеріалу; 2) селекційного; 3) контрольного; 4) сортовипробування попереднього і конкурсного. Залежно від поставлених завдань, матеріально-технічного і кадрового забезпечення у кожній установі об'єми селекційної роботи можуть суттєво різнитися. Зокрема, у МПП щорічні середні об'єми селекційної роботи з пшеницею озимою (ярою) приблизно складають: комбінацій схрещувань – 700 (200), F_1 - $F_{3(n)}$ – 50 (20) тис. номерів, M_1 - M_3 ($F_n M_n$) – 14 тис., селекційний – 20 (7) тис., контрольний розсадник – 1000 (400), попереднє сортовипробування – 300 (200) ліній, конкурсне – 100. Вихідний та селекційний матеріал вивчається в дрібноділянкових дослідах з пониженими нормами висіву (розріджено), а станційне сортовипробування проводиться згідно з методикою державного конкурсного випробування з нормою висіву наближеною до такої, що прийнята у виробничих умовах. Загалом методика і техніка селекційної роботи з пшеницею відповідає загальноприйнятим вимогам, викладеним у підручниках з селекції щодо самозапильних культур та практикумах і підпорядкована класичним методичним вказівкам та порадам проведення польового наукового експерименту.

Дещо відмінними є методика і техніка проведення селекційних доборів у різних установах. Одні селекціонери застосовують метод пересіву, коли гібридне насіння кожної окремої комбінації пересівають окремими ділянками упродовж 4-5 поколінь без проведення доборів, після чого проводять індивідуальний добір. Інші дослідники притримуються роздільного висіву, коли насіння F_2 кожного колосу розміщують окремими рядками, де проводять індивідуальний добір по колосу або рослині і так повторюють у наступних поколіннях до моменту досягнення фенотипної однорідності. Є також різні методики проведення добору на комплексну стійкість проти хвороб рослин. Так, класичною є методика доборів стійких форм у польових умовах на штучних інфекційних фонах, які розміщуються окремо по кожному фітопатогену. Останнім часом у МПП, сумісно з Інститутом захисту рослин НААНУ, проводиться селекційна робота з використанням штучних комплексних інфекційних фонів безпосередньо на селекційних розсадниках, коли у певній послідовності проводиться обробка інфекцією декількох фітопатогенів (кореневі гнилі, бура іржа, септоріоз).

Ефективність добору генотипу за фенотипом значною мірою визначається фоном, на якому проводиться добір. Частина дослідників пропонують використовувати сприятливий фон живлення для зручності добору за максимального прояву ознак. Оптимальні умови (без стресів) забезпечують кращу диференціацію генотипів за здатністю пристосовуватись, ніж стресові. Тоді відібрані упродовж декількох років без конкуренції за умов оптимального росту генотипи проявляють найвищу буферність і забезпечують отримання сортів з широкою пристосованістю. Проте у різних (сприятливих) умовах вирощування виявлено і низьку ефективність доборів за продуктивністю. Тому селекціонери все більше схиляються до необхідності проведення доборів на різних фонах. Селекціонери СІММУТ перейшли на проведення послідовних доборів у різних мегазонах („човникова” селекція), які відрізняються напруженням лімітуючих чинників середовища (гідротермічними умовами, фітопатогенною ситуацією, рівнем живлення тощо).

Отже, основним принципом для селекційної практики є тактика ведення доборів за використання різних селекційних фонів. На ранніх етапах селекційного процесу, коли неадитивні ефекти не дозволяють вести ефективний добір генотипів за фенотипом, доцільно звести до мінімуму кількість і експресію лімітуючих чинників. Тобто, розміщення 1-2 ланок селекційних розсадників має бути на фонах, які є максимально сприятливими для проходження продукційного процесу у рослин і формуванню максимальних показників господарсько цінних ознак, що дасть можливість отримати чітку диференціацію матеріалу. На завершальному етапі селекції необхідно виділити генотипи з максимальними показниками адаптивності до комплексу біотичних та абіотичних факторів середовища. Для цього проводять паралельні випробування на контрастних селекційних фонах (різні попередники, фони живлення, строки сівби, міжстанційне або екологічне випробування).

Загалом щодо оцінювання селекційного матеріалу пшениці сповна викладено у підручниках та практикумах з селекції рослин.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Як різняться види пшениці за кількістю хромосом?
2. Які види стали родоначальними пшениці м'якої та твердої?
3. Які споріднені з пшеницею м'якою види злаків можуть мати селекційне використання?
4. Які символи генів позначають спосіб життя, короткостебловість, стійкість пшениці проти основних хвороб та інші селекційні ознаки?
5. Які гени обумовлюють озимий/ярий спосіб життя пшениці?
6. Які системи генів впливають на довжину вегетаційного періоду, а які на формування довжини стебла пшениці?

7. Що таке транслокації і які результати їх використання при створенні сортів пшениці?

8. Які принципи добору батьківських форм для гібридизації застосовують на сучасному етапі селекції пшениці?

9. Якими методами створені сучасні українські сорти пшениці м'якої озимої?

Література

1. Колочий В.Т. Селекція, насінництво і технології вирощування зернових колосових культур у Лісостепу України / За ред. В.Т. Колочого, В.А. Власенка, Г.Ю. Борсука. – К.: Аграрна наука, 2007. – 800 с.

2. Зозуля О.Л. Селекція і насінництво польових культур / О.Л. Зозуля, В.С. Мамалига. – К.: Урожай, 1993. – 416 с.

3. Брежнев Д.Д. Пшеницы мира / Под ред. Д.Д. Брежнева. Сост. В.Ф. Дорофеев. – Л.: Колос, 1976. – 487 с.

4. Грабовец А.И. Озимая пшеница: Монография / А.И. Грабовец, М.А. Фоменко. – Ростов-на-Дону: ООО «Узд-во Юг», 2007. – 600 с.

5. Голик В.С. Селекция *Triticum durum* Desf. / В.С. Голик, О.В. Голик // Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева. – Харьков: Магда ЛТД, 2008. – 519 с.

6. Пшеница / Л.А. Животков, С.В. Бірюков, А.Я. Степаненко и др. Под ред. Л.А. Животкова. – К.: Урожай, 1989. – 320 с.

7. Озимі зернові культури / Л.О. Животков, С.В. Бірюков, Л.Т. Бабоянець та ін. За ред. Л.О. Животкова і С.В. Бірюкова. – К.: Урожай, 1993. – 288 с.

8. Селекція і насінництво сільськогосподарських рослин: підручник / М.Я. Молоцький, С.П. Васильківський, В.І. Князюк, В.А. Власенко. – К.: Вища освіта, 2006. – 463 с.

2. СЕЛЕКЦІЯ ЖИТА ОЗИМОГО

Скорик В.Ф. – доктор с.-г. наук, професор

2.1. Значення, походження і досягнення, напрями селекції

Жито – друга після пшениці хлібна культура в Україні. Житній хліб висококалорійний і має відмінні смакові якості. Зерно жита містить повноцінні, багаті на незамінні амінокислоти (особливо лізин) білки, вітаміни А, С, Е і групи В. Воно використовується на корм для худоби як високолізинова добавка до комбікормів. У зв'язку з підвищеним умістом лімітуючої амінокислоти – лізину – біологічна цінність білка жита вища, ніж пшениці. У Поліссі і Лісостепу України, жито перевищує пшеницю озиму за зимостійкістю і стійкістю до несприятливих погодних умов. У північних областях урожайність жита порівняно з пшеницею вище на 50–60%.

Цінні особливості жита – його здатність проростати за мінімальних температур (0–2 °С), витримувати сильні (до -32 °С) морози, утворювати повноцінне зерно за понижених температур.

Найбільші посівні площі жита озимого в Чернігівській (150–200 тис. га), Житомирській (100–120 тис. га), Сумській і Київській (100–120 тис. га) областях. Значні площі жита висівають у Західному регіоні. Всього в Україні площі під житом коливаються по роках від 700 до 1400 тис. га. Виробничий досвід і результати науково-дослідних установ показують, що жито озиме потенційно високоврожайна культура. За даними сортостанцій, у порівняльних умовах на однаковому агрофоні середня врожайність жита вище врожайності пшениці. На Васильківській сортодільниці Київської області у 1998 р. одержана врожайність жита озимого сорту Боротьба 9,28 т/га, а на Правдинській сортодільниці в Литві у 1991 р. – 9,99 т/га. У 2007 р. у Бахмацькому районі Чернігівської області в господарстві „Агродім” одержано врожайність зерна жита сорту Воля – 9,80 т/га.

Систематика і походження. Жито належить до сімейства *Poaceae*, триби *Triceae*, роду *Secale*. Вид *S. cereale L.* (жито посівне) поліморфний, об'єднує всі форми диплоїдного і тетраплоїдного культурного однорічного і багаторічного, а також смітньо-польового жита з неламким колосовим стрижнем. Усі комерційні сорти зернового диплоїдного жита представлені однією різновидністю – *vulgare*. Створення однорічного і багаторічного тетраплоїдного, багаторічного диплоїдного жита привело до появи нових різновидностей. В.Д. Кобилянський описав 39 різновидностей.

Встановлено два генетичних центра максимальної різноманітності форм жита. Первинний генцентр, який є батьківщиною культурного жита, знаходиться на території Малої Азії, Закавказзя, Північно-

Західного Ірану (Передньоазійський генцентр). Тут ростуть усі дикі види жита. Другий генцентр зі значно меншою різноманітністю *S. cereale* і одним диким видом – *S. silvestre* включає Північно-Східний Іран, Афганістан, Середню Азію (Середньоазійський генцентр). Цей центр вважається вторинним, що утворився в результаті міграції форм жита з первинного генцентру.

З рекомендованих виробництву України у 2009 р. 27 сортів жита озимого 6 – сортів селекції Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва (Первісток F₁, Слобожанець F₁, Хамарка, Харківське 98, Хасто і Юр'ївець); 5 – Носівської селекційно-дослідної станції Чернігівського інституту АПВ (Богуславка, Воля, Дозор, Синтетик 38 і Хлібне); чотири – Верхняцької дослідно-селекційної станції (Верхняцьке 94, Велитень, Полі 2, Полікросне); три – ННЦ „Інститут землеробства” (Інтенсивне 95, Інтенсивне 99 і Сіверське); два – Волинського інституту АПВ (Ірина і Палада); по одному Національного університету біоресурсів і природокористування (Київське кормове) та Інституту оздоровлення і відродження народів України (Древлянське).

Із сортів іноземної селекції – три сорти білоруської (Вересень, Купалинка, Пуховчанка) і один – німецької селекції (Матадор).

У Реєстрі сортів є також два сорти жита ярого – Веснянка і Тетянка, селекції Інституту кормів НААНУ.

У 2007-2009 рр. виробництву рекомендовані нові сорти жита озимого – Купалинка, Слобожанець F₁, Сіверське, Хамарка, Хлібне і Юр'ївець.

Напрями і завдання селекції жита озимого. В Україні жито озиме вирощують для виробництва продовольчого зерна і одержання зеленої маси. Цим самим визначаються два основних напрями в селекції жита озимого:

1. Виведення сортів жита зернового напрямку.
2. Виведення сортів жита кормового призначення на зелений корм в ранньовесняний період.

До загальних завдань селекції культури належать:

- селекція на врожайність зерна і зеленої маси;
- селекція на якість зерна і зеленої маси;
- селекція на зимостійкість;
- селекція на стійкість проти основних хвороб (снігової плісняви, борошнистої роси, іржі, фузаріозу, ріжків);
- селекція на придатність до механізованого вирощування.

Завдання селекції жита озимого визначаються в першу чергу характером використання.

Селекційні програми з селекції сортів жита озимого зернового напрямку передбачають створення сортів інтенсивного типу, які характеризуються врожайністю зерна 8-9 т/га, висотою рослин 70-100 см, кількістю зерен в колосі 70-80 штук, масою 1000 зерен 35-45 г, умістом білка в зерні до 14%, стійкістю проти проростання зерна на пні.

Сорти жита озимого для використання в ранньовесняний період на зелений корм мають бути напівінтенсивного типу з висотою соломини 120-145 см, з тонким стеблом, добре облистяним і здатним давати врожай зеленої маси в період виходу в трубку до 40 т/га. Сорти кормового призначення повинні швидко відростати весною, а також після скошування і випасу.

Завдання селекції жита озимого визначаються також зоною і місцем вирощування. В умовах Полісся України нові сорти мають володіти високою стійкістю до вимокання та випрівання. На бідних піщаних ґрунтах Полісся до сортів ставляться одні вимоги, а на торфоболотних інші, де на перше місце стають стійкість проти вилягання, хвороб і проростання зерна на пні, а також слабка реакція на кислотність ґрунту.

У районах Прикарпаття з високим сніговим покривом сорти повинні відзначитися особливою стійкістю проти випрівання і вимокання, а також бути стійкими проти вилягання і хвороб.

У східному Лісостепу сорти мають відрізнятися високою зимостійкістю, стійкістю до ґрунтової і повітряної посух.

2.2. Генетика

Одним з найбільш важливих завдань прикладної генетики є розкриття спадкової мінливості виду. Успішна селекційна робота з житом виявилася можливою завдяки розширенню робіт з генетики і цитогенетики цієї культури, які проводяться в Німеччині, Швеції, Польщі, Чехії, Російській Федерації та інших країнах. Генетико-селекційні дослідження з житом озимим в Україні проводяться в дуже обмежених масштабах, а цілеспрямовані роботи з генетики взагалі припинені.

Рід *Secale* не має природного поліплоїдного ряду, в усіх видів жита диплоїдне число хромосом дорівнює 14. Експериментальна поліплоїдія (автотетраплоїдія) привела до створення нових тетраплоїдних ($2n = 28$) форм і сортів культурного жита. В цьому напрямі досягнуті відповідні успіхи. Описана низка випадків спонтанної появи автотетраплоїдів, гаплоїдів і анеуплоїдів у популяціях культурного жита. Створювані триплоїди, трисоміки та інші форми використовують під час проведення генетичних досліджень жита. В популяціях жита, особливо диких видів, часто виявляються В-хромосоми, які відрізняються від основного набору розмірами і високою мінливістю їх чисельності у різних рослин і необов'язкові для нормального розвитку. Геном роду жита позначають символом R (від англ. Rye – жито). У жита спостерігається значне варіювання характеристик каріотипу, на підставі чого В.Г. Смирнов запропонував використовувати термін „каріом” для опису набору хромосом окремих рослин і форм.

Більшість вивчених морфологічних ознак (антоціанове забарвлення різних частин рослини, восковий наліт, опушення під колосом, гілчастий колос, нормальні звисаючі пластинки листа тощо) – домінантні і спадкуються моногенно. Відомі дані про материнський вплив за спадкування висоти рослин, крупності зернівки, довжини колоса.

Популяції жита утворюють фізіологічний поліморфізм за перехресною сумісністю. В них проявляється мінливість за різними морфологічними ознаками. Найбільш поліморфними виявилися популяції смітьнопольового жита. У відселектованих сортових популяцій за ознаками, які контролюються штучним добром, мінливість проявляється значно менше, однак за варіабельністю сорти культурного жита неможливо порівнювати з сортами самозапильних культур – пшениці, ячменю.

Виділення з поліморфних популяцій жита різноманітних спадкових варіантів за морфологічними, фізіологічними, біохімічними ознаками дає можливість створювати генетичну колекцію зразків, у яких зосереджується внутрішньовидове спадкове різноманіття, що створює основу для вивчення генетичної детермінації різних ознак і особливостей. Ще більша спадкова різноманітність міститься в популяціях у скритому стані й представлена рецесивними алелями в гетерозиготних рослинах. Виявлення цього різноманіття найбільш дієво відбувається за використання інбридингу. Однак у жита безпосередній аналіз гетерозиготності рослин у популяціях шляхом їх самозапилення неефективний через високий ступінь самонесумісності.

Найбільший об'єм досліджень щодо виявлення поліморфізму в популяціях жита, а також спадкового різноманіття в інбредних нащадків проведений у ВІР. Опис ґрунтується на вивченні біля 5 тис. зразків культурного і смітьнопольового жита, зібраних експедиціями ВІР на величезній території країн Європи, Афганістану, Монголії, Ірану, Туреччини. Велика колекція зразків була описана за 73 ознаками. Нам видається раціональним провести опис спадкової різноманітності жита, умовно поділивши ознаки рослини на структурні (морфологічні), фізіологічні (тип розвитку, стійкість до хвороб, сумісність під час запилення тощо) і біохімічні. Поділ цей досить умовний, оскільки без сумніву, що в основі мінливості морфологічних ознак лежать часто ще невідомі біохімічні зміни, а фізіологічно різні типи рослин часто різняться і морфологічно.

Генетична мінливість за висотою рослин. Оцінюючи мінливість за структурними ознаками необхідно звернути увагу на зміни типу рослин, які об'єднують комплекс ознак. Такими є карликові форми, одна з яких була знайдена генетиками з Санкт-Петербурзького університету в посівах сорту В'ятка Московська (біля 80 рослин) і одержала назву *compactum*. Рослини цього типу характеризуються скороченими міжвузлями стебла і члениками колоса, що призводить до зменшення довжини стебла, колоса і до збільшення його щільності. Укорочені листкові пластинки розміщуються „сторчком”, колоси мають надто короткі ос-

тюки або вони виявляються майже повністю безостими, а вкорочені зернівки за формою більше подібні до пшеничних, ніж житніх. Подібні рослини виділяли з інбредних нащадків багато дослідників.

Другий тип карликовості в жита описаний С.А. Кунакбаєвим. У сорту Саратовка чишминська виділено низькостеблові рослини, які сильно кущається, з великою кількістю вузлів на стеблі. У деяких рослин спостерігалось розгалуження стебла, з верхніх вузлів, у результаті чого на одному стеблі утворювалося багато дрібних колосів. Рослини мають дуже короткі міжвузлі та, незважаючи на їх більшу кількість (9–11 і більше, за 4–6 у рослин стандартного типу), довжина стебла на 35–40% менша, ніж у рослин нормального типу. Характерною особливістю цих рослин є різко зменшені розміри листкових пластинок – вони значно коротші і щонайменше вдвічі вужчі, ніж у рослин стандартного типу. Ця форма в літературі позначається як Башкирська карликова. Формування великої кількості вузлів стебла і численних вузьких листків за різко зменшеної довжини стебла – ця особливість характерна для рослин даного типу. Така форма короткостебловості одержала назву *multinodosum*. Виявилося, що форми *compactum* і *multinodosum* мають на 10–30% менший об'єм кореневої системи. Вищеплення карликових рослин у інбредних нащадків рослин з різноманітних популяцій жита спостерігали багато дослідників, однак ці форми не були ними описані досить детально.

У жита описані короткостеблові форми, які характеризуються нормальною структурою колоса. В.Д. Кобилянський знайшов короткостеблову форму жита (позначену ним ЕМ-1 – „естественный мутант 1”, яка має скорочені міжвузлі – загальна довжина стебла в цієї форми зменшена приблизно на 40% порівняно з рослинами стандартного типу. Однак розміри колоса в короткостеблових рослин дещо більші, для них характерні значно ширші листкові пластинки. Короткостеблові рослини цього типу довше затримуються у фазі простратної (розпластаної) розетки, навіть у фазу виходу в трубку стебла ще не повністю набувають вертикального напрямку. Цей тип рослини виявився характерним для одного зі зразків колекції ВІР – місцевого жита з Болгарії (номер каталога к-10028).

За схрещування короткостеблових донорів ЕМ-1 і к-10028 з високорослими сортами встановлено домінуючий моногенний тип спадкування короткостебловості (3:1). Контроль висоти рослин донорів домінуючої короткостебловості ЕМ-1 і к-10028 визначається також впливом адитивних генів ($h^2 = 0,50-0,73$), на фоні дії домінуючого гена короткостебловості НІ, діють 14–16 модифікуючих адитивних генів висоти рослин. Під час схрещування донорів домінуючої короткостебловості ЕМ-1 і к-10028 висота гібридів F_1 зменшувалася, залежно від материнської форми, від 5 до 58% відносно високорослого компонента. Зменшення висоти рослин у F_1 відбувалося за рахунок скорочення всіх міжвузлів, особливо підколосового.

Використання у схрещуваннях донорів домінантної короткостебловості приводить до збільшення продуктивної кущистості, довжини колоса, кількості квіток і зерен у колосі, що є безумовно позитивним явищем для збільшення продуктивності рослини. Але при цьому зменшується маса 1000 зерен з рослини, озерненість, маса зерна з колоса і рослини. Стратегія генетичного вдосконалення жита озимого із залученням домінантної короткостебловості будувалася на основі використання зворотніх і прямих насичуючих, східчастих та конвергентних схрещувань з донором відповідних селекційних ознак (Скорик В.В.). Донор к-10028 має більш високу озерненість колоса, масу 1000 зерен з рослини, менш сприйнятливий до борошнистої роси і кореневих гнилей порівняно з ЕМ-1. Залучення до генетичних програм вдосконалення жита озимого донорів домінантної короткостебловості створило реальні перспективи виведення стійких до вилягання сортів жита озимого. Але виникли практичні труднощі з виділенням і добором константних короткостеблових форм жита. По завершенні конвергентних насичуючих схрещувань необхідно одержати короткостеблові рослини з комплексом бажаних ознак, які не розщеплюватимуться за висотою рослин.

Використано паралельно декілька підходів до створення константних за висотою рослин зразків жита озимого. Негативним рекурентним добором рослин з найкоротшим стеблом у варіаційному ряду протягом п'яти циклів вдалося створити гомозиготну за геном ННІ константну за цією ознакою субпопуляцію. Наступні добори генотипів з найкоротшим стеблом популяції F_3 -к-10028 × Саратовське 4, середня висота рослин якої у 1974 р. становила 119,33 см, у 2008 р. була зменшена до 23,31 см, або на 96 см. Таким чином створений новий донор домінантної короткостебловості Гном 3 (рис. 3).



Рис. 3. Динаміка зниження висоти рослин протягом 34 циклів спрямованої рекурентної селекції на короткостебловістю жита озимого з домінантним геном НІ.

Під впливом дії спрямованого добору на короткостебловість виявився перебудованим фотосинтетичний апарат і зменшилася потужність первинної кореневої системи. Кущ Гнома 3 набув розпластанної форми, з гострим кутом відхилення листка відносно стебла. Під час виколошування листя набуває вертикального напрямку. Насіннина Гном 3 проростає 2–4 зародковими корінцями, на відміну від вихідної форми, яка проростає 5–6 первинними корінцями. Цитологічні дослідження чисельності й морфології хромосом в анафазі другого мейотичного поділу чоловічого гаметофіту не виявили помітного збільшення аномалій, порівняно з вихідною популяцією.

За схрещування суперкороткого жита Гном 3 з високорослими сортами спостерігається домінування короткостебловості. У F_2 встановлено класичне моногенне розщеплення 3 короткостеблових до 1 високорослих рослин. На фоні домінантного гена короткостебловості встановлено ефект дії 4–6 адитивних модифікуючих алелів висоти рослин. Використання в селекційних програмах донора суперкороткостебловості Гном 3 не передбачає генетично неподоланих труднощів поєднання бажаних цінних ознак у гібридних нащадків.

На Носівській селекційній дослідній станції створена серія нових донорів з домінантною короткостебловістю: Гном 1 – з висотою рослин 80–90 см; Гном 2 – 50–60 см і Гном 3 – менше 30 см. В діалельних схрещуваннях, у межах вказаних донорів встановлено домінування висоти рослин у наступному порядку Гном 3 > Гном 2 > Гном 1.

Завдяки виявленню донорів короткостебловості й вивченню генетики спадкування висоти рослин, проблему селекції на стійкість до вилягання жита озимого можна вважати успішною.

Урожайність зерна жита озимого – найбільш важлива особливість, яка визначається як головний критерій селекційної роботи. Врожай зерна з одиниці площі – надзвичайно складна ознака, що включає велику кількість перемінних кількісного характеру, генетична основа яких полігенна. Оскільки врожайність перебуває під впливом умов середовища, успіх штучного добору відповідної ознаки точно передбачити неможливо, в чому й полягають основні труднощі для селекції. Реальні ж ефекти добору за складовими чинниками врожайності, можна визначити лише в наступних поколіннях. Тому селекціонер вимушений задовольнятися вивченням окремих компонентів урожаю, виходячи з чого можна проводити індивідуальний, сімейний добір, або створювати інбредні лінії з високою комбінаційною здатністю для використання ефекта гетерозису.

Вирішальними чинниками високої врожайності жита озимого є кількість продуктивних стебел на одиниці площі і маса зерна з колоса. Остання ознака залежить від кількості зерен у колосі й крупності зерна. Стисло розглянемо генетичну мінливість цих складових ознак.

Кількість продуктивних стебел на 1 м² залежить від декількох чинників: норми висіву насіння, умов зовнішнього середовища і про-

дуктивної кущистості рослин жита. Перші дві ознаки належать до агрономічних, а не генетичних, тому залишимо їх без коментарів.

Продуктивна кущистість жита озимого – надзвичайно мінлива ознака ($V_p > 30\%$), яка поділяється на генотипічну і середовищну. Генетична мінливість продуктивної кущистості істотно нижча ($V_G = 12\text{--}18\%$). Коефіцієнти успадкування у широкому розумінні коливаються в межах $H^2 = 0,05\text{--}0,80$, що свідчить про істотну генетичну зумовленість продуктивної кущистості в окремих зразків. Коефіцієнти успадкування у вузькому розумінні дуже рідко виходять за межі $h^2 = 0,20$. Враховуючи генетичні параметри успадкування продуктивної кущистості багатьох зразків жита озимого можна зробити узагальнення: прямий добір за цією ознакою мало перспективний, оскільки вплив середовища перекриває генетичну мінливість ознаки; успадкування ознаки зумовлено, переважно, дією домінантних і епістатичних генів, які необхідно використовувати в гетерозисній селекції.

У домінантно короткостеблових сортів жита спостерігається поліморфізм за формою куща. В F_2 гібридів відбувається розщеплення: 1 розпластана : 2 проміжні : 1 прямостояча. В селекції використовуються всі форми кушення жита озимого, при цьому істотних переваг за будь-яким типом продуктивної кущистості не встановлено.

Кількість зерен у колосі жита озимого генетично мало вивчена ознака. Колоси рослин стандартного типу складаються з двоквіткових (рідше трьохквіткових) колосків. Дуже рідко зустрічаються рослини, у яких усі три квітки сидячі, як у пшениці, близькі за розвитком і розмірами. Ці форми отримали назву ефес, похідне від перших літер *f* і *s* латинських слів *flos* – квітка і *sessilis* – сидячий. Відсутність ніжки третьої квітки, тобто сидяче положення його, контролюється одним рецесивним геном *fs*. Знання генетичного контролю цієї ознаки дає можливість передати його будь-якому сорту, який має колоси з трьохквітковими колосками, у яких третя квітка добре розвинута, але прикріплена на довгій ніжці.

Визначення спадкування кількості зерен у колосі можливе згідно із законами кількісної генетики. У більшості випадків ознака характеризується помірним успадкуванням і придатна для прямого добору на збільшення врожайності зерна з одиниці площі. Генетичні кореляції кількості зерен у колосі в розріджених селекційних посівах з урожаєм зерна нащадків у машинних посівах, переважно, позитивні, але в деяких короткостеблових зразків – негативні. Напевно, кількість зерен у колосі в короткостеблових зразків проявляє компенсаторний ефект на врожайність зерна, перш за все за рахунок збільшення крупності зерна і продуктивної кущистості.

Генетична мінливість крупності зерна (маси 1000 зерен з рослини). Поширеним засобом штучного добору в злакових культур зазначається сортування насіння перед сівбою за масою і об'ємом. Позитивний вплив використання під час сівби крупного насіння на

врожайність зерна жита доводили багато дослідників. Найбільш поширеним методом створення крупнозерних сортів жита озимого є масовий добір. Він ефективний, коли існує великий запас мінливості й ознака має високе успадкування. Але масовий добір може призвести до погіршення популяції, якщо вона настільки мала за розміром, що стає можливим генетичний дрейф або інбридинг. Послаблення тиску добору часто дає можливість популяції повертатися до вихідного стану. Зниженням, припиненням тиску добору або недотриманням умов ізоляції пояснюється невдача багатьох дослідників, що намагалися збільшити крупність зерна жита озимого.

Основним критерієм під час добору материнських рослин жита озимого є оцінка їх за фенотипом. Ефективність такого добору буде високою, якщо фенотипічна різноманітність зумовлена генотипом рослин. У селекційному покращенні жита використовуються генетико-статистичні параметри кількісних ознак, зокрема крупності зерна. Високі коефіцієнти успадкування за масою 1000 зерен встановлено у пшениці, ячменю, гороху, гречки та інших культур. Більшість дослідників вважають необхідним збільшувати масу 1000 зерен тому, що ця ознака є генетично надійним складовим компонентом урожаю. Більш крупні насінини мають більші за розміром зародки, а більші зародки знаходяться в позитивній кореляції з кількістю продуктивних стебел.

Експериментальні роботи вивчення крупності зерна жита озимого розпочаті в лабораторії селекції Інституту землеробства в 1970–1973 рр. і продовжуються до сьогодні на Носівській селекційній дослідній станції. Ефективність добору за крупністю зерна жита започаткована на високорослих сортах, що були районовані на той період часу, а нині продовжуються на короткостеблових сортах. Маса 1000 насінин у вихідних високорослих сортів становила 27–33 г. Під час проведення спрямованої селекції необхідно мати дані про величину коефіцієнта успадкування маси 1000 зерен з рослини. Успадкування – це міра питомої ваги генетичної мінливості у загальній фенотипічній мінливості популяції. Оскільки генетична варіанса може складатися з трьох компонентів, питома вага яких у сумарній величині S^2_G буває різною, то запропоновано відрізнати два види успадкування – у вузькому і широкому розумінні. Перша вимірюється часткою лише адитивної варіанси в загальній фенотипічній варіансі, тобто $h^2 = S^2_A/S^2_P$, друга ж відповідає загальній формулі коефіцієнта успадкування, тобто $H^2 = S^2_G/S^2_P$. Коефіцієнти успадкування використовуються в селекції для прогнозування ефективності добору і визначення стратегії генетичного покращення культурних рослин. Під ефективністю добору розуміють зрушення генетичної середньої ознаки, що відбувається в популяції від одного покоління до іншого. Наочним прикладом є добір кукурудзи на вміст олії і білка, розпочатий у 1896 р. у штаті Іллінойс (США). Це класичний приклад дивергентного добору за вмістом олії і білка в зерні кукурудзи.

Починаючи з 1970 р., під впливом дії спрямованого добору рослин з найкрупнішим зерном у популяціях сортів жита Веселоподолянське, Житомирське і Тацинське голубе відбувалося поступове, протягом низки поколінь, позитивне генетичне зрушення маси 1000 зерен. Зрушення середньої арифметичної популяції в напрямку спрямованого добору відбувалося за рахунок появи раніше не існуючих класів крупнозерних рослин, зменшення і зникнення частки тих класів, які були масовими у вихідних поколіннях. Варіювання маси 1000 зерен відбувалося згідно з законом нормального розподілу. В результаті тиску безперервного штучного інтенсивного добору протягом 38 генерацій маса 1000 зерен збільшилася з 2,94 до 8,41 г, тобто у 2,86 рази (рис. 4).

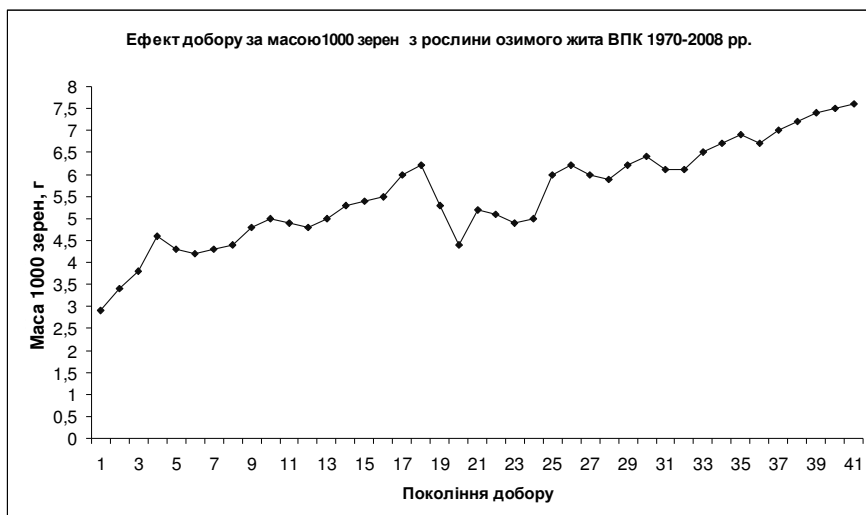


Рис. 4. Ефект добору за масою 1000 зерен з рослин жита озимого ВПК 1970-2008 рр.

При цьому спостерігалось зменшення і повне зникнення з популяції рослин з дрібним зерном і навпаки, збільшення і поява рослин з більш крупним зерном, яких раніше не було у вихідній популяції. У 2008 р. в окремих рослин виявлено масу 1000 зерен на рівні 9,0 г. Створено новий донор крупнозерності ВПКНІ.

Під час схрещування з дрібнозерними зразками донора крупності зерна ВПКНІ, в F_1 встановлено проміжний характер спадкування цієї ознаки. У F_2 розщеплення відбувалося в співвідношенні 9 дрібнозерних до 7 крупнозерних. Це співвідношення визначено як комплементарну взаємодію або подвійний епістаз двох неалельних генів ($P < 0,001$). Запропонована символіка двох неалельних генів крупності зерна в жита озимого – lg (large grain – крупне зерно) і tg (thick grain –

товсте зерно). Висока крупність зерна жита озимого визначається двома рецесивними неалельними генами з комплементарним ефектом.

Встановлена диференціація крупно-дрібнозерності жита озимого за 28–42 локусами. Гібридизацією і спрямованим рекурентним доббором за масою 1000 зерен з рослини можна ефективно закріпити бажані корисні алелі крупності зерна в популяції. Успіх селекції жита озимого з генами домінантної короткостебловості на крупність зерна залежить від коректного застосування генетичних законів спадкування цих ознак і об'єму селекційного матеріалу.

Маса зерна з колоса надзвичайно важливий елемент урожайності жита озимого, який проявляє помірне успадкування. Прямий добір за цією ознакою в короткостеблових популяціях жита при високому тиску, переважно, ефективний. Генотипічна мінливість маси зерна з колоса приблизно однаковою мірою зумовлена адитивними і неадитивними чинниками. Стратегія селекційного покращення ознаки на перших етапах може передбачати індивідуальний добір методом підігри, а в наступному створенням інбредних ліній для використання ефекту гетерозису. Встановлені помірні позитивні генетичні кореляції маси зерна з колоса вихідних рослин з урожайністю нащадків у всіх популяціях насичуючих схрещувань. За селекції короткостеблових сортів жита озимого під час доборів елітних рослин необхідно підвищувати масу зерна з колоса, оскільки генетична кореляція між цією ознакою у батьків і урожайністю зерна з ділянки нащадків у порівняльному сортовипробуванні завжди позитивна.

Маса зерна з рослини є інтегральною ознакою багатьох складових і підлягає значному впливу модифікуючих чинників умов середовища. Успадкування ознаки в широкому розумінні – помірне і лише в деяких комбінаціях схрещування – високе. Успадкування у вузькому розумінні, за деяким виключенням, низьке, а при визначенні його методом мати-нащадок іноді набуває навіть негативного значення. Продуктивність рослини у більшості випадків контролюється домінантними і епістатичними генами. Селекціонери часто відбирають найбільш продуктивні рослини, які виявляються гетерозисними, а в наступних поколіннях вони поступово втрачають свої переваги, що призводить до неефективних витрат праці, площі, коштів, часу і розчарувань у правильності вибору напряму селекції. Оскільки адитивний ефект дії генів низький за масою зерна з рослини, то стратегію селекційного покращення цієї ознаки необхідно обирати спрямовану на використання ефекту гетерозису.

Генетичний зв'язок продуктивності рослини в розріджених селекційних розсадниках з урожайністю зерна на ділянках порівняльного сортовипробування не буває високим і нерідко змінює позитивний напрям на негативний. У різних за генетичним походженням популяціях проявляється специфічний компенсаторний ефект залежно від площі живлення, освітлення, вологості ґрунту і т.ін. Порівняльне

сортовипробування бажано проводити не лише випробуванням у часі, але й просторі – у різних агротехнічних і екологічних умовах середовища.

Генетика стійкості до борошнистої роси. Проблему стійкості жита озимого до вилягання шляхом створення домінантно короткостеблових сортів необхідно вирішувати одночасно з питанням імунітету рослин до грибних захворювань. Оскільки зниження висоти рослин жита зумовлено зменшенням довжини міжвузлів, а кількість листків залишається такою ж, як у високорослих рослин, то скорочується відстань між ярусами листків і всі вони стають наближеними до поверхні ґрунту. Така зміна архітекτονіки рослин жита зумовлює більше затінення ґрунту, меншу аерацію посівів, підвищення вологості в зоні перших чотирьох листків і як наслідок – посилений розвиток грибних захворювань. У короткостеблових рослин частка фотосинтезуючої поверхні стебла зменшується майже на 40% порівняно з високорослими, і тому навіть за однакового ураження листової поверхні грибними захворюваннями у рослин жита зі скороченим стеблом більше знижується продуктивність.

На жорсткому провокаційно-інфекційному фоні в популяції F₃ Харківське 60 × к-10028 виявили 17 імунних до борошнистої роси рослин жита. Створений імунний до борошнистої роси сорт жита одержав назву – Імунер 76. Домінантний ген імунітету жита до борошнистої роси позначений символом Er. Генетичним аналізом встановлено, що імунітет контролюється одним домінантним геном у гомозиготному стані (ErEr). Гетерозиготний стан гена (Erer) зумовлює стійкість рослин лише у період від сходів до початку колосіння. Добір гомозиготних (ErEr) повністю імунних рослин доцільно проводити перед початком цвітіння рослин за вирощування їх на провокаційно-інфекційному фоні.

Генетика стійкості до бурої і стеблової іржі. Захворювання брурою іржею зустрічається майже в усіх районах вирощування жита. Бура іржа уражає сходи й дорослі рослини з утворенням на листках і піхвах численних безладно розміщених опуклих і продовгуватих іржаво-бурих або коричнево-червоних уредопустул. Пізніше з'являються темно-бурі телейтопустули, переважно з нижнього боку листка. Максимальний розвиток хвороби припадає на фазу колосіння, квітнування і молочну стиглість зерна жита. Ураження рослин на 50–70% знижує врожай зерна, в т.ч на 21–39% за рахунок зменшення маси 1000 зерен, та інших складових елементів урожаю.

Стійких до бурої і стеблової іржі зразків у світовій колекції ВІР немає. На провокаційно-інфекційному фоні виділені окремі відносно стійкі до бурої і стеблової іржі рослини з популяцій *S. montanum*, *S. silvestre*, *S. kuprijanovii*, *S. africanum* і примусово схрещені з перспективними короткостебловими зразками. Серед чисельної популяції F₂ на площі 0,6 га в умовах літньої сівби знайдено імунні до бурої і

листяної іржі рослини. Новому донору до бурої і стеблової іржі було дано назву Кобра (похідне від коротка бура).

Схрещування жита Кобра зі сприйнятливими до бурої і стеблової іржі зразками виявило домінуючий характер спадкування стійкості до захворювання в гібридів F_1 . Генетичний аналіз розщеплення в F_2 виявив просте моногенне розщеплення у співвідношенні 3:1 ($P < 0,001$). Новий донор вигідно відрізняється короткостебловістю, високою продуктивною кущистістю, довжиною колоса, масою зерна з колоса і з рослини, помірною крупністю насіння. Висота рослин, продуктивна кущистість, довжина і щільність колоса, визначаються, переважно, адитивним ефектом генів. За цими ознаками в донора Кобра існує значний резерв для генетичного покращення з використанням традиційних і нетрадиційних методів селекції. За висотою, продуктивною кущистістю, масою 1000 зерен крім вказаних адитивних генів встановлені істотні ефекти домінування і епістазу. Переважно дією домінуючих і епістатичних генів у нового донора імунітету до бурої і стеблової іржі контролюється маса зерна з рослини і з колоса. Генетичне покращення маси зерна з рослини і з колоса має проводитися з використанням програм гетерозисної селекції. Для покращення озерненості колоса до гібридизації необхідно залучати відселектовані форми жита з високою виповненістю колоса.

Генетичні кореляції дають надзвичайно корисну інформацію для селекції. У донора Кобра встановлено генетичні кореляції між 12-ма селекційними ознаками й випробувана стабільність їх прояву в часі і просторі.

Генетика стійкості жита до ріжок (*Claviceps purpurea*) залишається надзвичайно актуальним завданням селекції. Зерно з домішкою склероціїв гриба понад 0,5% не можна ні споживати, ні згодувувати тваринам. Генетичних джерел і донорів у жита стійкого до захворювання ріжками немає. Помічено, що гібриди жита істотно більше уражаються грибом *Claviceps purpurea*. Оскільки для одержання гібридів використовуються джерела цитоплазматичної чоловічої стерильності, квітки жита тривалий час залишаються відкритими, що, напевно, збільшує їх ураження патогеном.

Генетика фотосинтетичної активності. Фотосинтетична активність листя – найважливіший елемент потенціалу врожайності, який має реальні передумови для подальшого генетичного покращення, тому його оцінка повинна знайти чільне місце в довгострокових селекційних програмах створення сортів жита озимого. Мінливість за морфологією листка пов'язана з наявністю або відсутністю язичка (лігули) і вушок, а також типом та інтенсивністю опушення листкової пластинки і піхви. Опушеність листкової пластинки може бути вираженою різною мірою, бувають рослини з неопушеними листковими пластинками, деякі мають листки з рідкісними шипиками і волосками. Зустрічаються генотипи з бархатистим опушенням.

У 1978 р. проведено гібридизацію високоврожайних сортів західноєвропейського походження з донором домінантної короткостебловості (ННН) та імунітету до борошнистої роси (ЕгЕг) Імунер 76. У F₁ навесні під час виходу рослин в трубку помічена чітка диференціація рослин за формою й будовою куща і характерним різним кутом відходження листкової пластинки від стебла. Рослини з чітко еректофільною і розеточною будовою куща були розділені в F₁, викопані й пересаджені на окремі просторово ізольовані ділянки. Таким чином було започатковано формування двох однакових за генетичним походженням популяцій жита, материнською основою яких використані п'ять західноєвропейських комерційних сортів (за схемою інтеркреса), а батьківською – Імунер 76, за єдиною відмінністю – еректою і розлогою формами куща. Через десять циклів дивергентних доборів було проведено реципрокне схрещування рослин жита озимого з альтернативними ознаками між собою. В F₁ встановлено проміжне спадкування форми будови куща і кута відходження листка. В F₂ розщеплення відбувалося за типом неповного домінування – 1 : 2 : 1 ($\chi^2 = 1,35$; P = 0,25) розеточної будови форми куща. Спадкування ознаки еректофільності куща визначається одним домінантним геном з неповним домінуванням.

Урожай зерна синтетичних популяцій виявився істотно вищим у популяції F₂₂ (п'ять сортів інтеркреса) × Імунер 76, яка формувалася за ознакою еректофільності куща і листкової пластинки. Ознака еректофільності сприяє підвищенню врожайного потенціалу короткостеблового, імунного до борошнистої роси сорту жита озимого. Селекція на збільшену фотосинтетичну активність за рахунок стебла і листка має істотні перспективи.

Успадкування і генетичні кореляції вмісту білка в зерні. Селекційна робота, спрямована на підвищення харчових і технологічних особливостей зерна жита, не отримала належного розвитку, поки що залишається одним з актуальних завдань селекції. Вміст білка і незамінних амінокислот у зерні жита є основним показником його харчової цінності.

Під час створення селекційного вихідного матеріалу з генами домінантної короткостебловості для визначення вмісту білка в зерні окремих рослин використовували ядерно-фізичний метод, який опрацьований в Інституті ядерних досліджень АН України. Суть цього методу полягає в тому, що зерно опромінюється швидкими нейтронами, які „вибивають” атоми азоту. Кількість атомів азоту реєструється лічильником і фіксується комп'ютером. Оскільки органічний азот міститься тільки в білку, його, таким чином, легко визначити. Ядерно-фізичний метод швидкий, інформативний і зручний для селекції, оскільки дає змогу визначати вміст білка навіть у одному зерні, зберігаючи його в живому стані. Єдиним недоліком цього методу залишається висока вартість аналізу.

З кожної елітної рослини перед сівбою у полі відбиралося по 50 зерен для аналізу вмісту білка, решта насіння висівалася за звичайною схемою селекції. Елітні рослини і їхні сім'ї аналізувалися за 10 кількісними ознаками, тому ми мали можливість визначити фенотипічні й генетичні коефіцієнти кореляції з умістом білка в прямих нащадків. Рослин і прямих нащадків проаналізовано понад 20000, тому ймовірність генетичних кореляцій сумнівів не викликає. Аналіз на ядерному реакторі такої кількості селекційних зразків займає близько 20 хвилин. Коефіцієнт успадкування визначається як $h^2 = 2r_{OP}$.

Коефіцієнт успадкування у вузькому розумінні становив $h^2 = 0,3728^{***}$, а успадкування в широкому розумінні виявилось на рівні $H^2 = 0,4684^{***}$. Це свідчить, що основний генетичний вклад у білковість зерна жита озимого належить генам адитивної дії, а біля 10% вносять домінантні й епістатичні гени. Найбільш дієвим способом підвищення білковості зерна жита озимого з використанням домінантних донорів короткостебловості буде прямий добір з перевіркою результатів по нащадках.

Генетичні кореляції високого вмісту білка в зерні з крупністю зерна (масою 1000 зерен) виявилися позитивними ($r_G = 0,4368^{***}$). Тому, є реальні підстави вважати, що за використання домінантних донорів короткостебловості, застосовуючи добір за масою 1000 зерен, можна опосередковано підвищувати білковість зерна жита озимого.

Між висотою батьківських рослин і вмістом білка в зерні визначена середньої величини негативна генетична кореляція ($r_G = -0,5456^{***}$), яка є надзвичайно сприятливою, тому що під час доборів короткостеблових рослин опосередковано проводиться генетичне зрушення в напрямку підвищення білковості зерна ($d = 29,98\%$). Коефіцієнт детермінації між короткостебловістю і високим умістом білка в зерні вказує на те, що кожна третя низька рослина має більш високий вміст білка в зерні жита озимого.

Успадкування і генетичні кореляції потужності первинної кореневої системи. Селекція досягнула видатних успіхів удосконалення наземних частин рослин жита, але генетичне збільшення потужності кореневої системи лише починається. Розвиток кореневої системи залежить від структури ґрунту, його вологості, поживності, наявності мінеральних добрив, але між сортами існує генетична відмінність особливостей росту коріння. Доктриною селекції жита озимого передбачається істотне зменшення висоти стебла, а тому збільшення потужності кореневої системи набуває актуальності. Морфологічні й генетичні ознаки кореневої системи важко досліджувати. Вегетуючі рослини під час дослідження кореневої системи гинуть або пригнічуються, що перешкоджає проведенню об'єктивних польових оцінок за потужністю розвитку кореневої системи.

Можливість добору рослин, починаючи з появи зародкових корінців, приваблива для селекціонерів. Число зародкових корінців (ЧЗК)

– зручна кількісна ознака для генетичного аналізу. ЧЗК порівняно легко визначається при застосуванні специфічної методики, яка потребує мінімум коштів, праці і часу. Між сортами жита існує істотна фенотипічна різноманітність за цією ознакою. Мінливість ЧЗК є підставою для генетичного покращення ознаки, вивчення взаємозв'язків їх з компонентами продуктивності. Амплітуда варіювання коливається від 1 до 12 зародкових корінців у насінин жита, що вкладається в три стандартних відхилення від середньої.

У науковій літературі даних про успадкування ЧЗК у жита немає. В наших експериментах (Скорик В.В., 1994) успадкування числа зародкових корінців становило $h^2 = 0,6220-0,8464^{***}$, яке визначене за генетичним коефіцієнтом кореляції між батьками і нащадками. Поглиблене селекційне покращення популяцій жита під час проведення конвергентних, насичуючих і східчастих схрещувань переконливо довело необхідність проведення доборів на потужність первинної кореневої системи.

Найбільший інтерес для селекції жита являють генетичні кореляції, які одержують при визначенні зв'язку між ознаками батьків і їх прямих нащадків. Генетична спорідненість ЧЗК з іншими ознаками в домінують короткостеблових популяцій жита повідомляється вперше. Між ЧЗК і висотою рослин фенотипічна спорідненість варіювання помірно позитивна. Але генетичні кореляції ЧЗК батьків і висоти рослин у нащадків – в усіх випадках були негативними ($r_G = -0,3373-0,5170$). Така генетично зумовлена кореляція надзвичайно сприятлива і співпадає зі стратегією одночасного селекційного вдосконалення жита озимого на стійкість до вилягання і збільшення врожайності. Рослини, які утворюють більш потужну первинну кореневу систему, мають понижене стебло і разом ці дві ознаки визначають характер стійкості жита до стеблового й кореневого вилягання.

Навпаки, висота рослин батьківської популяції з ЧЗК їх прямих нащадків мала позитивний, хоча значно менший за величиною, взаємозв'язок. Споріднений добір низькостеблових форм не супроводжується істотним збільшенням ЧЗК у прямих нащадків. Крім того, виникають технічні труднощі за різноспрямованої селекції на зменшення висоти і збільшення ЧЗК, через позитивні фенотипічні кореляції між ними. Фенотипічна кореляція свідчить, що ЧЗК і висота рослин односпрямовано реагують на покращення або погіршення умов вирощування. Питання генетичної кореляції стають надзвичайно актуальними під час вибору селекційної стратегії вдосконалення культури, оскільки комплексний підхід до вивчення природи потребує розгляду явища в безперервній мінливості і взаємозв'язку. Дві (або більше) ознаки можуть бути між собою пов'язані спадковими чинниками у вигляді плейотропного або зчепленого спадкування. Як правило, зчеплене спадкування в результаті кросинговеру в наступному поколінні розпадається, як це, переважно, трапляється у F_1 .

Плейотропний ефект спадкування набагато стійкіше передається від батьків до нащадків, і розрив між корелюючими ознаками в цьому випадку істотно менш вірогідний, тому що на відповідній ділянці хромосоми кросинговер відбувається як рідкісне явище. В разі плейотропного спадкування бажаної і небажаної ознак для селекційного розриву між ними, необхідно збільшити об'єм досліджуваної популяції або провести насичуюче схрещування, з метою більш вірогідного виділення бажаних кросоверних генотипів.

Високі і стабільні позитивні фенотипічні ($r_P = 0,4896-0,5780^{***}$) та генетичні ($r_G = 0,4344-0,5094$) кореляції одержані між ЧЗК і масою 1000 зерен. Доведено, що в короткостеблових селекційних зразках добір за ЧЗК батьківської генерації приводить до збільшення крупності зерна їх прямих нащадків і навпаки – збільшення маси 1000 зерен сприяє збільшенню потужності первинної кореневої системи.

Домінантно короткостеблові селекційні зразки виявили високі коефіцієнти успадкування ЧЗК, що свідчить про переважну адитивну дію генів і, як результат, високий ефект добору. Фенотипічні кореляції не відтворюють дійсної генетичної спорідненості між ЧЗК і ознаками продуктивності – їх використовувати в селекції необхідно обмежено. В перспективних селекційних програмах доцільно використовувати генетичні кореляції із застосуванням генетичного аналізу для розчленування їх взаємодії на плейотропний і зчеплений ефект спорідненого спадкування. Створення і внесення до Державного реєстру синтетиків жита озимого Боротьба, Богуславка, Воля, Арфа, Дозор, Хлібне, Синтетик 38, Забава, Ідилія доводять виправданість використання прийомів кількісної генетики в практичну селекцію і спрямованого добору на збільшення кількості зародкових корінців.

В робочій колекції жита озимого на Носівській селекційній станції наявні донори з *еректним типом листка* (erect leaf), *безлігульні форми* (without league), зразки *без воскового нальоту* (without wax cover). Гібридологічним аналізом встановлено моногенний рецесивний контроль цих ознак у співвідношенні 3:1 ($P < 0,001$). Вказані ознаки використовуються в практичній селекції як рецесивні маркери під час генетичних і селекційних досліджень.

2.3. Вихідний матеріал для селекції жита озимого

Світова колекція ВІР нараховує більше 3000 зразків різних сортів, форм і видів жита. Для створення високоврожайних сортів за рекурент рекомендується використовувати сорти з високою екологічною пластичністю і конкурентоспроможністю, які внесені до Реєстру рослин сортів України. Донори специфічних ознак бажано залучати з кращих комерційних сортів української і закордонної селекції. Перед

цим їх необхідно декілька років випробувати на здатність підтверджувати свої особливості в місцевих умовах.

Проблема *стійкості до вилягання* шляхом створення короткостеблових сортів жита озимого в Україні вирішується з використанням донорів з рецесивним і домінантним спадкуванням висоти рослин. Широко використані донори домінантної короткостебловості EM-1 і к-10028. Для більш радикального зниження висоти стебла перспективними донорами короткостебловості можна використовувати Гном 1 (80–90 см), Гном 2 (50–60 см) і Гном 3 (до 30 см).

Вирішення проблеми стійкості до вилягання зумовило проблему стійкості жита озимого до шкодочинних хвороб. Донори стійкості до борошнистої роси Імеріг 1, Імеріг 3, Імунер 76, Імунер 76/9(НІ), до бурої і стеблової іржі – Санім, Імунна 4, Імунна 5, Кобра (НІ) можливо використовувати для зменшення сприйнятливості сортів жита до вказаних хвороб. У кожній зоні вирощування жита проявляються свої специфічні хвороби, тому необхідно створювати провокаційно-інфекційні фони і проводити спрямовану селекційну роботу на створення власного вихідного матеріалу шляхом прямих доборів, трансгресивних або інтрогресивних схрещувань. У робочій колекції селекціонера необхідно мати місцеві, смітньопольові, примітивні однорічні й багаторічні форми жита – *S. montanum*, *S. silvestre*, *S. kuprijanovii*, *S. africanum*, *S. afganicum* тощо. Вказані форми представляють генетичний інтерес як донори стійкості до різноманітних захворювань, якості, амінокислотного складу зерна, відсутності шкідливих речовин та ін.

2.4. Методи створення вихідного матеріалу для селекції

На Носівській станції селекціонери накопичили досвід із створення і використання вихідного матеріалу. Залучення до генетичних програм вдосконалення жита озимого донорів домінантної короткостебловості відкрило перспективи створення стійких до вилягання сортів. У основу селекційних програм покладено застосування зворотніх і прямих насичуючих схрещувань високоврожайних високостеблових сортів західноєвропейського походження з донорами домінантної короткостебловості й одержання гомозиготних за домінантним алелем гена НІ синтетичних популяцій, які не розщеплюються за висотою рослин.

У перший рік проводилися схрещування високорослих зразків (материнська форма) з донорами короткостебловості (батьківська форма). Особливого значення надавалося строгому підбору материнської форми перед схрещуванням з наступною перевіркою спадкування селекційних ознак по нащадках за комплексом бажаних ознак.

Серед материнських з генотипом *hlhl* підбиралися рослини якомога нижчі за висотою, з міцним, здоровим, потужним стеблом і колосом. На колоси таких рослин надівали пергаментні ізолятори. Батьківські рослини підбирали за ознаками рекурентної форми на інфекційно-провокаційному штучному фоні, стійких до борошнистої роси, бурої листової і стеблової іржі, кореневих гнилей, снігової плісняви. Колоносні стебла батьківських рослин зрізували перед квітанням, вирівнювали їх за довжиною, піднімали над колосами материнської форми, щоб пилок вільно висипався і потрапляв на приймочки маточок. Зрізані стебла поміщали в ємність з водою і надійно прив'язували до забитого в ґрунт кілка. Кастрацію квіток материнської форми переважно не проводили, оскільки батьківська форма не сла домінантні гени, які в першому гібридному поколінні проявлялися до початку цвітіння рослин.

По кожній комбінації у F_1 одержано не менше 2000 насінин, які висівалися на жорсткому провокаційно-інфекційному фоні, де проводили оцінювання на стійкість до кореневих і стеблових гнилей, борошнистої роси, бурої листової і стеблової іржі. Наявність великої кількості насіння F_1 давало можливість проводити нещадне бракування рослин уражених цими хворобами, високорослих з генотипом *hlhl*, а також таких, що не відповідали концепції селекції. Перед квітанням жита залишалося не більше 10% найкращих за комплексом ознак гібридних рослин F_1 , які ретельно формувалися за типом рекурентних материнських зразків і повторно залучалися до насичувальних схрещувань, як батьківський компонент.

Практичне використання аналізуючих схрещувань при гомозиготації домінантно короткостеблого матеріалу показало високу їхню ефективність. На жаль, за такої гомозиготації короткостеблого жита також втрачається надзвичайно багато тих цінних селекційних ознак, які цілеспрямовано комбінувалися під час підбору вихідного матеріалу для насичуючих і частих конвергентних схрещувань.

Паралельно з використанням інбридингу і сібзапилення, застосовували метод концентрації гена *HLHL* у вихідній короткостебловій популяції. Після останнього насичувального схрещування насіння $HC^{5-8}F_1$ висівали на просторово ізольованих ділянках в умовах природного добору. Після перезимівлі проводили оцінювання рослин на ушкодженість сніговою пліснявою (*Fusarium nivale*), в період виходу рослин жита в трубку проявлялися захворювання борошнистою росю (*Erysipha graminis*), які виривалися з коренем і виносилися з ізольованої ділянки. Під час колосіння проявляється фенотипічно рецесивний генотип *hlhl*, який визначає короткостебловість. Маркерною ознакою генотипу *hlhl* використовується довге підколосове міжвузля. Рослини з найменшими проявами захворювання на снігову плісняву, борошнисту росу, буру та стеблову іржу, високостеблові, а також такі що не відповідали жорстким умовам селекційної стратегії, виб-

раковували до початку цвітіння, чим уникали переобтяження безперспективним селекційним матеріалом у майбутньому. Нащадки константних сімей, використовувалися для формування вихідної популяції з гомозиготною домінантною короткостебловістю.

Перед обмолотом рослин визначається висота, продуктивна кушчистість, довжина колоса, кількість квіток і зерен, озерненість і щільність колоса, а після обмолоту – маса зерна з рослини, колоса і маса 1000 зерен.

Селекційні розсадники кожної гібридної комбінації формуються методом послідовних виключень за десятьма кількісними ознаками. В наступний селекційний цикл потрапляють рослини, висота яких не перевищує 110 см, у межах таких рослин добираються генотипи з масою 1000 зерен більше 4,0 г, масою зерна з колоса більше 2,0 г, озерненістю колоса більше 92% і так послідовно за всіма вказаними вище ознаками. Від загальної кількості обмолочених рослин у наступний цикл селекції потрапляє менше одного відсотка елітних рослин. На просторово ізольованій селекційній ділянці створюються умови для ефективної панміксії. Насіння елітних рослин висівається вручну „хлопушками”. Для цього добираються рослини з продуктивністю зерна не менше 25–30 г. З рослин 200 насінин висівається в селекційному розсаднику; 200 насінин залишається в резерві й використовується через рік, на основі результатів оцінки врожайності в конкурсному сортовипробуванні; 50 насінин пророщуються в склопоролонових касетах у термостаті за 22 °С для визначення потужності первинної кореневої системи і 50 зерен передавалося Інституту ядерної фізики АН України для визначення білковості. Сівбу селекційних розсадників проводили на ізольованих ділянках у масиві пшениці озимої. Нащадки елітної рослини висіваються двома рядками довжиною 8,25 м. Збирання проводиться комбайном „Sampro-130”. Насіння з однієї сім’ї, зазвичай, достатньо для сівби порівняльного сортовипробування площею 12,5 м² у шестиразовому повторенні рендомізованими блоками. Об’єм порівняльного (конкурсного) сортовипробування становить 500–600 зразків, тобто 3000–3600 ділянок. Облікова площа ділянки – 10 м². Сівба проводиться двома агрегатами сівалок СКС-6-10 протягом двох днів. Збирання проводиться чотири дні двома комбайнами „Sampro-130”. Загальна площа конкурсного сортовипробування становить 6,0 га.

У дослідженнях ставиться за мету обґрунтувати добір рослин короткостеблого жита озимого за ознаками елементів урожайності, оцінених у розріджених посівах селекційних розсадників з урожайністю зерна з одиниці поверхні ґрунту їх прямих нащадків в умовах ущільненої машинної сівби. Така інформація дає можливість визначити, яка з ознак рослини впливає найбільше на врожайний потенціал прямих нащадків, які безпосередньо ознаки прямо або опосеред-

ковано визначають урожайність зерна жита в різних генетичних популяціях.

У структурі врожайності жита озимого *продуктивна кущистість* – важливий показник.

Успадкування у вузькому розумінні цієї ознаки, переважно, низьке, а у широкому – помірне або високе. Фенотипічні кореляції кущистості з продуктивністю рослин позитивні і, в основному, високі, що зумовлено однаковою спрямованістю реакцій цих ознак на зміну умов середовища.

Генетичні кореляції продуктивної кущистості батьківських рослин з урожайністю зерна з ділянки в сортовипробуванні прямих нащадків короткостеблових імунних до борошнистої роси селекційних зразків були різними за величиною і знаком. Більшість селекційних зразків з домінантною короткостебловістю виявили позитивні помірні генетичні кореляції продуктивної кущистості батьків з урожайністю нащадків. Але встановлені також випадки негативних генетичних кореляцій між цими ознаками. Адитивні гени продуктивної кущистості вихідних батьківських рослин можуть до 15% випадків сприяти збільшенню врожайності зерна з ділянки, але до 43% випадків можуть його знижувати. У зв'язку з цим, під час селекції на збільшення врожайності короткостеблових, стійких до борошнистої роси сортів жита за рахунок продуктивної кущистості необхідно застосовувати диференційовану оцінку кожної селекційної популяції. Переважно продуктивна кущистість ефективно використовується в програмах гетерозисної селекції за попередньою оцінкою загальної комбінаційної здатності (під час створення сортів синтетиків) або специфічної комбінаційної здатності (за створення інбредних ліній з наступною оцінкою комбінаційної здатності).

Маса 1000 зерен – генетично детермінована ознака, зумовлена переважно адитивними, а також у деяких випадках домінантними і епістатичними генами. Ця ознака значною мірою залежить від патологічних, ентомологічних і кліматичних чинників, які діють у відносно короткій проміжок часу – від запліднення яйцеклітини до стиглості зерна. Маса 1000 зерен з рослини у більшості випадків виявляє високе успадкування і проявляє високу ефективність прямого добору.

У короткостеблових імунних до борошнистої роси популяцій жита генетичні кореляції маси 1000 зерен вихідних елітних рослин з урожайністю їх прямих нащадків завжди позитивні. В цілому адитивні гени крупності зерна елітних рослин у короткостеблових популяцій на 6–62% визначають урожайність прямих нащадків. Вираженість позитивних генетичних коефіцієнтів кореляції між масою 1000 зерен, сімей і врожайністю нащадків у сортовипробуванні різна за величиною, але неодмінно позитивна. Виходячи з генетичних коефіцієнтів регресії, збільшення маси 1000 зерен елітних рослин на 1 г можна підвищити врожай зерна в середньому по всіх популяціях на 0,5 т/га.

Сприятливі для розвитку хвороби умови в полі бувають не кожного року, тому опрацювання надійних методів вивчення *стійкості жита до хвороб* є надзвичайно важливою ланкою в практичній селекційній роботі. Для селекції виникає потреба створення провокаційних фонів для щорічної надійної оцінки вихідного матеріалу. Створення умов сприятливих для розвитку відповідного патогена або їх комплексу одержало в селекції назву провокаційного фону. Для максимального зараження рослин жита грибними захворюваннями – сніговою пліснявою (*Fusarium nivale*), стебловою гниллю (*Fusarium culmorum*, *F. avenaceum*, *F. oxysporum* та ін.), бурю іржею (*Puccinia dispersa*), стебловою іржею (*Puccinia graminis*), борошнистою россою (*Erysipha graminis*) створюється провокаційний фон. На Носівській дослідній станції на ділянці площею 0,6 га, оточену з трьох боків, окрім сонячної, лісосмугами, вносилося через кожні три роки по 180 т/га свіжого гною. Для накопичення інфекції застосовувалася беззмінна сівба жита по житу. Щорічно хворі рослини, що вибраковувалися до початку квітання, подрібнювалися і разом з пожнивним рештками заорювалися в ґрунт. Високі дози гною сприяють потужному розвитку рослин жита, а накопичення в ґрунті решток хворих рослин дає можливість заражувати рослини усіма видами грибних захворювань.

Для зараження рослин борошнистою россою, бурю і стебловою іржею наноситься суспензія уредоспор і телейтоспор ранцевим обприскувачем у сприятливий для розвитку патогена період.

Борошнеста роса (*Erysipha graminis*) повсюдно розповсюджена. Серед світового генофонду жита не знайдено стійких до захворювання борошнистою россою сортів і диких зразків. Втрати урожаю зерна від борошнистої роси становлять від 12 до 42%. Створені в ВІР донори імунітету до борошнистої роси в умовах Носівської дослідної станції на жорсткому провокаційно-інфекційному фоні на 100% уражались цією хворобою. Вирішення проблеми генетичної стійкості до борошнистої роси було покладено в основу селекційної програми домінантно короткостеблових сортів жита озимого виключно на власних донорах імунітету.

Як попередньо описано, створено новий донор імунітету до борошнистої роси – Імунер 76. Гібридологічним аналізом F_2 і аналізуючих схрещувань встановлено моногенний тип спадкування імунітету до борошнистої роси донора Імунер 76. Проблема стійкості жита озимого до борошнистої роси можна вважати тимчасово генетично вирішеною.

Труднощі селекції на стійкість до бурої іржі (*Puccinia dispersa*) полягають у тому, що захворювання проявляється після квітання жита. Імунологічне оцінювання жита свідчить про відсутність стійких до бурої і стеблової іржі культурних сортів. Проблема пошуку ефективних джерел стійкості до іржастих захворювань серед багаторічного жита О.І. Державін вирішив лише частково (створені сорти Боротьба, Богуславка і Струна).

Застосування інтеркросних схрещувань із залученням дикорослих форм жита різного екологічного і генетичного походження привело до створення нового донора імунітету до бурої і стеблової іржі – Кобра. Примітивні зразки стійких рослин жита використовувалися виключно як материнський компонент на перших етапах спрямованих схрещувань. Гібридологічним аналізом встановлено домінантний тип спадкування імунітету до бурої і листової іржі, зумовлений одним геном у гомозиготному стані (Pd). Селекцію з використанням цього донора імунітету необхідно проводити на жорсткому провокаційно-інфекційному фоні з дотриманням ізоляції рослин перед початком цвітіння, оскільки бура і стеблова іржа проявляються після цвітіння жита озимого. Селекція ефективна за строгого дотримання ізоляції з використанням резерву насіння.

Використання *донора крупності зерна* у практичній селекції вимагає генетично обґрунтованого вирішення. Комплементарна взаємодія або подвійний епістаз двох неалельних генів не дає можливості фенотипічно точно визначати проміжні класи рослин під час розщеплення, тому в селекції використовувалися лише рослини з високою масою 1000 зерен. Крупнозерні рослини здатні вищиплювати в поколіннях нащадків дрібнозерні генотипи. Оскільки вірогідність потрапляння двох неалельних рецесивних генів в одну зиготу порівняно невелика, то необхідно застосовувати високий тиск добору з перевіркою нащадків та використовувати резерви насіння ліній, які спадкують високу масу 1000 зерен з рослини. Такий спосіб потребує витрат часу.

Домінантно короткостеблові зразки жита озимого мають істотні резерви *збільшення корисної дії фотосинтетичного апарату*. За рахунок розвинутої простратної розетки зона розміщення стебел у вузлі кушення освітлюється краще, поглинає більше сонячного опромінення і розвиває більше колососносних стебел. Диференціація рослин за кількістю, розміром, формою, просторовим розміщенням листових пластинок виявилася можливою для використання в селекції жита. Переваги під час доборів надаються рослинам з еректофільною будовою куща і листка, оскільки такий генотип сприяє підвищенню врожайного потенціалу жита.

Створення вихідного матеріалу для селекції жита озимого передбачає схрещування, що використовують трансгресивну селекцію і системи схрещувань, що використовуються в комбінаційній селекції. В основу комбінаційної селекції покладено сполучення шляхом гібридизації в одному генотипі бажаних особливостей або ознак, які містяться (зосереджені) в декількох вихідних формах. Доцільні такі схрещування для усунення недоліків існуючих сортів, які лімітують рівень і постійність урожайності або прояву якості.

В основу наукової селекції жита озимого покладені знання генетики спадкування ознак цієї культури. Селекція жита озимого пройшла етапи масового, індивідуально-сімейного, сімейного та індивіду-

ального доборів. Наразі актуальним завданням є створення ліній і штамів за окремими бажаним селекційними ознаками, випробування таких гомозиготних матеріалів для визначення загальної і специфічної комбінаційної здатності й створення на цій основі гетерозисних популяцій і гібридів F_1 .

2.5. Методика і техніка селекційного процесу

Техніка ізоляції і гібридизації. Селекційну роботу з житом значно утруднює необхідність ізоляції селекційного матеріалу. В селекційних установах для розмноження перспективних зразків використовують біля 20 просторово ізольованих ділянок, захищених лісо-смугами площею від 0,06 до 1,0 га. Ізольовані ділянки площею від 2 до 20 м² розміщують у посівах пшениці озимої на відстані не менше 50 м одна від одної. У разі значної кількості невеликих ділянок використовують каркасні будиночки з бязевої тканини розміром 2 × 1 м. Для ізоляції рослини або її частини застосовують різноманітні ізолятори з пергаментного паперу.

Для проведення контрольованих схрещувань материнські рослини попередньо каструють. Це підрізання квіткових лусок ножицями після виколошування або за 2–3 дні до цвітіння і наступного видалення тичинок, які вийшли за межі лусок, пінцетом. Застосовують і більш прості методи кастрації – обрізування квіткових лусок разом з пиляками ножицями. При цьому основна частина пошкоджених пиляків усихає, не закінчивши формування пилку.

Для запилення використовують різноманітні варіанти: збір і штучне нанесення пилку на материнський колос, що знаходиться під пергаментним ізолятором; обмежено вільне запилення, при якому батьківські рослини поміщають під груповий ізолятор, або прикопування батьківських рослин; сівба материнських рослин на ділянку сорту запилювача з вільним запиленням кастрованих материнських колосів.

Під час гібридизації жита ефективно використовується система генетичного контролю самонесумісності рослин. Рослини жита переважно нездатні утворювати насіння під час самозапилення в результаті придушення росту пилкових трубок на власній приймочці. Самофертильність жита незначна і становить, переважно, 0–6%. Для одержання гібридного насіння під ізолятор материнської рослини підводять колоси або всю рослину батьківського компонента. Насіння зібране з материнських рослин буде гібридним. Перед квітуванням рослини F_1 перевіряють за наявністю домінантного маркерного гена (Hl, Er, Pd, Fs та ін.). Якщо рослини не проявляють фенотипічно наявних ознак – вони вибракуюються перед квітуванням.

Під час вивчення вихідного матеріалу жита проводять оцінювання елементів продуктивності, зимостійкості, посухостійкості, стійко-

сті до шкодочинних хвороб і вилягання, харчових і технологічних особливостей зерна, придатності для інтенсивних технологій вирощування і як підсумок – урожайності зерна з одиниці площі. Оцінювання селекційного матеріалу проводять за прямими і непрямими показниками, на звичайних і провокаційних фонах, польовими і лабораторними методами. Деякі специфічні для жита характеристики і показники описані в попередніх розділах, в решті випадків (оцінювання зимостійкості, стійкості до хвороб, вилягання і т.д.) застосовують стандартні методи, викладені в курсі загальної селекції рослин.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які особливості біології квітування жита?
2. Які чинники зумовлюють череззерницю жита?
3. Які типи ЦЧС відомі у жита?
4. Які типи короткостебловості використовуються у жита?
5. Які показники враховуються під час селекції жита на якість зерна?
6. Які методи створення популяцій для добору в селекції жита?
7. Яку генетичну особливість доцільно використовувати за гібридизації рослин жита?
8. Назвіть генетичний центр походження жита.
9. Як проводиться „гомозиготація” рослин F_2 з використанням домінантних генів короткостебловості?
10. Яка доцільність селекції жита озимого на підвищення потужності кореневої системи?
11. Як можна генетично збільшити потужність кореневої системи?
12. Які Вам відомі генетичні кореляції між числом зародкових корінців і ознаками продуктивності короткостеблових зразків жита?
13. Чому в селекції жита фенотипічні кореляції мають обмежене використання?
14. В чому полягають переваги генетичних способів захисту рослин від шкодочинних хвороб над хімічними і агротехнічними?
15. Які Вам відомі методи створення провокаційних та інфекційних фонів для оцінки стійкості рослин жита до шкодочинних захворювань?
16. Наведіть приклади створення донорів імунітету до борошнистої роси жита.
17. Як був створений донор імунітету до бурії і стеблової іржі Кобра?
18. Які Вам відомі методи збільшення крупності зерна у жита?
19. Як спадкується маса 1000 зерен у жита?
20. Як проводиться селекція на підвищену фотосинтетичну активність у жита?
21. Назвіть основні показники, що визначають якість зерна жита.
22. В чому полягають переваги визначення вмісту білка в зерні жита ядерно-фізичним методом?

23. Як створюється вихідний матеріал з високим умістом білка в зерні жита?

24. Наведіть приклади використання насичуючих і конвергентних схрещувань у жита.

25. Які завдання необхідно вирішити за селекції жита на оволодіння ефектом гетерозису?

26. В чому полягають труднощі використання джерел ЦЧС?

27. Як можна використовувати генетичну систему несумісності під час гібридизації жита?

28. Яке оцінювання проводять при селекції жита?

29. Які Вам відомі досягнення в селекції жита?

Література

1. Зозуля О.Л. Селекція і насінництво польових культур / О.Л. Зозуля, В.С. Мамалига. – К.: Урожай, 1993. – С. 207–224.

2. Антропов В.И. Рожь – Secale / В.И. Антропов, В.Ф. Антропов // Культурная флора СССР. – Т. 2. – Л., 1936.

3. Скорик В.В. Генетичне вдосконалення методів селекції озимого жита (*Secale cereale* L.): дис. д-ра с.-г. наук / В.В. Скорик. – Київ, 1994. – 470 с.

4. Чекалін М.М. Селекція і генетика окремих культур: Навчальний посібник / М.М. Чекалін, В.М. Тищенко, М.С. Баташов. – Полтава: ФОП Говоров С.В., 2008. – С. 82–95.

3. СЕЛЕКЦІЯ ТРИТИКАЛЕ

Гірко В.С. – доктор с.-г. наук

3.1. Досягнення, походження культури, її морфологічні ознаки

Нині роль і значимість культур та сортів із комплексною стійкістю до стресових (абіотичних та біотичних) факторів середовища значно зросла.

До таких, без сумніву, слід віднести тритикале – синтетичний біологічний рід, штучно створений людиною шляхом об'єднання хромосомних комплексів пшениці та жита. Унікальне сполучення господарсько цінних ознак, а саме стабільний та високий потенціал урожайності зерна і зеленої маси, посилені адаптивні властивості (підвищена морозостійкість, посухостійкість, толерантність до засолення та підвищеної кислотності ґрунтового розчину), комплексний імунітет до грибних захворювань, високий вміст білка і лізину в зерні та основних поживних речовин у зеленій масі, перетворює цю культуру в потужний фактор стабілізації зернового господарства в екстремальних умовах вегетації.

В останні роки науковцям удалося реалізувати низку науководослідних програм та підходів, які дали змогу створити серію конкурентоспроможних комерційних вітчизняних сортів. Було наведено лад із цитокаріотипічною стабілізацією генотипів тритикале, що дало можливість вирішити питання виповненості зерна. Нині маса 1000 зерен 55 г є нормою, а деякі сорти досягають 70 г (Тандем).

Вдалося виділити, ідентифікувати і ввести у тритикальний амфідиплоїд домінуючий ген низькорослості жита. Крім розв'язання проблеми стійкості до вилягання, оскільки висоту рослин було зменшено майже вдвічі, шляхом поліпшення архітектоніки, збалансованої реалізації основних елементів структури врожаю сконструйовано практично новий тип рослин. У посівах сформовано інтенсивний агроценоз до 800-900 продуктивних стебел на 1 м². На напрацьованій методичній основі в останні роки було створено серію сортів нового покоління, які, крім високої та стабільної продуктивності, формують інтенсивний агроценоз і щільний стеблостій, що повністю пригнічує розвиток бур'янів, не потребує обробок гербіцидами, витримує низький рівень родючості ґрунту. Такі сорти ефективно використовують мінімальні дози мінерального живлення, практично не уражаються фітопатогенами, майже не потребують захисту фунгіцидами і тому забезпечують високу рентабельність під час вирощування та екологічну чисту продукцію при переробці. Рівень морозостійкості цих сортів у вузлі кушення нині досягає – 21-22 °С.

Наразі зусиллями науковців створено і занесено до Державного реєстру сортів рослин України 16 сортів озимого та 6 ярого тритика-

ле зернового напряму використання з потенціалом урожайності для озимих форм 10-11 т/га, ярих – 7-8 т/га, а також вісім сортів озимого укiсного тритикале з урожайністю зеленої маси 30-35 т/га.

Історія культури тритикале. Історія створення культури тритикале нараховує біля 130 років. Перші схрещування пшениці з житом було проведено шотландським ботаніком С.А. Вільсоном у 1875 р., проте отримані ним гібриди тритикале були високостерильними. У 1888 р. німецьким генетиком та селекціонером В. Римпау був отриманий спонтанний пшенично-житній, частково фертильний амфідиплоїд, природу котрого було вивчено в 1935 р. Ліндшау і Елером та в 1936 р. А. Мюнтцінгом. Одними з перших пшенично-житні амфідиплоїди почали спостерігати та вивчати австрійський генетик і селекціонер Е.Чермак (1902) і професор Г.К. Мейстер (1918), котрий зі співавторами (Левитский Г.А., Тюмяков Н.А.) у 1930 р. опублікував інформацію про стабільні пшенично-житні гібриди. Константні тетраплоїдні тритикале ($2n=28$) вперше було отримано в 1932 р. професором В.Н. Лебедевим, а трохи пізніше октоплоїдні амфідиплоїдні форми були ним відібрані на полях Білоцерківської дослідної станції. Протягом сторіччя ученими багатьох країн світу проводились роботи зі створення та вивчення різноманітних форм тритикале. В історію цієї культури внесли великий вклад А. Мюнтцінг, В.Н. Лебедев, Г.К. Мейстер, В.Е. Писарев, А.І. Державін, М.А. Махаліна та ін. Значна роль відводиться А.Ф. Шуліндіну, який вперше створив тривидовий 42-хромосомний тритикале і низку сортів цієї нової культури. Залежно від рівня плідності було створено велике різноманіття тетра-, гекса-, октоплоїдних тритикале, проте серед них практичне значення мали октоплоїдні та гексаплоїдні форми.

Систематика. Тритикале (геномна формула А.В.Р.) вважається самостійним ботанічним родом і в таксономічному аспекті описується таким чином.

Відділ (Dvisio) – квіткові рослини (Anthohyta)

Клас (Classis) – однодольні (Diliopsida)

Порядок (Ordo) – лускоквіткові (Poales Narai.)

Сімейство – (Familia) – злакові (Poaceae Barruh)

Підсімейство (Lybfamilia) – мятликові (Poaidae A.R.)

Триба (Tribus) – пшеницеві (Trimentaceae)

Рід (Cenus) – тритикале (Triticosecale Wittmack)

Морфологічні ознаки. У складному геномі тритикале кількісно переважають геноми пшениці (у октаплоїдів 3:1, у гексаплоїдів 2:1). Така суттєва перевага хромосом пшеничних геномів над житніми визначає в цілому більшу подібність амфідиплоїдів з пшеничною батьківською формою. Ця подібність особливо проявляється в морфології колосу (багатоквітковість, опушеність члеників колоскового стрижня, поперекове розміщення верхнього колоска в колосі та його

забарвлення). Подібно пшениці у тритикале є остисті й безості, біло-і червоноколосі різновидності, форми з червоним та світлим зерном.

Вплив генів жита на морфологію тритикале простежується за антоціановим забарвленням колеоптилю, опушенням під колосом, восковим нальотом, видовженням колосу, збільшенням кількості колосків у колосі, видовженням зернівок.

Рослини тритикале подібно пшениці та жита мають два види коріння – зародкові й додаткові вторинні. Зародкових корінців у тритикале стільки ж, скільки і у пшениці та жита (від 4 до 6). Розвинуті рослини тритикале утворюють достатньо розгалужену систему вторинних коренів, яка в окремих випадках кількісно переважає кореневу систему пшениці й може глибоко проникати в ґрунт. Ця обставина, зокрема, сприяє більш успішному, порівняно із пшеницею, культивуванню тритикале на бідних піщаних ґрунтах.

Стебло – соломина, що складається з 5-6 міжвузлів, порожнинна, під колосом, як правило, опушена, довжина соломини у зернових сортів 90-125 см, зернокарбових 110-125, карбових 120-160 см. Гексаплоїдні тритикале більш високорослі, ніж октаплоїдні.

На основі порівняльного вивчення анатомічної будови стебла тритикале різного ботанічного походження встановлено, що за товщиною стінок соломини більшість амфідиплоїдів перевищують батьківські форми пшениці і жита, що сприяє кращій стійкості до вилягання.

Здатність до кущення у тритикале виражена достатньо сильно, завжди перевищує пшеницю, а інколи й жито.

Поява генів карликовості в сучасних сортів спричинила ефект так званого «генетичного пінцирування», що проявилось у підвищеному стартовому рості пагонів другого, третього та подальших порядків.

Утворення пагонів в окремих форм може відбуватися впродовж усього періоду вегетації. Тритикале характеризується доброю регенераційною здатністю, відростає значно швидше, ніж пшениця, що дає можливість використовувати його як пасовищну культуру. Добра отавність дає змогу отримувати повторні укоси зеленої маси.

Кущистість тритикале визначається спадковістю пшениці.

Стійкість рослин тритикале до низьких температур та здатність зимувати, перш за все, детермінується озимим типом розвитку, котрий визначається рецесивним станом *Vrn* – 1-4 генів та системи рецесивних генів фотоперіодичної чутливості *Ppd* 1-3. Останні затримують розвиток рослин тритикале озимого після завершення стадії яровизації. Включення пшениць з доміантними генами *Ppd* у родослівну тритикале збільшує потенційну продуктивність нових сортів, проте часто знижує морозостійкість. Серед тритикале за типом розвитку є озимі, ярі та двуручки, котрі вирізняються за тривалістю яровизації та чутливістю до фотоперіоду.

Лист у тритикале складається з листкової піхви та листкової пластинки. Вони зелені, як правило, з восковим нальотом. У зернокар-

мових і кормових сортів листя соковите, широке, площа листкової пластинки більша, ніж у пшениці та жита. За площею листкової поверхні тритикале перевищує пшеницю озиму на 27-50%, а жито на 17-25%. З цим пов'язана фотосинтетична продуктивність, яка на одиницю площі посіву тритикале перевищує пшеницю в 1,5 рази, чим і пояснюється високий біологічний урожай рослин тритикале.

Колос (суцвіття) тритикале за основними морфологічними характеристиками (довжина, щільність, кількість колосків, розміри і форма колоскових лусок) займає проміжне положення між пшеницею та житом.

Колосок тритикале, як правило, багатоквітковий, у ньому може бути розвинено від 2 до 6 квіток. Тритикале вирізняється за міцністю прикріплення колоскових лусок до колоскового стрижня і здатністю лусок утримувати зернівки в колосі. Останні особливості забезпечують різну схильність амфідиплоїдів до осипання зерна. Серед тритикале зустрічаються форми з ламким колосовим стрижнем.

Тритикале подібно пшениці в основному самозапильна культура. Водночас тут переважає відкритий тип цвітіння. Зацвітає колос з верхньої третини, в колоску першою зацвітає найнижча квітка, потім приблизно через добу – друга, далі – третя і т.д. Пиляки у квітках тритикале крупні, з великою кількістю пилкових зерен. Погодні умови суттєво впливають на динаміку цвітіння: різка зміна температури та відносної вологості повітря вродовж дня може призвести до виникнення додаткових піків у цвітінні, а в сонячну погоду спостерігається більш активний вихід пиляків назовні.

Особливістю тритикале є сповільнений темп цвітіння порівняно з пшеницею. Якщо жито і пшениця відцвітають за 4-5 діб, то тритикале – за 5-9. Вирізняється тритикале також високим відсотком вторинного розкриття квіток. Тому, не зважаючи на генетично детерміноване самозапилення, не всі квітки у тритикале запилюються власним пилом, а спонтанно перезапильються за вторинного розкриття. Проте схильність до перехресного запилення у деяких тритикале стає неможливим унаслідок асинхронності розвитку головного та бічних гаметофітів: пилок у них дозріває на 7-10 днів раніше, ніж зародкові мішки.

У результаті запилення у тритикале зав'язується більше, ніж у пшениці, зерен у колосі завдяки поєднанню багатоколосковості жита та багатоквітковості пшениці й зернівки мають більші розміри та масу 1000 зерен (50-60 г), хоч у первинних амфідиплоїдів спостерігається череззерниця та шупле, недорозвинене зерно з деформованим ендоспермом. Зерно за зовнішнім виглядом – проміжного типу між пшеницею та житом, часто наближається до пшеничного за кольором.

Вміст білка у зерні тритикале коливається від 11,7 до 22,5% загальної маси зерна за середнього рівня 17,5%. При цьому вміст білка у зерні пшениці становить у середньому 12,9%. Деяка шуплість зерна тритикале зумовлює зниження його натурі. Якщо кращі сорти пше-

ниці мають натуру 800-840 г/л, то у тритикале вона коливається від 580 до 720 г/л.

За досягнення повного дозрівання накопичення білка в зерні тритикале у високобілкових ліній у середньому на 1,5-2,0% більше, ніж у пшениці і на 3-5% більше, ніж у жита. Збільшення вмісту білка в зерні тритикале відбувається в основному завдяки росту білкових фракцій азоту. Різниця від мінімуму до максимуму в пшениці озимої в середньому становить 1,0-1,5%, у ліній тритикале – до 6%.

3.2. Напрями та завдання селекції

Селекція тритикале наразі ведеться за трьома напрямками: створення зернових сортів; зерноукісних, стійких до вилягання з високим врожаєм зерна та зеленої маси; кормових високорослих з високою облистяністю, котрі використовують на зелену масу.

Застосовуючи ряд оригінальних наукових програм селекціонерам вдалося вирішити низку важливих наукових та практичних питань, отримати цінний вихідний матеріал з комплексом нових господарських та біологічних ознак:

- майже вдвоє зменшити висоту рослин тритикале, ввівши в тритикальний геном домінантний ген низькорослості жита, що дало змогу розв'язати проблему стійкості до вилягання;

- змінити докорінно морфотип куща та рослини, синхронізувати бокові пагони кушення, підвищити густоту продуктивного стеблостою, що пригнічує розвиток бур'янів, забезпечити безгербіцидний захист агроценозів;

- поліпшити архітектоніку колосу, синхронізувати елементи продуктивності колосу по вертикалі та горизонталі, створити багатокосковий і багатоквітковий, багатозерний колос;

- створити вихідний селекційний матеріал зі збалансованим типом морфогенезу всіх елементів продуктивності;

- забезпечити цитокаріотипну стабілізацію генотипу, ліквідувати череззерницю, забезпечити крупність та виповненість зерна, високу масу 1000 зерен (50–55 г);

- збільшити розміри зернівок, поліпшити їхній колір та якість, наблизивши його до кольору пшеничного зерна;

- створити високопродуктивний вихідний матеріал з комплексною стійкістю щодо фітопатогенів, який не потребує фунгіцидного захисту;

- підвищити рівень посухо-, зимо-, морозостійкості, адаптивний потенціал та продуктивність.

Це забезпечило створення різноманітного вихідного селекційного матеріалу та серію імунних, високопродуктивних, адаптивних, короткостеблових, стійких до вилягання сортів тритикале озимого з по-

тужним синхронним розвитком бокових стебел, великим багатоколосковим та багатозерним колосом за добре виповненим зерном.

Проте, не зважаючи на досягнуті результати у створенні сортів тритикале озимого зернового використання ще потребують подальшого поліпшення наступні питання:

- стійкість до вилягання, пошук нових донорів стійкості з домінуючими генами короткостебловості;
- подовження періоду післязбирального дозрівання, зменшення активності альфа-амілази, зниження проростання зерна на пні;
- поліпшення здатності до вимолочуваності зерна в колосі;
- зниження вмісту алкілрезорцинолів у зерні тритикале;
- отримання сортів тритикале з високою якістю зерна та високими хлібопекарськими характеристиками, що наближать його до кращих сортів пшениці;
- створення сортів тритикале пивоварного напрямку зі знизеним умістом білка;
- створення сортів тритикале зі збалансованим умістом цукрів та підвищеним рівнем екстрактивності для виробництва біоетанолу;
- підвищення продуктивності та адаптивності, створення нових комерційних сортів тритикале.

Тому головні завдання подальшої селекційної роботи з цією культурою –розв'язання перерахованих вище проблем. Звідси головні завдання подальшої селекційної роботи з тритикале:

- селекція на високу продуктивність;
- селекція на стійкість до абіотичних факторів середовища (зимо-, морозо-, посухостійкість);
- селекція на комплексну стійкість проти хвороб (особливо проти септоріозу та фузаріозу);
- селекція на короткостебловість та підвищену стійкість до вилягання;
- селекція на якість;
- селекція на подовження післязбирального періоду та підвищення стійкості до проростання зерна на пні;
- селекція на зниження алкілрезорцинолів.

Селекція на продуктивність. Селекція на продуктивність, як показала історія створення сортів цієї культури, є важким і досить непростим завданням.

Проте, сорти тритикале, створені вітчизняними вченими, за врожаєм перевищили кращі сорти пшениці та подолали рубіж 10 т/га. Селекційна робота проводилась з урахуванням внутрішніх онтогенетичних закономірностей формування високопродуктивних агроценозів тритикале з підвищеною стійкістю до біотичних та абіотичних факторів середовища. Використовувались як польові програми, так і програми в об'єктах штучного клімату фітотронно-тепличного комплексу.

Поряд з традиційними методами в селекції тритикале використовується низка нестандартних підходів. Одним з них є використання онтогенетичних закономірностей формування продуктивності за етапами органогенезу та створення стабільних, високопродуктивних ліній (сортів) зі збалансованим типом морфогенезу. Ці лінії характеризуються оптимізацією ходу онтогенезу та формуванням продуктивності за одночасного оптимального поєднання інтенсивності, синхронності кушення і багатоколосковості (багатоквітковості, багатозерності) колосу з крупністю та виповненістю зерна. При цьому, починаючи з підбору пар для гібридизації і доборів, в усіх ланках селекційного процесу аж до отримання стабільних високопродуктивних ліній, селекційна робота проводиться з урахуванням ходу онтогенезу, характеру формування потенційної, реальної продуктивності колосу, процесів утворення та редукції метамерних органів в онтогенезі, особливо за дії екстремальних абіотичних факторів середовища, зменшення рівнів редукційних процесів як на окремих етапах органогенезу, так і упродовж формування вегетативної, генеративної, репродуктивної сфери. Це дає змогу добирати високопродуктивні, стійкі до дії абіотичних чинників середовища генотипи з низькою редукцією стебел, колосків, квіток, зерен за дії високих та низьких температур, посухи тощо.

При формуванні вегетативної сфери для тритикале необхідні:

➤ висока інтенсивність кушення, синхронний розвиток стебел, уповільнені темпи росту пагонів та конусів наростання восени (II етап органогенезу) за оптимальних строків сівби, глибокий спокій конусів наростання в зимовий період у разі тривалих відлиг, зниження рівнів редукційних процесів за дії несприятливих чинників середовища в зимовий період та весняно-літню вегетацію;

➤ під час формування елементів генеративної сфери – утворення великої кількості колосків у колосі (30 і більше) на III–IV етапах органогенезу, їхній синхронний розвиток, мінімальні рівні редукції на V–VII етапах за дії несприятливих абіотичних факторів. Оцінка та добір на підвищену кількість фертильних колосків та зменшення рівня стерильних у колосі;

➤ оцінювання та добір високопродуктивних генотипів на підвищену кількість квіток на V етапі та їхній синхронний розвиток на VI–VII, високий відсоток запилених квіток (VII–IX) та їхню мінімальну редукцію у період V–IX етапів;

➤ відбір генотипів у період формування репродуктивної сфери – з високою кількістю утворених та збережених у період X–XII етапів зерен, добір на багатоквітковість, багатозерність;

➤ оцінювання та добір генотипів з крупними колосковими, квітковими лусочками, тривалим функціонуванням прапорцевого листка (X–XI етапи), з крупним, добре виповненим зерном.

Ці підходи до онтогенетичних процесів є основою оцінювання та добору високопродуктивних, стійких генотипів зі збалансованим типом морфогенезу та зменшеними рівнями редукційних процесів за дії несприятливих абіотичних факторів середовища. Тому під час створення високопродуктивних, адаптивних генотипів тритикале важливо:

- включати в гібридизацію генофонд, що має необхідні морфологічні показники;
- вести добір на кількість вирівняних, синхронних стебел кущення в рослині;
- на базі відібраних рослин із синхронним розвитком бокових стебел вести паралельний добір на високу кількість колосків у колосі, квіток у колосі та колоску, максимальне число зав'язаних, розвинених та збережених (реалізованих) зерен у колосі;
- проводити добір на компоненти з високим успадкуванням – кількість зерен у колосі, маса зернівки та її розміри (довжина зернівки, як у жита, а ширина – як у пшениці), враховувати при цьому розміри колоскових, квіткових лусок, що приводить до швидкого збільшення розмірів зерна та його маси, а в комплексі з раніше перерахованими ознаками – до росту продуктивності колосу, рослини та агроценозу.

Морфологічний аналіз дає змогу використовувати в селекції на підвищення та стабілізацію потенціалу продуктивності два важливі принципи:

- добір на досягнення максимальної потенціальної продуктивності (котра виражається в кількості колосків, квіток) та її реалізації в процесі утворених і реалізованих зерен;
- добір на ефективне використання резервів, що полягає в здатності генотипу реалізувати максимум зерен від їхньої загальної утвореної кількості.

Такий морфологічний контроль в усіх ланках селекційного процесу (починаючи з добору батьківських компонентів) дає можливість ідентифікувати й добирати високопродуктивні форми з потрібними ознаками і властивостями, особливо багатоколоскові, багатозерні колосся з високим потенціалом продуктивності та реалізаційною здатністю. Тритикале вигідно вирізняється за архітектонікою колосу (серед інших зернових), поєднуючи багатоколосковість (як жито) та багатоквітковість (як пшениця). Тому у цієї високопродуктивної культури особливого значення набуває селекція на продуктивність колосу.

У колосі тритикале нараховується до 27-35 колосків з 3-4 зернинами. Інколи в селекційних посівах зустрічається колосся з 120-150 зернинами та масою 6-8 г. Однак цей показник стабілізувати не завжди вдається, оскільки рослини мають поєднувати комплекс інших господарсько цінних ознак. За структурою колос тритикале можна конс-

труювати подібно житньому (кількість колосків 35–40 із двоквітковим (двозерним) типом колосу, або пшеничному (дещо вкорочений колос – 27–29 колосків з багатоквітковими (3-5 зернин) колосками).

Добір на кращу озерненість колосу часто призводить до зменшення його розмірів та зниження крупності зерен. Тому цьому приділяється особлива увага.

Під час добору батьківських пар для гібридизації один з компонентів повинен мати велику кількість колосків у колосі, інший – багатозерність колосків у колосі та високу фертильність. У подальшому в розщеплюючих популяціях F_2 - F_6 (включали повторні добори в F_4 - F_5) проводиться добір рослин з синхронним розвитком стебел з одночасним, паралельним добром багатоколоскових (понад 30 колосків) та багатозерних (максимальною кількістю колосків, що мають 3-5 зернин) у поєднанні з добре виповненим, червоним зерном та масою 1000 зерен не нижче районованих сортів. При цьому бракуються дрібнозерні форми.

Сорти повинні мати збалансований тип морфогенезу, формувати врожай за більш інтенсивного та синхронного утворення стебел, характеризуватися (порівняно зі стандартом АДМ 4) більшою кількістю колосків у колосі, вищою потенційною, реальною продуктивністю колосу на V (222-226), VII (106-108), XII (59-60) етапах органогенезу, масою 1000 зерен – 50,1-51,0 г та врожайністю – 6,5-7,5 т/га.

Аналіз формування продуктивності тритикале показує, що із елементів структури врожаю у ліній, які перевищують за врожаєм стандарт, поряд зі збільшенням озерненості головного колосу та його маси зростає синхронність розвитку бокових стебел, їхні озерненість та маса, що впливає на густоту стеблостою на 1 м². На відміну від сучасних нових сортів пшениці, у котрих продуктивність колосу формується завдяки озерненості колосків, для високопродуктивних ліній тритикале характерним є збільшення кількості зерен в результаті як подовження колосу та збільшення числа колосків у ньому, так і багатозерності колосків. Тому в селекції тритикале на продуктивність дуже важливо враховувати це як за добору батьківських компонентів схрещувань, так і елітних рослин.

Селекція на тривалість вегетаційного періоду. Більшість сортів тритикале досягають пізніше пшениці. Не наблизилось тритикале за тривалістю вегетаційного періоду і до жита. Пізньостиглість пов'язана з подовженням періоду колосіння-дозрівання головним чином через більш повільне проходження ембріогенезу та формування зерен. Часто серед тритикале спостерігається виколошування раніше пшениці, цвітіння одночасно з нею (чи пізніше), а дозрівають на декілька днів пізніше, тобто характерний розтягнутий період дозрівання зерна.

Великого практичного значення набуває створення сортів скоростиглих та середньостиглих, хоч скоростиглість та врожайність має

зворотну кореляційну залежність. Тому для кожної зони тривалість вегетаційного періоду має бути оптимальною і такою, що давало б змогу забезпечити високі рівні врожаю.

Сучасні колекційні форми та сорти тритикале за тривалістю вегетаційного періоду належать до скоростиглих (ярі – досягають за 50–90 днів), до середньо- та пізньостиглих – озимі форми, вегетаційний період яких з урахуванням зими становить 300-330 днів.

Тривалість вегетаційного періоду та хід онтогенезу визначають урожайність сорту. Пізньостиглі озимі зернові тритикале часто потрапляють під літні посухи (особливо в південних, степових районах України) в період цвітіння, наливання та дозрівання зерна. При цьому підвищуються редуційні процеси на VIII–XII етапах органогенезу, зменшується маса 1000 зерен, втрачається врожай. У західних регіонах України за надмірної кількості вологи посилюється ріст, зменшується стійкість до вилягання, ще більше подовжується вегетаційний період, часто спостерігається проростання зерна на пні, втрачається врожай та погіршується якість насіння.

А відтак для різних регіонів мають бути враховані специфічні умови вирощування тритикале і створені сорти з відповідними характеристиками та тривалістю вегетаційного періоду. Для скоростиглих форм характерними є зменшена висота рослин, дрібний колос з невеликою кількістю колосків, дрібними колосковими і квітковими лусками, рослини слабо куцяться та мають дрібне зерно з низькою масою 1000 зерен та зниженою масою зерна з колосу і рослин. У середньо- та пізньостиглих рослин тритикале більш подовжена тривалість основних етапів органогенезу, на яких утворюються метамерні органи продуктивності. Тому такі форми мають довгий колос з великою кількістю колосків (25-33), крупне зерно з високою масою 1000 зерен. Практичне значення мають форми тритикале, що дозрівають одночасно із сортами пшениці, проте мають значно вищу продуктивність. Щоб розвантажити збирання зернових у період дозрівання, в господарствах мають бути високопродуктивні сорти тритикале різних груп стиглості, в тому числі більш скоростиглі, з яких розпочинають збирання врожаю.

Довжина вегетаційного періоду у тритикале формується під впливом батьківських компонентів. При цьому від добору материнського компонента залежить скоростиглість, морозостійкість тощо. За включення в схрещування середньо- та пізньостиглих батьківських компонентів дуже рідко утворюються скоростиглі, стійкі до вилягання форми. Вегетаційний період, як правило, успадковується за проміжним типом між батьківськими компонентами, інколи наближаючись до пізньостиглої форми.

Селекція на високу зимо-, морозостійкість. Останнім часом підвищується інтерес до культури тритикале, зокрема до озимих форм

за високу морозостійкість. Особливого значення набувають озимі тритикале в країнах, де зими характеризуються дуже низькими температурами.

Зимостійкість рослин тритикале – рецесивна ознака. Рівень зимо-, морозостійкості сортів пшениці (материнського компонента), як правило, різко знижують, а в деяких випадках підвищують зимо-, морозостійкість тритикале.

Другим компонентом, що вирішує рівень зимо-, морозостійкості тритикале, є жито. Прояв ознаки морозостійкості жита у тритикале пригнічується цитоплазмою пшениці у зв'язку з перевагою її генотипів (3:1 або 2:1) над геномами жита. Збільшення частки генома жита дає змогу активізувати гени зимостійкості в тритикале. Деякі вчені вважають, що октоплоїдні тритикале більш морозо-, зимостійкі, ніж гексаплоїдні. Проте, інші повідомляють, що гексаплоїдні форми тритикале, які мають повний геном жита і 28 хромосом пшениці м'якої, є більш морозостійкими, ніж октоплоїдні амфідиплоїди. Ряд авторів схиляються до думки, що гексаплоїдні тритикале у зв'язку з відсутністю в них генома D пшениці м'якої, мають дещо нижчу зимо-, морозостійкість. А відтак проблема зимостійкості гексаплоїдних тритикале є актуальною, оскільки основна селекційна робота будується саме на цьому рівні плоїдності. Найперспективнішим є схрещування октоплоїдів з гексаплоїдами, що може суттєво поліпшити цей показник. За внутрішньовидових схрещувань гексаплоїдів один з батьків мусить мати високу зимо-, морозостійкість. Його більш доцільно використовувати як материнську форму. Зворотні схрещування можуть сформувати менш морозостійкі нащадки. Вивчення морозостійкості гібридів у F_1 показало, що під час схрещування контрастних за морозостійкістю вихідних батьківських форм однієї хромосомної групи ($2n=42 \times 2n=42$) гібриди F_1 наближаються до більш морозостійкого компонента.

Проте навіть кращі зимо-, морозостійкі форми тритикале за критичними температурами вимерзання поки що поступаються на $2-3^\circ\text{C}$ сортам жита озимого.

У багатьох зонах розміщення тритикале зимостійкість визначається не лише морозостійкістю, а й стійкістю до льодової кірки, відлиг, випрівання, ураження сніговою пліснявою. Сорти тритикале мають різний рівень стійкості до цих факторів, які не виходить, як правило, за межі батьківських родів.

Селекція тритикале озимого на стійкість проти основних грибних хвороб. Тритикале за стійкістю проти хвороб значно перевищує пшеницю. Багато авторів, аналізуючи стійкість тритикале проти хвороб, відзначають високу стійкість цієї культури проти борошнистої роси, яка значно перевищує толерантність пшениці озимі. Більшість форм тритикале високостійкі проти стеблової та жовтої іржі. Бура іржа більш поширена, але існує багато стійких проти неї джерел.

Тритикале уражується пшеничними расами бурої іржі і стійке проти житніх. Гексаплоїдні тритикале більш стійкі проти бурої іржі, ніж октоплоїдні. Залежно від походження зразки тритикале мають різну кількість домінуючих та рецесивних генів стійкості проти бурої іржі, різний рівень стійкості генотипів.

В окремі роки спостерігається ураження посівів тритикале озимого фузаріозом колосу, септоріозом листя, ріжками, сніговою пліснявою. Згідно з даними ряду дослідників ця культура, порівняно з пшеницею, більш стійка проти летючої та твердої сажки, вірусних захворювань. На посівах тритикале зустрічаються й ураження рослин кореневими гнилями, головним чином – фузаріозними, однак порівняно з пшеницею озимою вони менш поширені.

Важливий напрям робіт, який був започаткований у 1948 р. А.І. Державним та продовжений у 1967-1976 рр. А.Ф. Шуліндіним, це створення багаторічних гексаплоїдних озимих тритикале, імунних до комплексу грибних патогенів – бурої іржі, борошнистої роси, септоріозу.

Успіх у селекційній роботі з тритикале на стійкість проти хвороб великою мірою пов'язаний з виявленням стійких проти хвороб форм тритикале і формуванням на їхній основі робочих колекцій з донорів та джерел стійкості проти одного чи комплексу патогенів, які могли б слугувати вихідним матеріалом для подальшої успішної селекційної роботи з цією культурою.

Оскільки у створенні тритикале беруть участь пшениця та жито, котрі відіграють важливу роль у формуванні стійкості тритикале проти патогенів, підібрано робочі колекції пшениці та жита із стійкістю проти окремих патогенів та проти їхнього комплексу.

Під час робіт, пов'язаних з вивченням стійкості проти фузаріозу, були досліджені види *Fusarium*, котрі є найбільш шкодочинними в зоні Лісостепу України і якими найчастіше уражуються посіви тритикале в роки, сприятливі для розвитку цього патогену. Найпоширенішими були *Fusarium graminearum Sehnale*, *F. sambucinum Fucc*, *F. culmorum (W.C.Sm) Sacc*, значно рідше зустрічались *F.avenaceum (F₂) Sacc*, *F.nivale (F₂) Ces.*, *F.sporotrichiella Bilai var.poaе* та інші.

Вивчення ліній на стійкість проти церкоспорельозу показало, що жито і пшениця сильно уражаються цим патогеном. Поширення хвороби становило від 40 до 100%, у більшості зразків – 60–80%, розвиток хвороби – від 30 до 90%. Відносно стійких номерів у тритикале виявилось 8,3%, середньостійких – 7,7% (у пшениці озимій лише 0,9% зразків були відносно стійкими, 4,3% середньостійкими).

З усіх патогенів на озимому тритикале найбільшого розповсюдження набуває септоріоз листя. Лише 0,6% номерів були високостійкими, 35,9% – стійкими (серед ліній пшениці озимі високостійких зразків не виявлено, і лише 4,2% були стійкими).

3.3. Селекція на короткостебловість та стійкість до вилягання

Стійкість до вилягання – складна ознака, до якої входить багато інших ознак. Основні з них – висота рослин, міцність соломини, могутність кореневої системи, урожай зерна.

Підвищення стійкості тритикале до вилягання пов'язане з пошуком донорів короткостебловості серед зразків світової колекції жита, пшениці, тритикале та їх використанням у селекційному процесі, що дало змогу за останні 30 років майже вдвічі зменшити висоту рослин – від 160-190 до 90-115 см і значною мірою вирішити питання стійкості до вилягання.

Усе різноманіття короткостеблових сортів пшениці у світі пов'язане з двома генами карликовості, котрі взято від японського сорту Norin 10. Це джерело короткостебловості та похідні від нього сорти широко використано в селекційних програмах багатьох країн світу – Мексики, США, Канади, Росії. Від схрещувань тритикале з короткостебловими сортами пшениці було створено низькорослі мексиканські сорти тритикале. Особливо цінні форми тритикале озимого отримали під час схрещування озимих зимостійких форм з мексиканськими ярими, високофертильними амфідиплоїдами.

Останнім часом широко використовують під час синтезу низькорослих тритикале джерела з рецесивними генами короткостебловості та генами високої фертильності (Beagle, AD 7291, Sinnamon, Welsh та ін.), а також октоплоїдні форми, синтезовані на основі мутантів Безоста 1, Norin 10, Кавказ, Нададоріс.

Наразі в селекційній практиці відомо 4 типи короткостебловості, котрі передаються тритикале від сортів жита з тим чи іншим ступенем прояву ознаки:

1. Рецесивна короткостебловість з проміжним успадкуванням ознаки, котру мають сорти жита Kustro (ФРГ), Danae (ГДР), Otello (Швеція), Dominant (Голландія), Рапсегге (Польща).

2. Карликовість жита, що контролюється одним рецесивним геном плейотропної дії, котра характерна для жита Московське карликове і Ленінградське карликове.

3. Гіллястостебельна карликовість, яка контролюється одним рецесивним геном широкої плейотропної дії – Башкірське карликове.

4. Домінантна короткостебловість, що контролюється одним домінантним геном – EM-1, місцеве жито K-10028 або Болгарське низькостеблове (Болгарія), Малиш 72 та їхні похідні.

Ознака короткостебловості від EM-1 не поєднується з іншими небажаними ознаками. Довжина стебла при цьому у високорослої форми під впливом гена короткостебловості може зменшуватись до 60%. Короткостеблові рослини, отримані під дією домінантного гена карликовості, краще кушаться. Від високорослих форм їх вигідно

відрізняє те, що вони за рахунок компенсаційних процесів мають достовірно довший колос, підвищену кількість колосків та збільшену масу зерна з колосу й рослини.

Останніми роками інтенсивно ведуться пошуки нових донорів та джерел короткостебловості (сортів пшениці озимої, жита, тритикале) для подальшого підвищення стійкості тритикале озимого до вилягання, адже існуючі гени короткостебловості жита і пшениці вже майже вичерпали свої можливості.

Рослини тритикале у F_1 в основному мають проміжне успадкування висоти рослин між материнською та батьківською формами. При включенні в гібридизацію батьківських форм, що дуже різнилися за висотою, часто спостерігається відхилення у бік більш високорослого компонента.

Існує позитивна кореляція між висотою рослин та показниками продуктивності. Особливо тісно корелює висота з кількістю колосків у колосі та довжиною колосу ($r = 0,86$; $r = 0,99$). Маса зерна з колосу, маса 1000 зерен залежить від висоти рослин від середніх до високих значень коефіцієнтів кореляції. Створення високопродуктивних, стійких до вилягання форм тритикале озимого проходить різними шляхами:

- отримання первинних тритикале від схрещування короткостеблових сортів пшениці з житом. Тут можуть брати участь як безпосередньо джерела короткостебловості пшениці, так і похідні від них сорти, що несуть ці гени. Висота рослин у первинних тритикале залежить від вираженості цієї ознаки у материнської форми пшениці;

- при створенні первинних тритикале від схрещування пшениці з низкорослими формами жита, котрі несуть ген короткостебловості. В цьому разі можна використовувати сортозразки пшениці з високою висотою рослин, котрі несуть низку цінних господарських ознак (Миронівська 808, Іллічівка, Миронівська 25, Миронівська ювілейна, Ростовчанка, Білоцерківська 196 тощо);

- при включенні в селекційні програми первинних, короткостеблових тритикале;

- за гібридизації тритикале з короткостебловими сортами пшениці;

- за використання мутагенезу для зменшення висоти рослин та добору короткостеблових форм;

- при внутрішньовидовій гібридизації гексаплоїдних форм та за використання різнохромосомних схрещувань ($2n=56 \times 2n=42$) за участю низкорослих форм. Первинні тритикале мають низку недоліків і потребують подальшого селекційного поліпшення з використанням у схрещуваннях сортів та ліній гексаплоїдних тритикале.

У результаті створено та вивчено гексаплоїдні короткостеблові, високопродуктивні лінії тритикале з комплексом господарсько цінних ознак, котрі започаткували серію низкорослих, стійких до вилягання сортів, які рекомендовано до впровадження в усіх зонах Украї-

ни – АДМ 4, АДМ 5, АДМ 8, АДМ 11, Пурпурний, а також Росії та Білорусі – АДМ 6, АДМ 7.

Селекція на високий уміст білка і технологічні якості зерна тритикале. У селекції на поліпшення якості зерна тритикале слід розглядати два напрями:

- селекція на якість та високий уміст білка, лізину й інших амінокислот, створення високоякісних фуражних сортів тритикале;
- селекція на поліпшення технологічних якостей, котрі поки що не досягають рівня кращих сортів пшениці, створення хлібних сортів тритикале.

Ще один важливий напрям – це селекція на зниження вмісту білка в зерні тритикале, створення низькобілкових сортів для пивоварної промисловості.

Зерно тритикале має низку біохімічних особливостей, які відрізняють його від своїх батьків – пшениці та жита. Це високий уміст білка та підвищена активність ферментів.

Високий уміст білка у тритикале пов'язаний з наявністю геному жита, особливо 6 R хромосоми, і визначається великою кількістю азотистих речовин, що накопичуються в рослині. В основі високої білковості генотипів тритикале лежить генетичне підґрунтя, тобто здатність генотипу синтезувати більше білка за одночасного формування високого врожаю з одиниці площі.

Не зважаючи на різні припущення про причини високої білковості зерна тритикале, до цих пір фізіолого-біохімічна природа високого вмісту білка в зерні тритикале залишається недостатньо вивченою. Тут значну роль відіграють складні розщеплення та мутаційний процес, за яким відбуваються порушення в ході мейозу, що викликає появу таких біотипів, які стійко зберігають нові властивості. Як правило, первинні, селекційно недосконалі форми з шуплим зерном мають вищий відсоток білка, ніж відпрацьовані лінії пізніх поколінь чи вторинні тритикале з добре виповненим зерном. А відтак при рості врожаю та поліпшенні виповненості зерна в процесі селекції рівень білка теоретично може знижуватись. Найбільш цінними з усього різноманіття тритикальних форм є гексаплоїдні та октоплоїдні тритикале. Згідно з дослідженнями А.Ф. Шуліндіна у октоплоїдних тритикале вміст білка на 0,9% вищий, ніж у гексаплоїдних. За даними інших дослідників, особливих відмінностей між октоплоїдними та гексаплоїдними тритикале щодо вмісту білка в зерні не виявлено. В цілому обидві групи амфідиплоїдів значно перевищують за білком пшеницю м'яку.

Тритикале (як гексаплоїди, так і октоплоїди) мають значні переваги над пшеницею за вмістом незамінних амінокислот: лізину – 3,2% (у пшениці – 2,56%), треоніну – 3,77% (у пшениці – 2,41%). Уміст тирозину, гліцину, аргініну, фенілаланіну, валіну та інших близький до білка курячого яйця. За вмістом білка в зерні тритикале

18,4%, на кожні 10 г його білка припадає 3,75 г лізину. На синтез та накопичення білка в зерні тритикале суттєво впливає генетична природа вихідних сортів пшениці та жита.

Генотип тритикале по-різному поєднує вміст білка з урожайністю – від низьких до високих рівнів. Це відкриває нові перспективи в селекції тритикале, які дозволяють вести добір одночасно на якість і рівень врожаю.

Більшість сучасних реєстрованих сортів тритикале мають підвищений вміст водо- і солерозчинних білків (альбуміни + глобуліни), а в окремих випадках їхній вміст знаходиться практично на рівні жита озимого – 47,1 %. Як правило, це сорти з невисокими технологічними властивостями. Доброї якості хліба з таких тритикале можна досягти тільки за використання житньої технології випікання.

Ефективним методом створення вихідного матеріалу для селекції на якість є гібридизація тритикале з пшеницею м'якою.

Останнім часом одержано R/D заміщені форми, у яких одна чи декілька пар житніх хромосом заміщені на пшеничні, що зумовлюють синтез високомолекулярних білків, котрі значною мірою визначають хлібопекарські властивості. Велику перспективу у створенні сортів з високими технологічними характеристиками, становить використання високоякісних форм тритикале з подвійними транслокаціями в короткому та довгому плечі 1R хромосоми, за широкого залучення їх у селекційні програми.

Наразі відмічено низку позитивних зрушень у створенні форм тритикале з поліпшеними технологічними характеристиками (табл. 1).

Таблиця 1 – Деякі характеристики технологічних якостей зерна сортів тритикале озимого миронівської селекції (попередник – горох)

Сорт, лінія	Показники технологічних якостей зерна						
	маса 1000 зерен, г	натура зерна, г	склоподібність, %	показник седиментації, мл	клейкови-на, ВДК, група якості	сила борошна, о.а.	об'ємний вихід хліба, см ³
АДМ 4	52,1	735	93	31,0	84 II	35	500
АДМ 5	51,9	728	93	35,0	77 I	48	490
АДМ 6	49,0	739	89	33,0	71 I	45	520
АДМ 7	52,5	724	88	31,0	80 II	45	530
АДМ 8	52,5	748	94	35,0	67 I	54	510
АДМ 11	53,1	722	95	33,0	73 I	43	550
Пурпурний	52,4	720	87	29,0	67 I	27	490
Ізомер	53,2	729	95	32,0	71 I	76	490
Калібр	54,2	726	89	28,0	65 I	28	510

Селекція на стійкість до проростання зерна на пні та подовження післязбирального періоду спокою. Культура тритикале, незалежно від рівня плідності, схильна до проростання зерна на пні, особливо в роки з теплою дощовою погодою в період дозрівання зерна. Спостерігається так зване приховане проростання, котре зумовлене підвищеною активністю ферменту альфа-амілази. В умовах, коли активність ферменту висока, проходить значне "стікання" зерна, ураження його фузаріозом та проростання. Таке зерно має пониженої схожість та виповненість. Польове оцінювання тритикале дає змогу провести бракування селекційного матеріалу з такими вадами тільки у провокаційні роки і не розкриває прихованого проростання. Селекцію за цим показником слід проводити використовуючи оцінювання за показником "число падіння" та проростання на провокаційному фоні.

Існує також різниця між сортами та лініями у тривалості періоду післязбирального спокою. У ряді випадків спостерігається невідповідність тривалості періоду спокою зародка та амілазного спокою, тобто слабкого впливу ферменту на крохмаль.

Вважають, що в період фізіологічного спокою насіння, зниження життєдіяльності зародка свіжозібраного насіння зумовлене високим умістом абсцизової та індолілоцтової кислот, а також недостатньою кількістю гормонів росту – гіберелінів та цитокінінів.

Основний фактор, що керує механізмом фізіологічного спокою є температура, котра регулює рівень ферментативної активності. Важливу роль у регулюванні процесу проростання зерна відіграє активність ферменту α -амілази та стійкість крохмалю до його дії. Характер спокою визначається як генетичними факторами, так і умовами навколишнього середовища.

Тривалість періоду післязбирального спокою має значення для насінництва: за дуже довгого періоду спокою насіння не встигає завершити післязбиральне дозрівання і мати нормальну схожість при сівбі, що призводить до зрідженості сходів і втрат врожаю, а за дуже короткого – насіння проростає «на пні».

Тритикале за характером післязбирального дозрівання та проростання зерна «на пні» займає проміжне положення між житом і пшеницею. Найоб'єктивніше про стан спокою насіння можна судити з їхньої енергії проростання: чим більша різниця між енергією проростання (на 3-й день) та схожістю (на 7-й день), тим більш глибокий спокій. Різниця цих показників, у пшениці до 5,2% тритикале – 3,8%, жита – до 1,6%, свідчить про повне завершення післязбирального дозрівання, що може бути використано при визначенні строків завершення цього процесу. Якщо різниця між схожістю та енергією проростання досягає наведених вище значень, то дозрівання закінчилось. Це можна використовувати для оцінювання ступеня проростання зерна на пні у різних номерів тритикале.

Тритикале має високу активність амілолітичних ферментів як у фазу воскової, так і повної стиглості. Порівнюючи дію α -амілази у батьківських компонентів тритикале (пшениці й жита) та самих амфідиплоїдів, слід відмітити, що тритикале має проміжний тип активності α -амілази між пшеницею та житом (табл. 2).

Таблиця 2 – Порівняльна характеристика числа падіння та дії α -амілази у пшениці, жита, тритикале

Дія α -амілази	Число падіння, с		
	пшениця	тритикале	жито
Висока	< 150	< 100	< 80
Середня	150-300	100-250	80-200
Низька	> 300	> 250	> 200

Високоякісне, непроросле зерно повинне мати максимальну в'язкість за амілографом, а число падіння при визначенні на приладі Хатберга-Пертена має бути високим: для жита – не менше 150-200 с, тритикале – 200-250 с, пшениці – 250-300 с, що визначається низькою активністю α -амілази. Величина числа падіння (4п) нижче 80 с для жита, 100 с – тритикале і 150 с для пшениці свідчить про різке підвищення α -амілазної активності зерна та незадовільні його хлібопекарські властивості через сильне проростання зерна «на пні». Тому під час оцінювання зразків тритикале до проростання зерна на пні відбираються стійкі до проростання номери з високими показниками ЧП – 200 с і вище, котрі мають практичне значення. Середньостійкими вважаються ті, що мають середні значення числа падіння – 130-170 с і слабостійкими – з низькими значеннями ЧП – 60-100 с. Методика визначення числа падіння більш об'єктивна, ніж аналіз числа пророслих зерен, оскільки за останнього не враховуються розміри "прихованого проростання". Взаємозв'язок між кількістю пророслих зерен та ЧП ($r = 0,90$) високий, що свідчить про надійність показника ЧП у визначенні проростання зерна на пні.

Серед колекційних зразків з високими показниками ЧП та низькою здатністю до проростання зерна на пні виділяються угорські короткостеблові форми тритикале, отримані за участю пшениці Том Пус. Ген короткостебловості Rht-3 вирізняється низькою чутливістю до дії гіберелової кислоти, також знижує активність амілази в зерні на 80% і не впливає негативно на елементи продуктивності.

Покращення тритикале за цим показником може дати повторний добір серед раніше створених сортів, які виділились за стійкістю до проростання. Ефективність повторних доборів у тритикале за господарсько цінними ознаками підтверджено рядом дослідників.

Селекція на зниження алкілрезорцинолів. Речовини фенольної групи – 5-алкілрезорциноли знаходяться у зерні майже всіх культур.

Наявність їх у великих кількостях вкрай небажана. Серед зернових культур їх найбільше в зерні жита, де кількість 5-алкілрезорцинолів коливається в широких межах – від 132 до 717 мг/кг. Встановлено ряд сортів, які можна використати в селекції на низький уміст у зерні алкілрезорцинолів, котрі мають їх менше 300 мг/кг. Це сорти жита – Kisvardai (Угорщина), Санчасте (колишній СРСР). Особливо цінним є місцеве болгарське жито K-10028, яке поряд із низьким умістом 5-алкілрезорцинолів, характеризується домінантною короткостебловістю і широко використовується у схрещуваннях при синтезі амфідиплоїдів як батьківський компонент.

Нині у селекційних установах поширено визначення вмісту алкілрезорцинолів методом Виеринги або Мусехольда, суть котрого зводиться до отримання забарвленого продукту, що являє собою результат взаємодії алкілрезорцинолів зі специфічним хімічним реагентом з наступним вимірюванням інтенсивності цього забарвлення. У тритикале кількість алкілрезорцинолів за вмістом ближче до пшениці, ніж жита. Зменшення алкілрезорцинолів успішно вирішується в процесі селекції тритикале, при цьому в гібридизацію включаються сорти жита з низьким умістом алкілрезорцинолів.

Як свідчать результати досліджень з визначення кореляції між наявністю антипоживних речовин та білка в зерні ряду ліній тритикале, лінії з низьким умістом алкілрезорцинолів мають і низький уміст білка (10,7-11,6%), а лінії з підвищеним вмістом 5-алкілрезорцинолів мають тенденцію до підвищеного вмісту білка (12,5-16,7%). Проте існує розрив між цими кореляційними залежностями, в результаті чого виділяються лінії, що поєднують високий уміст білка з низьким умістом 5-алкілрезорцинолів. Такі лінії для селекції тритикале мають особливу цінність і на їх створення спрямована селекційна робота.

Цікавим є і те, що існує зворотна залежність між вмістом 5-алкілрезорцинолів та масою 1000 зерен. Тому селекція на крупність та виповненість зерна – це одночасна селекція на зниження алкілрезорцинолів.

3.4. Методи селекції

Вихідний матеріал тритикале створювався переважно методами внутрішньовидової та віддаленої гібридизації в поєднанні з нетрадиційними методами і технологіями. Віддалена міжродова (пшениці з житом) та міжвидова гібридизація вирішує низку важливих завдань – отримання форм з підвищеною морозостійкістю, продуктивністю, адаптивністю тощо, котрих не існує в межах одного роду чи виду. Проте віддалена гібридизація (особливо міжродова) пов'язана з багатьма труднощами, головними серед яких є погана схрещуваність,

дуже низька зав'язуваність гібридних зернівок (зав'язуються одиничні зернівки), повністю безплідне або високостерильне потомство в перших поколіннях. Утворені зерна слугують цінним вихідним матеріалом для подальшої селекційної роботи. Тому особливу актуальність набуває пошук способів і прийомів підвищення ефективності селекційної роботи та подолання генетичної несумісності пшениці й жита, стерильності пшенично-житніх гібридів шляхом досягнення амфідиплоїдного рівня та прискорення процесів генетичної стабілізації нових форм, оскільки формотворчий процес проходить довше і складніше, ніж за внутрішньовидовою гібридизацією.

Селекційну роботу з тритикале можна розділити на три основні етапи:

- Синтез пшенично-житніх гібридів першого покоління методом схрещування пшениці з житом.
- Отримання первинних тритикале за подвоєння числа хромосом у F_1 .
- Селекційне поліпшення первинних амфідиплоїдів, створення та добір вторинних рекомбінантних тритикале.

Синтез октоплоїдних ($2n=56$) і гексаплоїдних ($2n=42$) первинних тритикале (AABBDDRR) та схрещування їх з пшеницею м'якою ($2n=42$) AABBDD. Схрещуванням пшениці м'якої з житом створено октоплоїдні амфідиплоїди, котрі об'єднують генетичну інформацію обох родів і можуть бути посередниками для передачі ознак та властивостей жита в геном пшениці при схрещуванні їх з пшеницею. Пшениця може використовуватись як материнська, так і батьківська форма. Використання пшениці як материнської форми зумовлює зав'язування більшої кількості зерен (проте вони менш життєздатні), як батьківської (тритикале \times пшеницю) – життєздатність їхня вища, проте характерний низький відсоток запліднення і формування невеликої кількості зерен. Починаючи з F_2 , у гібридних популяціях спостерігається широкий формотворчий процес, котрий дає змогу виділити як форми пшениці, так і тритикале з підвищеною морозостійкістю, стійкістю проти хвороб та іншими господарсько цінними ознаками і властивостями.

Для отримання гексаплоїдних форм тритикале ($2n=42$ AABBRR) використовують метод східчастої гібридизації, заснований на запиленні стерильних пшенично-житніх амфігаплоїдів F_1 гексаплоїдними тритикале:

[(м'яка пшениця $2n=42$, AABBDD) \times (диплоїдне жито $2n=14$, RR) \times (гексаплоїдні тритикале $2n=42$, AABBRR)] (T.aestivum \times S.cereale) \times Tritikale).

З метою підвищення ефективності створення тритикале на основі східчастої гібридизації запропоновано два методи:

- метод колхіцинування рослин пшенично-житніх гібридів F_1 через стебла на початку мікро- і макроспорогенезу (VI етап органогенезу);

➤ метод опромінення пшенично-житніх гібридних зерен F_1 γ -променями (^{137}Cs , ^5Kp).

Обидва методи дають змогу збільшити вихід нових форм тритикале в 2-3 рази на основі індукції нередукованих гамет у пшенично-житніх гібридів F_1 .

Гібридизація октоплоїдних і гексаплоїдних тритикале з пшеницею м'якою має високу результативність. За таких схрещувань було отримано різні нові форми пшениці озимої, що суттєво перевищують формотворчий процес при звичайній міжсортівій гібридизації. Багато нових утворених пшеничних форм зазнають вплив житнього геному: зернівки у них відчутно подовжені та крупніші, ніж у звичайних сортів пшениці м'якої, мають інтенсивніший темно-червоний колір, соломина часто потовщена, стійка до вилягання, може мати частково антоціановий, як у жита, відтінок, колос у таких форм пшениці значно довший, має більшу кількість колосків. Рослини часто високоімунні до грибкових хвороб, їхнє зерно має більше білка та лізину. Рослини характеризуються підвищеною морозо-, зимо-, посухостійкістю.

Відомо, що за використання пшениці як материнської форми відбуваються порушення в процесі ембріонального розвитку зернівок, унаслідок чого утворюється багато зернівок, проте вони щуплі, недорозвинені, з поганою схожістю. Коли тритикале взято за материнську форму, відсоток зав'язування нижчий, однак зерна мають високу схожість (51,6-76,4%). За вільно обмеженого запилення (під ізоляторами) відсоток зав'язування нижчий (4,6-9,2%), ніж за вільного вітрозапилення кастрованих колосків тритикале (19,4-26,3%).

Створення гексаплоїдних форм тритикале з використанням схрещувань тритикале різного рівня плоїдності. Гібридизація октоплоїдних тритикале з гексаплоїдними є одним з ефективних методів підвищення зернової продуктивності тритикале на гексаплоїдному рівні. Вихідні форми відносно легко схрещуються. Гібриди першого покоління мають 49 хромосом геномного складу AABBRRD. Потім після елімінації хромосом геному D в гібридних популяціях F_2 з'являються рослини з 42 хромосомами з різними цінними ознаками та властивостями. Запилення гібридів F_1 пилком гексаплоїдних тритикале дає змогу швидше стабілізувати потомство в межах виду гексаплоїдних тритикале. Порівняння результатів утворення гібридних зерен після опилення гібридів F_1 пилком гексаплоїдних та октоплоїдних тритикале показало, що зернівки краще формуються при запиленні гексаплоїдом (за кількістю, виповненістю, життєздатністю). Уже в F_2 формуються рослини з високою озерненістю та цінними різноманітними господарськими ознаками, що дає можливість проведено індивідуальних доборів і має значення для практичної селекції. За схрещування різнохромосомних тритикале ($2n=56 \times 2n=42$) відмічено підвищене зав'язування зерен у комбінаціях, де за материнську форму взято октоплоїдний зразок ($2n=56$).

Синтез секалотритикум за гібридизації жита озимого з пшеницею м'якою і тритикале. Як вже зазначалося, під час гібридизації жита озимого з пшеницею м'якою селекціонери прагнуть передати від жита такі властивості як морозостійкість, стійкість до хвороб, здатність зростати на бідних ґрунтах. Такі схрещування дають змогу створити форми, що мають пшенично-житні транслокації чи заміщення і вирізняються підвищеною стійкістю до біотичних і абіотичних факторів. Створення житньо-пшеничних амфідиплоїдів на цитоплазмі жита (секалотритикум) має особливе значення для селекції тритикале, адже з плазмогенами жита може бути пов'язана екологічна адаптивність. Пряме схрещування жита з пшеницею у МПП виявилось безрезультатним внаслідок односторонньої несумісності вихідних родів. Практично цікаві форми секалотритикум були створені в ряді наукових селекційних центрах схрещуванням тетраплоїдних форм жита з гексаплоїдними тритикале. Наявність геному жита у батьківському компоненті тритикале знижує прогамну несумісність, пов'язану з інгібуванням росту пилкових трубок пшениці в приймочках жита.

Схрещування гексаплоїдних тритикале з житом. У МПП проводились схрещування гексаплоїдних тритикале ($2n=42$, AABBRR) з житом ($2n=14$, RR), з можливим подальшим бекросом гексаплоїдними тритикале. В схемах отримували гібриди F_1 в результаті схрещувань між тритикале та житом. Зав'язування зерен при цьому коливалось від десятих часток відсотка до 7-12%. Зав'язування зерен у гібридів F_1 за схрещування тритикале \times жито вище, ніж у звичайних пшенично-житних гібридів F_1 . В основному використовуються в схрещуваннях гексаплоїдні форми тритикале, котрі схрещуються з житом. Інколи застосовували реципрокні схрещування, де за материнську форму взято диплоїдне жито, а за батьківську – гексаплоїдне тритикале.

Гібриди між тритикале та житом, як правило, вирізняються могутнім вегетативним розвитком – більш високорослі, добре облистяні, мають довге та широке колосся, що поєднує в собі багатоколосковість (до 40-45 колосків) та багатоквітковість (до 4-5 квіток у колоску). Колосся часто налічують понад 200 квіток, характеризуються пониклим типом колосу, як у жита.

У подальшому (тритикале \times жито) в гібридних популяціях F_2 - F_3 з'являються різноманітні морфотипи – від вторинних гексаплоїдних тритикале до пшениці м'якої та жита, оскільки материнською формою слугувало тритикале з пшеничною цитоплазмою.

Диплоїдний геном жита у тетраплоїдних (ABRR) та пентаплоїдних (ABDRR) гібридів F_1 стабілізує ці гібриди порівняно з амфігаплоїдами F_1 (ABR і ABDR), проте вони ще далекі за рівнем стабільності від справжніх амфідиплоїдних форм AABBRR або AABBDDRR. Тетраплоїдні гібриди F_1 (ABRR) вважаються якісно зрівноваженими формами пшенично-житних гібридів, у котрих спостерігається баланс між генами пшениці та жита: 14 хромосом пшениці (AB) та 14 хро-

мосом жита (RR). Вони більш збалансовані, ніж гексаплоїдні й октоплоїдні тритикале, де пшеничний компонент переважає житній. Однак більшість сортів тритикале має гексаплоїдний рівень плідності.

Отримання тетраплоїдних форм тритикале. Цей напрям започаткував створення комерційних сортів. У деяких комбінаціях за участю *T.monococcum* та диплоїдного жита зав'язувалася невелика кількість (10-15%) дуже дрібних, нежиттєздатних зерен. Окремі рослини з 28 хромосомами утворювались також за гібридизації гексаплоїдних з октоплоїдними тритикале у схрещуваннях А.І. Шуліндіна (1983), проте майже всі вони були високостерильними та нежиттєздатними. Окремі самофертильні та більш-менш озернені рослини в F_1 , отримані за гібридизації гексаплоїдних тритикале з диплоїдним житом, як правило, були з 28 хромосомами. Під час ізоляції у них зав'язувалось по 2-3 зернин, за вільного запилення – до 6-8 зернин у колосі. Тетраплоїдні рослини вищеплюються не лише під час схрещування гексаплоїдних тритикале з диплоїдним житом, а й октоплоїдних тритикале з диплоїдним та тетраплоїдним житом. За подальшого розмноження таких 28-хромосомних форм тритикале, збільшити продуктивність не вдається внаслідок череззерниці, низької озерненості колосу та маси 1000 зерен. Їхня продуктивність, як правило, набагато нижча гексаплоїдних форм і практичного значення тетраплоїдні форми (на сьогодні) не мають. Проте в майбутньому великого значення та ваги може набути створення нових тертаплоїдних форм.

Оскільки між геномом D та R існує негативний взаємозв'язок, більшість селекціонерів надають перевагу гексаплоїдним (AABBRR), а не октоплоїдним (AABBDDRR) формам амфідиплоїдів, котрі не мають в ядрі компонента D. Комбінаційна цінність геному D пшениці м'якої, донором якого прийнято вважати *Aegilops squarrosa*, проблематична. Генوم жита краще взаємодіє з геномом A пшениці однозернянки, аніж з геномами B та D аегілопсів.

Вважають, що у селекції гексаплоїдних тритикале надійного позитивного ефекту не буде досягнуто до тих пір, доки не буде усунуто ефект негативної взаємодії житнього компонента R з іншим геномом B від аегілопса (*Aegilops speltoides*). У зв'язку з цим досить перспективним на майбутнє є створення нових тетраплоїдних пшенично-житніх амфідиплоїдів AARR. Такі тетраплоїдні тритикале будуть мати переваги над нині існуючими гексаплоїдами та октоплоїдами. По-перше, у складі їхнього геному усуваються причини негативної геномної взаємодії між елементарними геномами. По-друге, виключення геному B та D суттєво підвищує комбінаційну цінність двокомпонентних геномів тетраплоїдних тритикале. По-третє, тетраплоїдний рівень для тритикале, як і для пшениці, може бути більш оптимальним, ніж октоплоїдний, чи навіть, гексаплоїдний. Їхній синтез можливий за схрещування диплоїдних видів – пшениці однозернянки та жита з подальшим подвоєнням у отриманого гібрида F_1 амфігапло-

їдного хромосомного набору й отримання тетраплоїдних амфідиплоїдних форм AARR.

Схрещування октоплоїдних тритикале з житом. Октоплоїдні тритикале з житом схрещуються важче, ніж гексаплоїдні. Гени схрещуваності Kr_1 і Kr_2 привнесені в тритикале від пшениці м'якої в домінуючому стані перешкоджають утворенню гібридних зернівок. У колосі октоплоїдних тритикале, запилених диплоїдним житом, зав'язувалось у середньому 13% гібридних зерен, у гексаплоїдних – 27% з низькою життєздатністю. З більш високим відсотком зав'язування гібридних зерен та вищою їхньою життєздатністю (до 75%) було отримано гібриди в комбінаціях октоплоїдних тритикале з тетраплоїдним житом.

Геном жита RR в полігеномі тритикале, інгібований деякою мірою за проявом його морозо-, зимостійкості, й генотипи первинних тритикале суттєво поступаються сортам жита за цими показниками. У зв'язку з цим все більше уваги приділяється гібридизації тритикале з житом, як методу підвищення зимо-, морозостійкості та отримання рекомбінантних форм.

Гібридизація тритикале озимих з ярими. Зміна типу розвитку рослин шляхом трансформації тритикале ярих в озимі. У ряді науково-дослідних установ (Миронівський інститут пшениці імені В.М. Ремесла НААНУ, Інститут рослинництва імені В.Я. Юр'єва НААНУ) в селекції тритикале широко використовують схрещування ярих форм з озимими. Часто із нащадків гібридних комбінацій озимі × ярі тритикале виділяються високопродуктивні, короткостеблові озимі форми з господарсько цінними ознаками.

У більшості комбінацій гібриди F_1 від осіннього висіву переважають озимі батьківські форми, що виділяються за комплексом господарсько цінних ознак – довжиною колосу, масою зерен в колосі, продуктивністю. В популяціях F_2 за осіннього висіву випадають в зимовий період неморозостійкі біотипи. Гібриди за осінньої сівби характеризувались широким формоутворенням, спостерігається висока частота та ступінь трансгресій щодо продуктивності, кущистості, маси зерна з рослин та маси 1000 зерен.

Створення селекційного матеріалу шляхом зміни типу розвитку, трансформації ярих форм тритикале в озимі в окремих випадках може доповнити методи гібридизації та добору. Метод трансформації був запропонований академідом В.М. Ремесло для переробки ярих форм пшениці в озимі.

Ярі форми висіваються перший рік восени у пізні строки, а в наступний рік в оптимальні строки сівби, за яких відбувається формування озимості. Для прискорення цього процесу використовується метод попередньої яровизації ярих форм (витримання наклонутого насіння чи рослин у фазі 2 листків за температури 0-2 °C 60 днів). Яровизоване насіння висівається пізно восени під зиму. Найвищий

відсоток живих рослин після перезимівлі був при яровизації рослин, нижчий – за яровизації насіння.

При формуванні високої зимостійкості велике значення має оптимальний строк сівби під зиму другого року (другого покоління), коли перезимовує найбільша кількість рослин.

Таким чином, створений вихідний матеріал тритикале озимих та багаторазові індивідуальні добори дали змогу отримати та виділити константні ланії з комплексом господарсько цінних ознак, що започаткували нові сорти озимих гексаплоїдних тритикаде АДМ 5, АДМ 6.

Внутрішньовидова гібридизація гексаплоїдних тритикале різного еколого-географічного походження з адаптованими місцевими формами. Для створення нового вихідного матеріалу за селекції гексаплоїдних тритикале широко використовується метод внутрішньовидової (міжсортової, міжлінійної, сортолінійної) гібридизації з наступним добором бажаних генотипів у розщеплених гібридних популяціях. Цей метод часто використовується в селекційних програмах щодо поліпшення певних ознак і властивостей та усунення недоліків у тритикале. Особливо результативними такі схрещування є щодо поліпшення кольору, виповненості, крупності зерна, усунення деформації ендосперму, збільшення озерненості, крупності та маси зерна з колосу. Успіх внутрішньовидової гібридизації залежить від характеру передачі гібридним нащадкам ознак батьківських компонентів. У F_2 та наступних поколіннях з'являються трансгресивні форми, ознаки котрих виходять за межі їхнього максимального прояву в обох батьківських форм, які мають особливе значення при створенні нових високопродуктивних, високозимостійких форм озимих гексаплоїдних тритикале. За ознаками продуктивності колосу в F_2 спостерігається позитивна трансгресивна мінливість (як за частотою, так і ступенем) за числом зерен у колосі. Для отримання селекційно цінних трансгресивних рекомбінацій у тритикале необхідно підбирати компоненти для схрещувань різного еколого-географічного походження з високою вираженістю господарсько цінних ознак та місцеві адаптовані форми.

«Біологічний метод» створення гексаплоїдних тритикале. Достатньо результативним методом створення вихідного матеріалу гексаплоїдних тритикале, що дає можливість включити в нові форми пшеницю, жито, тритикале є «біологічний метод», запропонований професором А.Ф. Шуліндіним. Метод ґрунтується на запиленні гібридів F_1 різноманітними гексаплоїдними тритикале і дає змогу перевести стерильні (чи низькофертильні) гібриди першого покоління на фертильну основу, подвоївши набір хромосом.

Процес створення вихідного матеріалу достатньо складний, він включає два цикли віддалених схрещувань: пшениця × жито; F_1 (пшениця × жито) × тритикале ($2n=42$).

Цікавим напрямом у створенні вторинних гексаплоїдних тритикале є синтез тривидових амфідиплоїдів за гібридизації пшениці м'якої з диплоїдним житом та наступним запиленням пшенично-житніх гібридів першого покоління гексаплоїдними тритикале, одержаними за участю твердої пшениці.

Схема одержання тривидових тритикале наводиться за А.Ф. Шулиндіним.

Пшениця м'яка ААВВDD ($2n=42$) × жито культурне RR ($2n=14$);

F₁ пшенично-житні гібриди АВDR ($2n=28$) × тритикале АА₁ВВ₁RR;

F₂ тритикале АА₁ВВ₁RR ($2n=42$) та інші гібридні рослини;

F₃ 1) тритикале не розщеплюється на вихідні види, але вони мають інші ознаки та властивості; 2) відбувається широке формоутворення з вищепленням пшениць, тритикале, жита.

Подолання проембріональних та постембріональних бар'єрів несумісності за схрещування пшениці з житом. Несхрещуваність, проембріональні бар'єри несумісності при схрещуванні пшениці з житом долаються шляхом підбору батьківських компонентів, виявленням генотипів з високою схрещуваністю, а також шляхом використання ефектів *kr*-генів, які впливають на ріст пилкових трубок. Використання *pH*-генів 5В-хромосоми дозволяє збільшити рівень рекомбіногенезу в мейозі.

Технології вирощування ізольованих незрілих зародків на штучних живильних середовищах запобігають загибелі нежиттєздатних гібридних зародків на постембріональних етапах розвитку. Використання культури незрілих зародків і культури молодих суцвіть дає змогу різко збільшити кількість рослин у ранніх репродуктивних поколіннях.

Долаючи стерильність пшенично-житніх гібридів, їх запилюють вторинними тритикале, а деякі з них клонують через калюсну культуру незрілих молодих суцвіть. Результати культивування *in vitro* незрілих суцвіть пшенично-житніх гібридів F₁ показали, що високостерильні гібриди розмножуються шляхом калюсогенезу і наступного морфогенезу. Культивування молодих суцвіть міжвидових та міжродових гібридів забезпечує високий вихід рослин (до 230-260%) стосовно первинного експланту.

Особливу актуальність набуває пошук прийомів і способів подолання генетичної несумісності та стерильності гібридних нащадків шляхом досягнення амфідиплоїдного рівня. В дослідженнях показано, що можливе поєднання в одному технологічному процесі збереження віддалених гібридів у культурі *in vitro*, їхнього клонального розмноження, а також регулювання рівня плоідності за допомогою додавання в середовище колхіцину.

Методи біотехнології ні в якому разі не замінюють існуючі технології створення нових сортів, а лише доповнюють та роблять їх більш ефективними. Культивування пиляків F₁, F₂ гібридних розщеплюваль-

них популяцій та коліцинування забезпечує швидке досягнення ди-гаплоїдного рівня та стабілізацію новостворених форм. Разом з тим, ефективність цього методу ще не досить висока. Індукція ембріогенних пиляків у тритикале коливається за роками, залежить від генотипів батьківських форм і становить 2-35%. Регенерація зелених рослин не перевищує 0,5% висаджених пиляків.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які переваги і недоліки має тритикале порівняно з іншими зерновими культурами?
2. Якими систематичними, морфологічними ознаками відрізняється тритикале від пшениці та жита.
3. Яким чином створено 42-хромосомний тритикале?
4. Назвіть шляхи господарського використання зерна тритикале.
5. Які Ви знаєте типи схрещувань при синтезі та створенні вихідного матеріалу тритикале.
6. Яким чином подолати проембріональні та постембріональні бар'єри несумісності при схрещуванні пшениці та жита.
7. Назвіть методи селекції на продуктивність.
8. Що Вам відомо про методи селекції тритикале на тривалість вегетаційного періоду.
9. Як здійснюється селекція тритикале озимого на високу зимоморозостійкість.
10. Які Ви знаєте методи селекції тритикале на стійкість проти основних грибних захворювань.
11. Назвіть методи селекції тритикале на короткостебловість та стійкість до вилягання.
12. Назвіть методи селекції на високий вміст білка та технологічні якості зерна тритикале.
13. Як ведеться селекція тритикале на стійкість до проростання зерна «на пні» та подовження післязбирального періоду спокою.

Література

1. Шулындин А.Ф. Тритикале: О выведении зерновых и кормовых пшенично-ржаных амфидиплоидов различной геномной структуры / А.Ф.Шулындин // Вест. с.-х. науки. – 1971. – №11. – С.60-71.
2. Шулындин А.Ф. 42-хромосомные амфидиплоиды твердой пшеницы с рожью / А.Ф.Шулындин, Л.Н.Наумова // Цитология и генетика. – 1966. – Вып.2. – С.57-63.
3. Шулындин А.Ф. Анатомические особенности пшенично-ржаных амфидиплоидов / А.Ф.Шулындин, Э.Д.Жила // Цитология и генетика. – 1969. – Т.3, №1. – С.59-62.

4. Шулындін А.Ф. Синтез тревидових пшенично-ржаних амфидиплоидов / А.Ф.Шулындін // Генетика. – 1970. – Т.4, №2. – С.140-146.
5. Гірко В.С. Тритикале озиме / В.С.Гірко, Н.А.Сабадін // Насінництво – Миронівський інститут пшениці ім. В.М. Ремесла УААН. Сорти, насіння, технології. – 2004. – №5. – С.21-23.
6. Сечняк Л.К. Тритикале / Л.К.Сечняк, Ю.Г.Сулима. – М.: Колос, 1984. – 316 с.
7. Каленська С.М. Адаптивні технології вирощування тритикале і жита / С.М.Каленська, І.В.Кононюк, О.А.Майстер // Землеробство. – 2000. – Вип.74. – С.86-90.
8. Кириченко В.В. Особливості нових сортів тритикале харківської селекції / В.В.Кириченко, Г.В.Щипак, І.А.Панченко, Л.М.Лук'яненко // Вісн. аграр. науки. – 2004. – №2. – С.15-18.
9. Гірко В.С., Сабадін Н.А. Тритикале озиме. Селекція, насінництво, технологія вирощування / В.С. Гірко, Н.А. Сабадін. За ред. В.Т. Колючого, В.А. Власенка, Г.Ю. Борсука. // Селекція, насінництво і технологія вирощування зернових колосових культур у Лісостепу України. – К.: Аграрна наука, 2007. – С. 523-669.
10. Чекалін М.М. Селекція і генетика окремих культур / М.М. Чекалін, В.М. Тищенко, М.Є. Баташова. – Полтава: ФОП Говоров С.В., 2008. – 368 с.

4. СЕЛЕКЦІЯ ЯЧМЕНЮ

Лінчевський А.А. – академік НААНУ

4.1. Походження, розповсюдження культури та історія селекції

Ячмінь – одна з найбільш давніх культур. У районах Близького Сходу (Ірак, Йорданія, Сирія) він був відомий близько 8 тис. років до н.е., у Туркменістані – з V-IV, а в Закавказзі – з II тисячоліття до н.е. У Європу ячмінь завезено з Малої Азії в IV-III тисячоліттях до н.е., а звідти приблизно в той же час – на південь Росії (Молдова, Україна). Більш давніми в культурі є дворядні ячмені, шестирядні з'явилися приблизно на 2 тис. років пізніше.

Ячмінь в Україні, як і інших країнах Європи, завжди був провідною зернофуражною культурою. Це пов'язано з тим, що зерно ячменю найбільш збалансоване за амінокислотним складом і наближається за кормовими якостями до стандартних концкормів. До того ж, вчені Західної Європі, США, Канади, Австралії дійшли висновку, що зерно ячменю містить надзвичайно цінні для здоров'я людини компоненти, які майже відсутні або містяться у незначній кількості в зерні й борошні пшениці та інших культур. Вони вважають, що ячмінь є унікальним продуктом харчування, який забезпечує захист людини від найнебезпечніших хвороб століття – серцево-судинних і раку внутрішніх органів. Тому хліб з пшеничного борошна може бути поліпшеним за показником дієтичної цінності за рахунок добавки до 30% борошна ячменю. І такий хліб вже випікається в зазначених вище країнах.

Останніми роками в Україні сіється щорічно більше 4-5 млн га ячменю ярого та 600-700 тис. га – озимого. У роки масового пересіву загиблої озимини площі під ярим ячменем значно зростають.

На південні регіони припадає 90% ячменю озимого – Одеську, Миколаївську, Херсонську області та Крим. Це зумовлено його недостатньою зимо- і морозостійкістю. На сьогодні сорти ячменю озимого досягли за морозостійкістю свого біологічного бар'єру, тому подальше його поліпшення йде, переважно, за іншими господарсько цінними ознаками, хоча ведуться інтенсивні пошуки шляхів подолання відмічених недоліків. Але, у зв'язку з глобальними змінами клімату і потеплінням ячмінь озимий починають сіяти в більш північніших регіонах. Під урожай 2009 року було посіяно 1,5 млн га.

Ячмінь ярий, навпаки, добре росте на всій території України і здатний давати високі сталі врожаї, якщо йому приділяти увагу як пшениці й вирощувати за рекомендованими наукою технологіями.

Вид культурного (посівного) ячменю *Hordeum sativum lessen* належить до родини тонконогових *Poaceae*. Крім нього, відомо близько 30 диких видів, серед яких зустрічаються однорічні й багаторічні, самозапильні та перехреснозапильні.

Ячмінь посівний поділяють на три підвиди: ячмінь дворядний – *H. distichum*, багаторядний *H. vulgare* і ячмінь проміжний – *H. intermedium*, які різняться між собою за кількістю фертильних колосків на уступі колосового стрижня. У дворядного він один, багаторядного – три, проміжного – від одного до трьох на різних уступах стрижня.

Вирощують тільки дворядний та багаторядний ячмені.

У культурного ячменю виділяють ряд еколого-географічних груп. Серед них найбільше значення мають північноросійська, степова, лісостепова, західноєвропейська, західно- і східносибірська.

Відсутність гомології між хромосомами культурного ячменю, диких видів та інших родів сімейства злаків призводить до значних труднощів проведення віддаленої гібридизації. Тому міжвидові і міжродові схрещування поки що не знайшли широкого застосування в селекційній практиці, як метод нових цінних генів. Хоча канадські і американські генетики розробили методи подолання несхрещуваності шляхом подвоєння кількості хромосом і засвоїли методи віддаленої гібридизації.

Ячмені, які культивуються у виробництві, представлені трьома біотипами: ярими, озимими та дворучками. В минулому перевага надавалася дворядним сортам ячменю, які мали переваги щодо продуктивності та якості зерна. Але, починаючи з другої половини ХХ ст., селекціонери перестали приділяти увагу шестирядним ячменям, потенціал яких не був реалізований в умовах екстенсивних і навіть напівінтенсивних технологій. Із впровадженням в Україні інтенсивних технологій створились умови для залучення у виробництво сортів інтенсивного типу шестирядних форм. Проте, селекціонери зіткнулись з низкою недоліків, що мали шестирядні ячмені. Довелося розробити спеціальну програму.

Характерною особливістю виробництва зерна ячменю в Україні завжди була нестабільність урожаїв і валових зборів зерна через несталість умов вирощування. Їх щорічне варіювання досягало 193 %. Тому в центрі уваги селекційних програм з селекції та насінництва ячменю завжди переважали напрями, спрямовані на зростання й стабілізацію врожаїв.

Найбільші успіхи в цьому завжди мав Селекційно-генетичний інститут НААНУ, оскільки за часів колишнього Радянського Союзу він був Координаційним центром з розробки теоретичних основ селекції ячменю не тільки в СРСР, але й країнах-членах РЕВ. Розвиток селекції ячменю в інституті тісно пов'язаний з іменами видатних дослідників Сапегіна А.О., Гаркавого П.Х. Тут ще у 1916 р., на колишньому Одеському дослідному полі, А.О.Сапегін і Д.І.Баранський розпочали селекцію ячменю ярого шляхом добору з місцевих сортів-популяцій селянських господарств. П.Х. Гаркавий продовжив роботу з добору з сортів-популяцій, але скоро впевнився, що тільки на доборах селекція базуватися не може. Необхідно було поєднати в одному генотипі ко-

рисні ознаки багатьох сортів, оскільки потрібні були сорти з підвищеною продуктивністю, стійкістю до вилягання і хоча б із стійкістю до твердої сажки, яка спричиняла в той час велику шкоду виробництву. Головна заслуга П.Х. Гаркавого, як селекціонера, полягає в тому, що він перший у колишньому СРСР зрозумів переваги гібридизації під час створення нових генотипів, перший почав працювати за цим методом, а за ним пішли і всі інші селекційні установи.

З кінця 30-х років основним методом селекції ячменю ярого на півдні України стає гібридизація. Починається планомірний процес поліпшення геному ячменю. На той час селекціонери Західної Європи були вже далеко попереду в удосконаленні морфотипу ячменю. Тому їх сортам віддавалася перевага при включенні до гібридизації.

Однак швидкої та якісної зміни сортового складу ячменю в Україні, як це передбачалось спочатку, не сталося. Успішною виявилася селекція поступового удосконалення сортів місцевого походження як найбільш пристосованих до місцевих умов вирощування.

За всю історію селекції ячменю в СГІ створено 61 ярих і 27 озимих сортів. Особливо успішною селекція ячменю стала у роки незалежності України. Якщо з 1916 до 1992 рр. (77 років) районовано 30 ярих і 12 озимих сортів, то з 1993 до 2008 рр. (16 років) занесено до Державних реєстрів 31 ярих і 15 озимих сортів. Причиною такого успіху в роботі стала розробка теорії селекції ячменю на підвищену адаптивність до несприятливих умов вирощування з метою зростання й стабілізації врожаїв у виробництві, яка була завершена у 1990 р.

Необхідність цієї роботи виникла тому, що протягом тривалого часу в нашій країні головною метою селекції було нарощування врожайного потенціалу сортів. Нині більшість їх за сприятливих умов здатні давати до 8-9 т/га зерна і більше. І такі врожаї часто одержують в наукових установах і передових господарствах. Але, коли справа доходить до широкого виробництва, особливо в поганих умовах вирощування, сорти інтенсивного типу сильніше знижують врожаї, ніж старі сорти екстенсивного типу. Тут впливає технологічна незабезпеченість виробництва, яка не дозволяє вирощувати ячмінь відповідно до рекомендованих технологій.

На належному рівні знаходиться селекція ячменю в Інституті рослиництва, Миронівському інституті пшениці, Вінницькому інституті АПВ, Донецькому інституті АПВ та ін.

4.2. Напрями і завдання селекції ячменю

Основною метою селекції нових сортів ячменю є забезпечення зростання і стабілізації урожаїв зерна у виробництві. Важливими складовими є забезпечення поєднання у сортів високої продуктивності з ранньостиглістю, короткостебловістю і невиляганням, стійкістю

до абіотичних (посухостійкість, зимостійкість, реакція на зрошення) і абіотичних (стійкість до хвороб і шкідників) факторів.

В Україні напрями селекції ячменю зумовлюються різноманітністю його використання (продовольче, кормове і технічне) та ґрунтово-кліматичних зон (Степ, Лісостеп, Полісся).

Завданням селекції ячменю озимого є об'єднання в одному генотипі елементів високої продуктивності, стійкості до вилягання та хвороб, якості зерна за одночасного надання сортам підвищених адаптивних якостей до конкретних умов вирощування, лімітуючими з яких в першу чергу є морозостійкість та посухостійкість.

Слід підтримувати наступні позитивні якості ячменю озимого:

По-перше, це високоякісне зерно нового врожаю, що дуже важливо для тваринництва.

По-друге, здатність давати врожаї в посушливому Степу значно вище ячменю ярого, і часто вище пшениці озимої.

По-третє, тривале зберігання схожості насіння в землі завдяки плівчастості у випадку сівби восени в суху землю. В основній зоні вирощування сходи ячменю озимого часто одержують весною, причому навесні рослини встигають розкущитися і дати гарантований урожай. Жодна інша культура на таке не здатна.

І *останнє*, використання сортів-дворучок дає змогу вести насінництво, в разі потреби, при весняній сівбі (Лінчевський А.А., Шеремет О.М., 1993).

Вимоги селекції щодо якості зерна ячменю озимого за окремими напрямками використання наступні:

- У ячменю *круп'яного напрямку* має бути жовте, крупне зерно з неглибокою боріздкою. Крупа, виготовлена із нього повинна швидко і рівномірно розварюватися, давати високий об'ємний вихід каші, яка б характеризувалася добрими смаковими властивостями.

- Сорти ячменю *зернофуражного напрямку* повинні мати зерно з високим умістом білка і незамінних амінокислот у білку. Селекціонерами ведеться інтенсивний пошук генетичних джерел умісту білка і лізину в ньому та включення їх в селекційний процес.

Вимоги до сортів пивоварного ячменю складають такий комплекс показників якості: екстрактивність – 79-82% (абсолютно сухих речовин), уміст крохмалю – не менше 62-68%, уміст білка – не більше 9-11%, плівчастість – 9%, вологість зерна – не вище 14-15%, проростання – не менше 4-6 тижнів, вміст смітних і зернових домішок – не більше 1-2%, маса 1000 зерен – 45-50 г, натура – 650-730 г.

Завдання селекції ячменю ярого. За різних напрямів селекції ячменю ярого нові сорти повинні в першу чергу відповідати ряду спільних вимог – мати високу продуктивність, реагувати на поліпшення агрофону.

Протягом останніх років селекція ячменю ярого згідно з розробленою концепцією селекції ведеться на підвищену адаптивність до

мінливих умов вирощування з метою зростання й стабілізації врожаїв у виробництві.

Сформульовані вимоги до сортів ячменю ярого високоінтенсивного типу для зони інтенсивного землеробства України, які визначають: висота рослин – 90-100 см, кількість зерен у колосі – 22-25, маса 1000 зерен – 45-50 г, ширина листків – від вузького до проміжного з гострим кутом нахилу прапорцевого листка, розлогий тип куща, що обумовлює вирівняність стеблестою, стійкість до вилягання, групова стійкість до борошнистої роси, видів іржі, гельмінтоспориозів.

4.2.1. Напрями селекції на підвищення адаптивності

30-річні теоретичні дослідження (1960-1990) дозволили сформулювати основні принципи підвищення адаптивності сортів шляхом селекції.

Роль місцевого генофонду під час створення високоадаптованих сортів. Вище зазначалось, що за весь час роботи з ячменем у СГІ створено 61 районований сорт ячменю ярого, з яких 54 (88 %) виведені на базі місцевих сортів-популяцій колишніх селянських господарств. І тільки ці сорти виявились придатними для умов посушливої зони. За цей час було проведено більше 30 тисяч схрещувань, до гібридизації залучались тисячі сортів різного еколого-географічного походження, а районувались переважно сорти, які мали в родоводі місцевий вихідний матеріал, виділений у 20-ті роки з місцевих сортів-популяцій, на яких базувалось тоді все виробництво зерна ячменю в Україні. Схема селекції сортів ячменю ярого за період 1916-1990 рр. представлена на рис. 5.

У родоводі всіх видатних сортів (Южний, Одеський 36, Нутанс 244, Одеський 100 та ін.) наявна спадковість місцевих сортів-популяцій. Спадкоємність трьох місцевих генотипів об'єднана в сортах Одеський 36 і Одеський 100. Ці сорти мали і найбільш високу адаптивність до мінливих умов довкілля.

Використання фактора фотоперіодичної чутливості (ФПЧ) в селекції ячменю ярого і озимого. Фактор ФПЧ, уперше відзначений Г. Клебсом і досліджений на пшениці, ячмені та вівсі У. Гарнером і Х. Аллардом, нині розглядається як регулятор темпів розвитку рослин. Регуляція спрямована на забезпечення репродукування виду в максимально сприятливу пору року і слугує реакцією адаптації рослин до тривалості дня як екологічного фактора. Однак адаптивний захист у формі високої ФПЧ стає перепорою широкому розповсюдженню сортів у регіонах з різною географічною широтою місцевості. У зв'язку з цим на високу адаптивність сортів з нейтральною ФПЧ вказує багато дослідників. Водночас D. Wilson визнає необхідність деякого ступеня фоточутливості, адже збільшення тривалості періоду «сходи-цвітіння» приводить до формування більшої продуктивності генотипів.

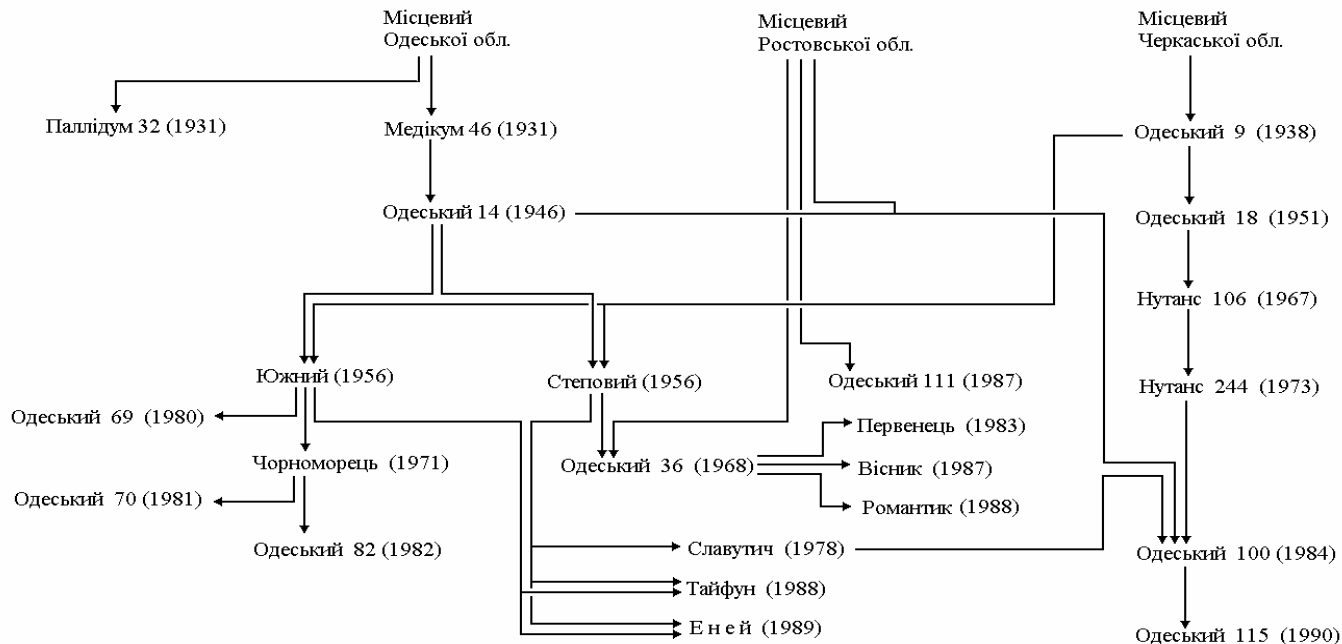


Рис. 5. Родовід сортів ячменю ярого селекції СГІ за однією з батьківських форм

Малочутливі сорти до ФПЧ зустрічаються практично в кожній культурі. Спроби спростити питання й віднести до фотонейтральних всі скоростиглі форми не підтвердились у зв'язку з відсутністю прямої залежності між скоростиглістю і фотонейтральністю.

У дослідах, проведених у фітотроні СГІ, найбільш низьку ФПЧ, що виколосились на 8-годинному дні, проявили сорти Зерноградський 73, Донецький 8, Донецький 4, Одеський 36, Нутанс 187, Нутанс 244, Носівський 9, Одеський 100, Первенець та інші. Всі вони добре відомі й широко вирощувались у різні роки у виробництві колишнього Радянського Союзу.

У середньому в групі малочутливих до фотоперіоду сортів, які колосились на 8-годинному дні, зона адаптації охоплювала 16 широтних поясів, а в групі сортів, які не колосились за такого фотоперіоду – тільки 9. Тут явно простежується перевага в адаптивності сортів з більш низькою ФПЧ.

Малочутливі до фотоперіоду сорти заходять у середньому на 5° далі на південь і можуть давати високі врожаї в умовах скороченого дня. Але вони не поступаються чутливим сортам у просуванні в північні регіони, бо ячмінь у цілому – культура довгого дня.

Підвищена адаптивність малочутливих до фотоперіоду сортів проявлялась і в кращій продуктивній куцистості, вони менше реагували на зміну тривалості дня, і формували меншу кількість стерильних квіток на скороченому дні.

Встановлено також, що фактор ФПЧ може відігравати позитивну роль при значних змінах календарних строків сівби ячменю ярого. В умовах Одещини, наприклад, строки сівби в різні роки можуть змінюватись від початку березня і до кінця травня залежно від часу настання сприятливих умов. Початок розвитку рослин, природно, проходить за тривалості дня від 12.7 до 15.4 годин. Сорти з низькою ФПЧ дають щорічно більш стабільні врожаї, а при запізненні з сівбою, менше їх знижують.

Таким чином, малочутливі сорти ячменю ярого до ФПЧ дають більш стабільні врожаї в умовах різної тривалості дня як у широтному діапазоні, так і за різних строків настання весняно-польових робіт. У більшості випадків ці сорти були поширені на мільйонних гектарах.

Умови добору сортів з різним рівнем ФПЧ ячменю озимого в селекційному процесі. Адаптивність сортів озимого ячменю, навпаки, залежить від підвищеної фотоперіодичної чутливості. Високу зимо-, морозостійкість проявляють тільки чутливі до фотоперіоду сорти.

Генетичні особливості морозостійкості можуть корегуватись значною мірою умовами загартування рослин. Наявність великої кількості сонячних днів у другій половині осені з частим коливанням низьких позитивних та негативних температур приводить до

накопичення цукрів у клітинах рослин, що і визначає, зрештою, виживання в конкретних умовах. Причому, слабозимостійкі сорти загартовуються повільно й швидко втрачають ці якості, а морозостійкі, навпаки, загартовуються швидко і зберігають його протягом зими.

У зв'язку з тим, що втрати врожаю ячменю озимого від вимерзання більш суттєві, ніж збитки від хвороб, шкідників та бур'янів разом узятих, підвищення морозостійкості шляхом селекції та агротехнічними засобами є важливим народногосподарським завданням.

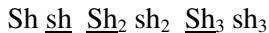
Якщо говорити конкретно про виробничі умови півдня України, де вирощується основна маса ячменю озимого, найбільш адаптованими до цих умов є дворучки.

Із сортів-дворучок, створених у колишньому СРСР, окрім виведених у Селекційно-генетичному інституті, найбільш відомі Гіагінський 395 (масовий добір із Ченад 395, 1949 р.), Унумліарпа (Узбекистан, індивідуальний добір із місцевого мароканського зразка, 1956 р.) та Щирецький (масовий добір із місцевого сорту-популяції західних областей України, 1962 р.). Їх походження свідчить про те, що дворучки в природних умовах є досить поширеним явищем.

До недавнього часу дворучкам особливого значення не надавали. У Західній Європі їх визначали напівозимими, іноді називали «перемінними», а їх біологією, як і селекцією, ніхто не займався.

Завдяки роботам академіка Гаркавого П.Х., дворучки поступово займають чільне місце у виробництві півдня України та Молдові – Од 17, (1955); Од 31, (1966); Од 46, (1968); Од 86, (1984); Росава, (1988). Ним було визначено, що дворучки являють собою окрему групу ячменю, відмінну як від озимих, так і ярих форм і здатних проявляти високу морозостійкість. Специфічною була поведінка дворучок у схрещуваннях: перше покоління гібридів дворучок з озимими формами розвивалося за озимим типом, у схрещуваннях ярих з озимими домінувала ярість.

Наукове пояснення специфіки поведінки дворучок у схрещуваннях стало можливим після появи японських робіт (Takahashi R. та Yasuda S.). Вони встановили, що тип розвитку ячменю контролюється трьома парами генів:



Гени ярого типу sh , Sh_2 та Sh_3 (підкреслені) пригнічують дію генів озимого типу Sh , sh_2 та sh_3 (епістаз), тому озимий тип розвитку здатний проявити єдиний генотип $\text{ShSh } \text{sh}_2\text{sh}_2 \text{ sh}_3\text{sh}_3$, де всі гени озимого типу.

Були прогнозовані сім можливих генотипів ячменю, здатних колоситися за весняної сівби, і підраховано розщеплення в F_2 від схрещування з озимими формами на генотипи, які колосяться і не колосяться за весняної сівби:

- | | |
|---|--|
| 1. [Sh]* Sh ₂ [sh ₃] 3 : 1 | 5. sh Sh ₂ Sh ₃ 61 : 3 |
| 2. [Sh] Sh ₂ Sh ₃ 15 : 1 | 6. [Sh] [sh ₂] Sh ₃ 3 : 1 |
| 3. sh [sh ₂] [sh ₃] 1 : 3 | 7. sh [sh ₂] Sh ₃ 13 : 3 |
| 4. sh Sh ₂ [sh ₃] 13 : 3 | |

Дужками позначені гіпостатичні, або пригнічувані гени.

Не відомо, чи знали R. Takahashi та S. Yasuda про специфічну поведінку дворучок у схрещуваннях і їх особливі біологічні властивості, але вони не виділили їх з групи генотипів, які колосяться за весняної сівби, і віднесли їх до ярих форм. Робота з ідентифікації генотипу дворучок була виконана в контрольованих умовах фітотрона Селекційно-генетичного інституту (Одеса). Провівши диференціацію сортів ячменю озимого на типово озимі та дворучки, одержавши гібриди між ними і розщеплення в F₂, близьке теоретично можливому 1 : 3 (див. вище), був установлений генотип дворучок sh [sh₂] [sh₃]. Він визначається трьома рецесивними генами, де перший ген ярого типу sh подавляє дію генів озимого типу sh₂ і sh₃. Тому дворучки здатні виколошуватись і давати врожай за весняної сівби, не втрачаючи морозостійкості за сівби під зиму.

Знайшов пояснення й факт, чому F₁ від схрещування дворучок з озимими сортами розвивається за озимим типом:

$$\text{Sh sh}_2 \text{ sh}_3 \times \text{sh} [\text{sh}_2] [\text{sh}_3] = \text{F}_1 \text{ Shsh sh}_2 \text{ sh}_3$$

(озимий) (дворучка) (озимий)

Епістаз тут не проявляється, у генотипі F₁ ген озимого типу Sh знаходиться у домінантному стані.

Стало можливим пояснити й деякі факти з історії селекції дворучок. Так, П.Х. Гаркавий у 1958 р. пояснював створення першого свого сорту-дворучки Одеський 17 схрещуванням двох спадково змінних ярих форм Палідум 153 і Палідум 281 у озимі шляхом осінньої сівби. Якщо виключити можливість мутацій, дворучки можна одержувати схрещуванням звичайних ярих форм четвертої групи прогнозованих генотипів з формами шостої і сьомої груп. За схрещування генотипів четвертої і шостої груп можуть вищеплятися навіть типово озимі форми.

Адаптивність сортів за осінньої сівби значною мірою визначається їх типом розвитку. Дворучки в цьому плані найбільш цікаві, біологічною особливістю є те, що восени вони пізніше закінчують вегетацію, порівняно з типово озимими сортами, а навесні раніше її відновлюють. Це дає їм змогу краще розвинутися за пізніх сходів, що в посушливому степу трапляється дуже часто, а також розкущитися при зимово-весняних сходах, що також буває досить часто. Під час зимово-весняних сходів типово озимі сорти починають рости й розвиватись пізно, до цього часу верхній шар ґрунту пересихає і кушіння проходить повільно. Сорти-дворучки встигають викорис-

тати невеликі весняні запаси вологи для кушіння й у такі роки дають вищий врожай.

Коли П.Х. Гаркавий створив Одеську 17, він зробив правильний висновок, що в південних областях України й Молдові, де на час настання оптимальних строків сівби, тривалість дня становить менше 12 годин, виробництво ячменю озимого має базуватись переважно на сортах-дворучках. Справа в тому, що коли дворучки починають рости з осені за тривалості дня більше 12 годин, вони можуть почати колоситись ще до настання морозів, що зумовлює втрату морозостійкості й загибель за перших же морозів.

Із впровадженням у виробництво нових сортів-дворучок Росава, Основа, Тамань ячмінь озимий на півдні України й у Молдові став гарантованою культурою.

Останнім часом значення дворучок зросло у зв'язку з епіфітотіями вірусу жовтої карликовості ячменю (ВЖКЯ). Головний переносник захворювання – попелиці. Сортів, стійких до ВЖКЯ, поки що немає, тому засоби боротьби зводяться до можливо найбільш пізньої сівби, коли з настанням холодних ночей попелиця перестає шкодити. У разі запізнення з сівбою знову ж таки краще ведуть себе дворучки.

Потенційно високу стійкість до низьких температур дворучки здатні формувати тільки на короткому дні. Із збільшенням фотоперіоду тривалості дня з 11 до 14 годин, їх морозостійкість різко знижується, і на 16-годинному дні дорівнює, практично, нулю.

Вивчення морозостійкості дворучок у різних кліматичних умовах показало, що найбільш морозостійкими в умовах різко континентального клімату є генотипи, які оптимально поєднують високу фотоперіодичну чутливість із слабкою потребою в яровизації.

Найбільш цікаві такі дворучки, які після яровизації (оптимальним режимом яровизації ячменю озимого є температура $+5^{\circ}\text{C}$ і короткий 11-годинний день) не прискорюють свого розвитку. Такими є дворучки Селекційно-генетичного інституту. За оптимальних строків сівби вони навіть у зими з коливаннями тривалих відлиг з низькими температурами проявляють високу стійкість до морозів і дають добрі врожаї.

Встановлено, що морозостійкість сортів дворучок і типово озимих форм визначається різними факторами. Якщо у дворучок вона пов'язана більше з реакцією на довжину дня ($r = 0.70 - 0.83$), то в типово озимих визначається більше тривалістю стадії яровизації. Чим сильніша реакція на тривалість дня або триваліша стадія яровизації, тим, як правило, вища морозостійкість, хоча така закономірність не є абсолютною.

Дуже корисною особливістю дворучок є те, що вони ніколи не переростають у виробничих умовах в процесі зимівлі. Так, зима 2006-2007 року була дуже теплою, вегетація ячменю озимого практично не припинялася. Всі пізні посіви добре розкущилися, але переростання у них не спостерігалось. Така особливість біології дворучок.

Під час розробки програми підвищення адаптивності створюваних сортів знайдені підходи й розроблено метод селекції сортів ячменю з комплексною посухо-, соле-, кислотостійкістю за чіткого генетичного контролю показника ізоферменту кореневої супероксиддисмутази СОД- s_2 , яка захищає мембрани клітин у агресивному середовищі й підтримує тургор у клітинах за посухи.

Надання сортам ячменю здатності рости й одержувати високі сталі врожаї на засолених і кислих ґрунтах давно цікавило селекціонерів. Пошуки підходів до рішення цієї проблеми привели дослідників до сорту ячменю ярого Вінер, який тривалий час вирощувався на низькородючих ґрунтах з підвищеною кислотністю. Привернув до себе увагу той факт, що сорт Вінер знаходиться в районуванні з 1929 р. і сіється в кількох областях РФ ще й понині. Особливо великим був первісний ареал сорту – 44 області, краї й республіки колишнього СРСР, у т.ч. 38 регіонів РФ і 6 областей Білорусі. На заході ареал Вінера обмежував кордон з Польщею, на сході – острів Сахалін. Жодний сорт до Вінера й після нього такого значного ареалу не мав.

Перед теоретичними підрозділами СГІ було поставлене завдання знайти генетично зумовлені особливості сорту Вінер, які дозволяли йому так довго утримуватись у виробництві.

Було встановлено, що ці особливості пов'язані з супероксиддисмутазою (СОД) ферментною системою. Система має два алельних стани ізоферменту кореневої СОД – тип s_1 і тип s_2 . Тип s_1 зустрічається часто. Основна маса сортів, що вирощуються в західній Європі й нашій країні, має s_1 тип ізоферменту. Тип s_2 зустрічається надзвичайно рідко й представлений, в основному, формами близькосхідного походження (Algerian, Miln 15549, Emir, Sebeko 7722. Виявилось, що цей тип ізоферменту має й сорт Вінер.

В ячменю озимого, навпаки, СОД- s_2 зустрічається у 2/3 сортів України й Північного Кавказу.

Ізофермент СОД- s_2 нейтралізує активні форми оксид-радикалів, які порушують мембрани клітин і призводять до втрати соле- і кислотостійкості й у цілому стійкості до несприятливих факторів середовища, включаючи й посуху. Цілком можливо, що пов'язаний цей показник і з зимостійкістю, бо абсолютна більшість сортів СГІ, як типово озимих, так і дворучок, мають СОД- s_2 . Певно, ці сорти за осінньої сівби, які вирощуються в умовах ризикованого землеробства, з настанням весни мають більший тургор клітин і краще відростають.

Контроль наявності в коренях рослин СОД- s_2 здійснюється на електрофореграмах за специфічним спектром смуг. Це дозволяє з високим ступенем точності вести селекцію за цим показником.

Сьогодні в Державному реєстрі сортів рослин України є три ярі сорти – носії СОД- s_2 : це сорт ячменю ярого для умов сильної посухи Сталкер (1997) і неперевершені за врожаєм сорти Вакула (2003) і Геліос (2006). Вони до того ж малочутливі до фотоперіоду.

Ефективним доповненням до СОД-s₂ при створенні сортів з підвищеною адаптивністю до мінливих умов вирощування стало введення в селекційний процес контролю інтенсивності продукційного процесу в рослинах ячменю в умовах посухи, що дозволяє добирати найбільш продуктивні генотипи для посушливих умов.

При вивченні інтенсивності продукційного процесу – фізіологічної посухостійкості та їх зв'язку з продуктивністю генотипів, встановлено, що коефіцієнт кореляції фізіологічної посухостійкості з урожаєм становив 0,45 бала, в той час як бал продукційного процесу з урожаєм – 0,74. Тому рівень фізіологічної посухостійкості слід розглядати тільки як важливий підготовчий період рослин до формування врожаю. Тобто, головним показником під час добору високоврожайних генотипів для посушливих регіонів повина бути не фізіологічна посухостійкість, а інтенсивність продукційного процесу. За цим показником кращими були ярі сорти Адапт і Сталкер.

Роботи з використання в селекції ячменю ярого показників ФПЧ і СОД-s₂ були визнані в Україні та в ряді європейських країн не тільки новими, а й пріоритетними.

Особливо результативною виявилась робота зі створення практично нового морфотипу ячменю ярого шестирядного – сортів універсального призначення для умов високоінтенсивного землеробства з наданням йому адаптивних властивостей.

Ярі шестирядні сорти і раніше були у виробництві, але вони були екстенсивного типу з урожайністю до 3 т/га.

Ще у 20-30-ті роки минулого сторіччя на території причорноморських і придніпровських степів шестирядні сорти-популяції займали 53,3 % від загальної посівної площі культури, які вважались потенційно більш продуктивними. Першими районованими селекційними сортами в цій зоні також були шестирядні сорти Палідум 32 (1931), Грушевський (1931) і Требі (1934, USA).

Поступово Палідум 32, Грушевський і Требі були витиснуті з виробництва більш досконалыми дворядними сортами, бо вони сильно уражались твердою сажкою, борошнистою рососою, втрачали зерно від сильної ламкості колосся, стебел і вилягання. Головною перевагою дворядних сортів була значно більша продуктивна куцистість.

У колишньому СРСР ярі шестирядні сорти вирощувались або в різко посушливих умовах середньоазійських і закавказьких республік, або в несприятливих ґрунтових і температурних умовах північних регіонів, або в таких же несприятливих, а часто й посушливих умовах Сибіру й Далекого Сходу, де займали тільки 1,5-2,0 % від загальної площі посівів ячменю ярого. Тобто, шестирядні сорти залишалися тільки в зонах низькоінтенсивного землеробства, де врожай за відсутності куціння визначався більшою кількістю зерен у колосі.

Селекційна робота з шестирядними сортами в основних зонах вирощування ячменю ярого надовго припинилась.

У 1969 р. СГІ повернувся до проблеми ярого шестирядного ячменю, але вже на базі нового вихідного матеріалу з високою стійкістю до вилягання, сажкових хвороб, з великим для шестирядних ячменів зерном. За основу селекції було взято близькосхідний колекційний зразок Б₅58. Негативними властивостями Б₅58 були неможливість відокремлення остюків під час обмолоту і нижча продуктивна кущистість порівняно з дворядними генотипами.

Перші 15-20 років селекційної роботи з шестирядним морфотипом не дали жодного комерційного сорту, але показали перспективність нових розробок. Сорти Палідум 76, Палідум 90 і Муромець в державному сортовипробуванні давали нестійкі врожаї – рекордно високі чи занадто низькі.

Потрібні були теоретичні розробки щодо з'ясування оптимальних параметрів сортів нового морфотипу, надання їм показників адаптивності до різко мінливих умов вирощування.

Пошуки причин незадовільного кушіння шестирядних генотипів визначалися різницею в тривалості фаз розвитку вегетаційного періоду. В групі шестирядних сортів фаза «кушіння-трубка» проходила на два дні скоріше ($НСР_{05} = 0,83$) і «трубка-колосіння» на три дні скоріше ($НСР_{05} = 1,35$), ніж аналогічні періоди в групі дворядних сортів. Скорочення періоду активного кушіння на 5 днів у шестирядних генотипів, певно, було однією з головних причин їх слабого кушіння. Починають кущитись шестирядні сорти також з запізненням на 2-3 дні порівняно з дворядними сортами.

Вивчались і інші відмінності шестирядних та дворядних генотипів.

На основі проведених дослідів була розроблена програма селекційного покращення шестирядних сортів, яка передбачала:

- підвищення продуктивної кущистості шляхом подовження періоду «кушіння-колосіння»;
- скорочення періоду «сходи-кушіння»;
- зменшення довжини і ширини листя, що, окрім надання підвищеної посухостійкості, дозволяє створювати сорти з більшою густиною стеблостою, кращим продуванням і освітленням посівів;
- збільшення величини колосу і зерна;
- зменшення грубості остей з метою їх легкого виділення під час обмолоту;
- надання стійкості до вилягання, перестою, обламування стеблових вузлів і колосся.

Природно, з програми не виключались звичайні вимоги до створюваних сортів за стійкістю до хвороб, якістю зерна тощо.

Результатом виконання даної програми і стало створення сорту Палідум 107. У Реєстрі сортів рослин України з 1993 року. Палідум 107 був не тільки неперевершеним за врожаєм у Державному сортовипробуванні України, але мав багато інших цінних властивостей, таких як групова стійкість до найбільш поширених хвороб, дуже велике для

шестирядних сортів зерно (маса 1000 зерен 45-55 г), висока посухостійкість та ін. До того ж, у генотип сорту Палідум 107 було введено такі важливі показники адаптивності як понижена ФПЧ і СОД- s₂.

На заключному етапі запропонованої концепції підвищення адаптивності створюваних сортів до мінливих умов вирощування, були поєднані наведені вище властивості в одному генотипі. Всі показники адаптивності без будь-яких ускладнень добре поєднуються з усіма господарсько цінними ознаками.

Застосування показників адаптивності в комплексі з селекцією на стійкість до хвороб дозволило за короткий час створити цінний селекційний матеріал і районувати багато нових добре пристосованих до умов виробництва сортів. У більшості вони оригінальні, мають властивості, що їх ґрунтовно відрізняють від раніше районуваних сортів. Сьогодні більшість сортів ячменю ярого СГІ мають групову стійкість до найбільш поширених хвороб, причому їхня стійкість генетично обумовлена.

У селекції ячменю озимого, де не було своїх донорів високої стійкості до більшості хвороб, стійкість передається від ярих сортів.

Останніми роками особливого значення набули ярі сорти Сталкер (1997), Адапт (1998), Галактик (1999), Зоряний (2000), Південний (2001), Оболонь (2001), Гетьман (2001), Чудовий (2002), Вакула (2003), Чарівний (2004), Казковий (2005), Водограй (2005), Геліос (2006), Командор (2007), Еней (2008), Всесвіт (перспективний) і озимі сорти Метелиця (2003), Зимовий (2006), Трудівник (2006), Достойний (2006). Із старих сортів ячменю озимого значні площі у виробництві займають сорти Росава (1988), Основа (1994) і Тамань (1995). Впроваджуються у виробництво нові озимі сорти Селена Стар (2006) і Абориген (2007). Сорти нового покоління Зимовий, Трудівник, Достойний і Селена Стар у надзвичайно посушливому 2007 році в насінницьких посівах інституту дали врожайність по 9,3-10,1 т/га. Сорт Зимовий толерантний до ВЖКЯ.

Неперевершеним за всіма господарсько цінними ознаками став сорт ярого шестирядного ячменю універсального призначення Вакула. Робота з його створення йшла 33 роки. За даними Державного сортовипробування він є найбільш урожайним сортом України. Середній врожай у державному сортовипробуванні за роки вивчення – 5 т/га. Максимально одержана врожайність – 9,2-9,6 т/га. Вирізняє сорт знижена фотоперіодична чутливість, що дозволяє забезпечувати високий врожай за різних строків приходу весни й у різних широтних зонах, висока посухо- (8-9 балів) та кислотостійкість зумовлена генетично контрольованим показником СОД-s₂, соле- та груповою стійкістю до летючої сажки (8-9 балів), борошнистої роси (7-8 балів), смужкового гельмінтоспориозу (8-9 балів), стійкий до вилягання (7-8 балів). Середньостиглий. Зерно крупне, вирівняне, маса 1000 зерен 45-55 г, на зрошенні – 60 г. Висока енергія проростання вирівняного зерна, тонкоплівчатість, невисокий вміст білка й високий індекс пивоварної цінності дозволили віднести сорт Вакула до пивоварних.

Сьогодні сорт Вакула є основним у виробництві України і займає площу посіву більше 1 млн гектарів. Кожний третій гектар засівається ним.

І це сталося всього за 3 роки після занесення його до Державного реєстру сортів рослин України. Такого темпу поширення сортів у виробництві не мав жоден сорт будь-якої культури, навіть у масштабі СРСР. Передові господарства України якраз і зобов'язані високими показниками тому, що поряд з прогресивними технологіями, використовують у своїх посівах кращі сорти зернових культур селекції Селекційно-генетичного інституту, а сівбу ведуть тільки високоякісним насінням. Так, агрофірма «Промінь» в Одеській області з площі 160 га отримала врожайність сорту Вакула по 9,2 т/га, а по 9,0 т/га одержані в агропідприємствах «Лука» Одеської області та «Прогресс» Донецької області.

Важливо те, що високі врожаї одержали за дуже низьких норм висіву насіння. В господарствах «Промінь» і «Лука» сіяли тільки по 75 кг насіння на гектар, «Прогресс» – 90 кг/га (2 млн зерен). Є навіть приклад, коли одне господарство мало тільки 200 кг насіння і з метою прискореного розмноження посіяло 5 га, тобто, по 40 кг/га, врожайність склала по 6,0 т/га. У масштабах держави це велика економія насіння, коли можна сіяти половинною нормою. Все це стало можливим завдяки високій спроможності рослин до кушіння за збереження високої крупності зерна.

Але ці приклади прискореного розмноження не визначають, що сівбу можна проводити заниженою нормою висіву насіння, ігноруючи всі інші вимоги інтенсивної технології.

На базі сорту Вакула виведено сорт Геліос, який має аналогічні властивості, але відрізняється за тривалістю вегетаційного періоду, тому в умовах достатньої вологозабезпеченості здатний давати ще вищу врожайність – до 10 т/га.

Усе викладене вище говорить про те, що створено сорти нового типу. Аналогічних сортів немає як в світовому виробництві, так і світовій колекції.

Сьогодні в Україні встала гостра проблема забезпечення сировиною пивоварної промисловості.

За останнє десятиріччя відбувається стрімкий перехід ряду найпотужніших підприємств пивоварної промисловості України під контроль іноземних компаній. Такі відомі пивні заводи як Миколаївський “Янтар”, Запорізький “Славутич”, Чернігівська “Десна”, Сімферопольський “Крим”, “Львівські пивоварні”, Одеський “Чорномор”, нарешті другий після “Оболоні” гігант – Харківська “Рогань” сьогодні поділені між компаніями Sun Interbrew, Baltic Beverages та Efes Beverages Group.

У цілому, результати такої приватизації позитивні. Іноземні компанії провели технічну реконструкцію підприємств, впровадили сучасні

технології, стабілізували виробництво. Відбувається швидке насичення ринку, зростає конкуренція як передумова росту якості продукції.

Відповідно це визначило й зростання вимог до якості сировини, в першу чергу – до якості пивоварного ячменю. А оскільки вона об'єктивно погіршилася внаслідок загального занепаду зернового господарства країни, почали висловлюватися думки про те, що українські ячмені взагалі малоприсадибні для пивоваріння. Під цим приводом, лобіюючи інтереси своїх співвітчизників, іноземні компанії сприяють завезенню в Україну своїх сортів, які часто підводять виробництво в посушливі роки, яким був, наприклад, 2007 рік, коли пивоварна сировина була дуже низької якості. Ось чому назріла гостра потреба навести належний державний лад у цих питаннях.

Причина відсутності якісної пивоварної сировини вітчизняних сортів полягає у тому, що ячмінь вирощується за екстенсивними технологіями, добрива під ячмінь практично не вносяться, за винятком окремих потужних фірм, тому і середні врожаї дуже низькі – в межах 1,8-2,4 тонн зерна з гектара. А за низьких врожаїв не може бути й високих пивоварних властивостей, бо таке зерно має високий відсоток плівчастості, низький рівень крохмалю, високий рівень білка, низьку екстрактивність і в цілому – низький індекс пивоварної цінності. Зерно пивоварних сортів буде відповідати нормальним пивоварним властивостям тільки за рівня врожайності не нижче 4 т/га, а краще 5-6 т/га і вище. Тільки за цих умов уміст білка буде низьким, а екстрактивність високою.

У центральних і західних областях України практично щорічно можна вирощувати якісну пивоварну сировину, хоча в окремі роки і ця зона зазнає посух. Ще у роки СРСР і перші роки незалежності, Україна вивозила у Східну Європу пивоварний ячмінь і забезпечувала свою промисловість якісною сировиною, на що використовувалось до 1 млн тонн пивоварного ячменю.

Українські пивоварні сорти не гірші за європейські. Створюються на одній генетичній основі з того ж вихідного матеріалу. Але вони значно кращі за показниками адаптивності до місцевих умов вирощування, особливо за посухостійкістю. Проблема в іншому. В Україні в жодній науковій установі немає приладів контролю якості пивоварних властивостей зерна і солоду ячменю.

Водночас можна відмітити й перші позитивні зміни в цьому питанні. Так, у 2007 р. Науково-виробнича агрофірма «Перлина Поділля» в Хмельницькій області поставила солодовні «Славути» (належить Франції) 500 тонн зерна сорту ячменю ярого Вакула. Солод виявився настільки якісним, що уклали угоду й про подальші поставки зерна сорту до солодовні. Адже донедавна тільки Фінляндія і Канада варили пиво з зерна шестирядних сортів.

В Україні, на базі Науково-виробничої асоціації «Нива Оболоні» в Хмельницькій області – зоні вирощування найкращої пивоварної сировини – розпочато вивчення 14 пивоварних сортів інституту: Галактик, Зоряний, Південний, Оболонь, Гетьман, Чудовий, Вакула,

Чарівний, Казковий, Водограй, Геліос, Командор, Всесвіт і Святогор. Мета вивчення – перехід гіганта пивоварної промисловості «Оболонь» на використання вітчизняних сортів. За даними НВА «Нива Оболоні» виділено 3 сорти, які вважаються кращими в Україні за пивоварними властивостями – це Всесвіт, Святогор і Водограй. Там же буде вестись і розробка технології їх вирощування. Тобто, Селекційно-генетичний інститут, без сумніву, вирішить і цю проблему.

4.3. Методи селекції і техніка селекційного процесу

Селекція ведеться на продуктивність, висоту стеблостою і стійкість до вилягання, хвороб і шкідників, на тривалість вегетаційного періоду, посухостійкість, кормові й пивоварні властивості, зимо-, морозостійкість ячменю озимого, широку адаптацію до умов вирощування.

На різних етапах історії селекції ячменю застосовувались такі методи: 1) масовий та індивідуальний добори з місцевих сортів-популяцій; 2) гібридизація, яка включає складні й насичувальні схрещування; 3) індукований мутагенез як джерело якісно нового вихідного матеріалу для селекції; 4) гаплоїдизація як спосіб швидко одержання чистолінійного матеріалу в селекції.

Знаходяться в стані теоретичних розробок: 1) генетичні системи використання ефекту гетерозису; 2) віддалена гібридизація; 3) використання молекулярних маркерів для чіткої передачі новим генотипам в процесі гібридизації генетично контрольованих ознак.

Головна мета гібридизації – створити й виділити найбільш вдалі сполучення корисних ознак в одному генотипі. Для передачі цінних ознак від примітивних форм культурним сортам застосовується метод насичувальних схрещувань, або беккросів. Щоб досягнути успіху у цій роботі, необхідно здійснювати контроль ознак, що передаються потомству гібридів, а нові насичення культурним сортом проводити тільки з тими формами, у яких ця ознака добре виражена. Така робота, наприклад, в СГП проводилась для передачі сортам стійкості до сажкових хвороб від донорів стійкості Jet (домінантні гени Un-3 і Un-6) і Milton (домінантний ген Un-8). Ген Un-8 є найбільш надійним джерелом стійкості до всіх рас сажкових хвороб. Контроль стійкості до сажкових захворювань проводиться за штучного зараження гібридів F_2 і виділення стійких генотипів у F_3 . Селекція на стійкість до листостеблових захворювань (*Erysiphe graminis*, *Helminthosporium gramineum* та ін.) проводиться шляхом глазомірної оцінки впродовж всього селекційного процесу. Цю ж роботу можна провадити й на інфекційних фонах.

Кожний селекціонер буде селекційний процес згідно зі своїм баченням проблеми і завдання, яке він збирається вирішувати. В даному разі покажемо, як це робиться на яром у ячмені. Селекційний процес безперервний, тому включає наступні етапи роботи (рис. 6):

Етапи роботи	Строк проведення	Обсяг роботи, площа ділянки м ² , повторність
- розробка детальних планів і списків нових форм і сортів всіх етапів селекційного процесу, підготовка селекційного матеріалу для сівби	I квартал	
- закладання польових дослідів згідно з розробленою програмою	такий само	~ 10 га
- закладання насінницьких посівів для вирощування оригінального насіння	- " -	~ 20 га
- введення в селекційний процес кращих колекційних зразків світової колекції шляхом гібридизації	II квартал	200 комбінацій схрещування
- вирощування F ₁ – F ₄ гібридів – 50-70 % гібридних комбінацій вибрано-вується	такий само	
- добір елітних рослин в розсадниках добору F ₃ – F ₅	- " -	з кращих комбінацій добирається по 200 рослин
- вивчення нового селекційного матеріалу в селекційному розсаднику	- " -	~ 20 000 номерів, площа ділянки 1,8 x 0,45 м ² , сівба широкорядна
- вивчення нових селекційних форм у контрольному розсаднику	- " -	~ 2000 номерів, площа ділянки 5-10 м ²
- вивчення нових сортів у попередньому сортовипробуванні	- " -	~ 100-150 номерів, площа ділянки 10 м ² , 4 повторності
- вивчення нових сортів у конкурсному сортовипробуванні за комплексом господарсько цінних ознак, включаючи біохімічні показники і пивоварні властивості	- " -	~ 50-60 номерів, площа ділянки 10 м ² , 4 повторності, термін вивчення – 2-3 роки
- ведення первинного насінництва реєстрованих і перспективних сортів	- " -	класична схема, закладання II-І починається з передачею сортів на державне СВ
- бракування селекційного матеріалу, збирання врожаю кращих форм і сортів	III квартал	на всіх етапах селекційного процесу вибрано-вується до 90 % і вище селекційного матеріалу
- збирання врожаю у насінницьких посівах	такий само	
- обробка даних селекційного процесу	IV квартал	
- доведення до посівних кондицій насіннєвого матеріалу	такий само	
- передача зразків насіння до відділу Генетичних основ селекції і лабораторії біохімії на генетичний і біохімічний аналіз	- " -	
- передача нових сортів на державне сортовипробування	- " -	

Рис. 6. Схема безперервного селекційного процесу ячменю в селекційно-генетичному інституті

Наведена схема приблизна, на ячмені озимому проводиться ще оцінювання за зимо-, морозостійкістю, типом розвитку (дворучка чи типово озимий), тривалістю стадії яровизації, ФПЧ та ін. На всіх посівах ведуть фенологічні спостереження.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Викладіть економічне значення культури ячменю в Україні.
2. Назвіть кормові та поживні властивості зерна ячменю.
3. Які сорти належать до відомих Вам біотипів.
4. Перерахуйте типи розвитку ячменю і як вони визначаються.
5. Які схрещування проводять для визначення сортів-дворучок.
6. Які переваги мають сорти-дворучки над типово озимими сортами у виробництві півдня України.
7. Чому ми не маємо своєї вітчизняної високоякісної пивоварної сировини.
8. Вкажіть причини несхрещуваності роду *Hordeum L.* з іншими злаками і шляхи її подолання.
9. Назвіть генетичний тип розвитку ячменю.
10. Перерахуйте елементи адаптивності і їх значення для селекції ячменю.
11. Назвіть кращі сорти ячменю у виробництві України.

Література

1. Гаркавый П.Ф. О некоторых биологических особенностях двуручек ячменя / П.Ф. Гаркавый // Труды научной сессии биологов. – Одесса, 1959. – Ч. 2. – С. 15-18.
2. Гаркавый П.Ф. Особенности развития разных типов ячменя (двуручек и озимых) в связи с их зимостойкостью / П.Ф. Гаркавый // Научные труды ВСГИ. – Одесса, 1974. – Вып. 11. – С. 80-97.
3. Гаркавый П.Ф. Селекция ячменя / П.Ф. Гаркавый, А.А. Линчевский // Селекция и семеноводство зерновых культур. – К.: Урожай, 1978. – С. 59-84.
4. Линчевский А.А. О возможности использования фактора фотопериодической чувствительности в селекции ярового ячменя / А.А. Линчевский, В.И. Мельников // Использование искусственного климата в селекционно-генетических исследованиях; научные труды ВСГИ. – Одесса, 1988. – С. 34-42.
5. Линчевський А.А. Озимий ячмінь / А.А. Лінчевський, О.М. Шеремет // Озимі зернові культури. – К.: Урожай, 1993. – С. 220-253.
6. Лінчевський А.А. Нові завдання і шляхи їх вирішення в селекції озимого та ярого ячменю/ А.А. Лінчевський // Сб. наук. праць СГІ. – Одеса, 1996. – С. 21-27.
7. Чекалін М.М. Селекція та генетика окремих культур: навчальний посібник. / М.М. Чекалін, В.М. Тищенко, М.Є. Баташова. – Полтава: ФОП Говоров С.В., 2008. – 368 с.

5. СЕЛЕКЦІЯ ВІВСА

Матрос О.П. – канд. с.-г. наук

5.1. Походження, завдання, досягнення і напрями

Походження. Культура вівса, як і жита, молода. Обидві ці культури вторинного походження і виникли від бур'янів.

Перші згадки про культуру вівса знаходимо в записках грецького лікаря Дійха, який жив у IV столітті до нашої ери. У творах грецького філософа Теофаста (370-275 рр. до н.е.) згадується овес як лікарська рослина.

Найстаріші рештки зерна вівса були виявлені в пільових будівлях Швейцарії, Франції та на Датських островах. Ці знахідки належать до бронзового віку (1500-700 рр. до н.е.). Більш пізніші знахідки у Швейцарії належать до IV століття нашої ери, а зерна вівса із розкопок в ряді місцевостей Німеччини – до VI ст. нашої ери. Більш древні зерна із розкопок у Швейцарії належать до виду піщаного вівса (*Avena strigosa*), а крупні із різних місцевостей Німеччини – до посівного вівса (*Avena sativa*).

Старовинні літературні джерела вказують на овес як на європейську культуру, поширену особливо широко у прадавніх німців і скандинавців.

На території України, Росії, Прибалтики овес ввійшов у культуру значно пізніше ніж в Західній Європі. Згідно з археологічними даними, в Латвії він був відомий в V столітті нашої ери, а обуглені зернівки під час розкопок у Старій Ладозі (Староладозька експедиція АН колишнього СРСР, 1950 р.) належать до VII століття нашої ери.

Вважають, що скіфи, серед яких були і слав'янські племена, ще до приходу в Причорномор'я сарматів (близько 2400-2300 рр. тому) почали запроваджувати овес в культуру поряд з іншими зерновими культурами.

Із перенесенням основних культур на північ та гірські райони овес, як менш вибагливий, краще пристосувався до нових умов вирощування, витиснувши основні культури, став самостійною культурою, яку почали вирощувати для харчування. Так у різних місцевостях увійшли в культуру різні форми вівса.

За твердженням Жуковського, овес увійшов в культуру із посівів полби (*Friticum dicocum*) – первинної хлібної культури, яка була основною серед продовольчих культур Середньої Азії. Де б не вирощувалась полба, вона завжди засмічена полб'яними вівсами, що належать до виду *Avena sativa*. Полб'яні посіви увійшли до культури завдяки природному добору за поширення її на північ. Із полб'яних вівсів на Фаленській дослідній станції виведений сорт Червоний.

Овес Євразії не має одного походження і представлений трьома географічно віддаленими видами (*A safiva*, *A bisantina*, *A strigosa*), жоден з яких не зустрічається в дикому стані і походження яких невідоме.

Овес пройшов довгий шлях від первинних примітивних форм до сучасних сортів високої культури землеробства.

Досягнення. Селекційну роботу з вівсом на Україні розпочала у 1886 році Немерчанська сортовипробувальна станція. Виведені нею сорти – Немерчанський найраніший та Херсонський Рихлик довгий час вирощувались на південному заході України, а нині використовуються селекціонерами різних країн у селекції вівса.

На 2009 рік районовано по Україні 19 сортів вівса, чотири з яких – іноземні. Успішно зі створення сортів працює Носівська селекційно-дослідна станція (9 сортів): Чернігівський 27, Чернігівський 28, Деснянський, Ранньостиглий, Славутич, Райдужний, Нептун, Зірковий, Парламентський. Врожайність створених сортів складає від 5 до 7 т/га зерна на сортодільницях та господарських посівах. Зернокормовий сорт Чернігівський 28 перед викиданням волоті може мати врожайність зеленої маси в чистому посіві 25-40 т з гектара. Інститут землеробства і тваринництва Західного Регіону України має три сорти: Львівський 1, Ант і Аркан – врожайні, з доброю якістю зерна. По одному сорту мають установи: Інститут зернового господарства, його Синельниківська селекційно-дослідна станція, Верхняцька селекційно-дослідна станція Інституту цукрових буряків.

Потрібно відмітити як недолік в роботі селекційних установ відсутність сортів для півдня України.

В останні роки у світовому землеробстві спостерігається тенденція скорочення посівних площ вівса. Світові площі під вівсом зменшились на 26 млн га і становлять 12 млн га. Перше місце по площах посіву (3,34 млн га) займає Росія і також з виробництва зерна вівса (4665 тис.т).

В Україні площі сягають 0,55 млн га. Найвища врожайність вівса була в 1999 році (2,6 т/га) і в 1993 році (2,9 т/га), тоді як Німеччина і Франція мають по 4-5 т/га.

На харчові цілі у світі використовується 16-17 % і більше виробленого зерна. В таких країнах як Данія, Великобританія, Німеччина використання зерна вівса для задоволення харчових потреб людини складає 20 % виробництва. В Росії на харчові цілі використовується тільки 9-12 % валового збору, а в Україні – 5-8 %.

Поряд з вівсом плівчастим, все більшого значення для сільськогосподарського виробництва і переробної промисловості набуває голозерний овес, який може використовуватись на харчові і кормові цілі без попереднього оброблення, що знижує затрати і собівартість продукції. В Україні районовано три іноземних сорти: Абель (Чехословаччина), Самуель і Соломон (Франція). Селекцією голозерних

сортів в Україні займається Носівська селекційно-дослідна станція. Голозерні сорти станції проходять державне випробування.

Завдання селекції. В Україні овес вирощують в різних екологічних зонах, для яких потрібно створювати відповідні сорти. Лісостепова зона сприятлива для культури вівса в зв'язку з достатньою вологістю і помірними температурами. Але овес тут на високому агрофоні вилягає, тому важливим завданням для цієї зони є виведення сортів, чутливих до родючості ґрунту, стійких до вилягання і ураження грибними хворобами, з доброю якістю продукції. Враховуючи загальний напрям інтенсифікації землеробства, для засушливої зони Степу також необхідно створювати сорти інтенсивного типу степної екології. В цих умовах першочерговим завданням є рішення проблеми посухостійкості і здатності рослин в засушливих умовах використовувати підвищені дози мінеральних добрив. Стійкість до вилягання хоч і не має рішучого значення, але її також треба брати до уваги, оскільки в роки із крайньою вологозабезпеченістю овес може вилягати.

Для північного Степу, враховуючи, що і ця зона підпадає під періодичні посухи, треба створювати сорти, які у сприятливі за опадами роки давали б максимально можливий урожай. У засушливі роки врожайність таких сортів має бути не нижча ніж у степових посухостійких. Отже, сорти інтенсивного типу за помірного зволоження повинні мати кращі якості степових і західноєвропейських сортів і відрізнятися від останніх високою пластичністю до умов вирощування.

Напрямок в селекції вівса – визначається завданнями, поставленими перед селекціонерами, а також ґрунтово-кліматичними умовами. Найбільш важливі напрями: селекція на урожайність та якість зерна, на стійкість проти вилягання і пошкодження хворобами, посухостійкість, тривалість вегетаційного періоду.

Селекція на урожайність. Важливими факторами, за якими характеризують урожайність сорту, є, головним чином, кількість рослин, стебел та волотей на гектарі і складові елементи структури врожаю – продуктивна кущистість, кількість та маса зерен у волоті, маса 1000 зерен. Між урожаєм зерна і озерненістю волоті існує чітка кореляція ($r = 0,75-0,86$), тому в селекції на продуктивність слід достовірно йти шляхом збільшення кількості зерен у волоті й частково крупності зерна за доброго виживання рослин, які забезпечують досить високу густоту посіву.

Елементи структури врожаю є сортовими ознаками і змінюються під впливом зовнішніх умов. Зміни характеризують біологічну пластичність сорту.

Кількість колосків у волоті залежить від умов вегетації в період формування генеративних органів. У найбільш засушливі роки кількість колосків зменшується. Крупність зернівок вівса сильно варіює як в середині колоска, так і в середині волоті, на що більшою мірою впливають умови вирощування, а також сортова детермінованість.

Кількість рослин в агроценозі – один з основних показників урожайності сорту, хоч їх густина регулюється нормою висіву насіння, проте під час вегетації вона змінюється.

На урожайність вівса впливають два показники: 1) загальний біологічний урожай (повітряно-суха біологічна маса); 2) економічний урожай (урожай зерна). Відношення урожаю зерна до біологічного складає індекс врожаю. Цей показник з його багатьма ознаками, які визначають урожай вівса, є дуже цінним для селекції.

Розель і Фрей встановили, що спадковість індексів врожаю, маса зерна та рослин приблизно однакова й коливається залежно від умов вирощування ($H = 50-65\%$). Генотипова кореляція між індексом урожаю і масою зерна – 0,42, індексом урожаю і масою рослин – 0,07. Це вказує, що безмежний добір на урожайність зерна може призвести до збільшення біологічної маси рослин. Нині велике значення має збільшення індексу врожаю, тобто виходу зерна щодо загальної маси.

Сорти різних екологічних груп мають різну структуру врожаю. За даними багатьох учених, більш висока врожайність нових сортів зумовлена їх здатністю за тією ж густиною стеблостою, що й у старих, формувати більш продуктивну волоть.

Селекція на низьку плівчастість. У процесі селекції вівса прагнуть знизити вміст плівок (квіткових лусок), оскільки їх поживні якості є низькими. Вони містять мало білка (1,1–3,2 %) і жиру (0,50–0,97 %), багато клітковини (25,3–34,6 %). У реєстрованих сортів в Україні амплітуда мінливості цієї ознаки коливається від 20 до 35 %, рідко більше. Плівчастість перших зерен більша, ніж інших. Відсотковий вміст плівок залежить від розміру і маси зернівок і товщини плівок (колоскових лусок). Плівчастість пов'язана зі зміною маси зернівки. В роки із поганим наливом зерна маса зернівки зменшується, а плівчастість збільшується, змінюється вона по роках в одному і тому ж пункті. Але за всієї мінливості плівчастість є сортовою ознакою.

Відсоткова спадковість плівок має полігенний характер, можливе виділення трангресій за цією ознакою. Плівчастість зерна пов'язана з розмірами плівок, їх довжиною та товщиною. Встановлена позитивна кореляція між масою соломи, тобто силою вегетативного росту, і плівчастістю зерна. Низьку плівчастість (19-24 %) мають колекційні зразки К-12207 (Румунія), К-1 2575 (Болгарія), К-12333, К-12338, К-12789, К-12937, К-12964 (США) та ін., які можна використовувати в селекції на низькоплівчастість.

За несприятливих умов під час цвітіння вівса на рослинах можуть виникати подвійні зерна. Вони утворюються із двох квіток квіткового колоса, в якому не розвинута або слабо розвинута зернівка першої квітки, при цьому зовнішня квіткова луска охоплює друге зерно. Таким чином, в подвійному зерні за однієї зернівки (другої квітки) є чотири квіткові луски, дві першої та дві другої квітки. Посівні й кормові якості подвійних зерен низькі, тому наявність їх в сорті небажана. На-

явність подвійних зерен є спадковою негативною ознакою і за селекції на якість зерна зразки з подвійними зернами потрібно бракувати.

Селекція на стійкість проти вилягання. Менш вилягають сорти із короткою грубою соломиною, товстими і короткими нижніми міжвузлями (висота рослини 70-90 см), але і серед більш високорослих (90-120 см) зустрічаються сорти, які не вилягають. На основі анатомічного вивчення в умовах Ленінградської області виявлено комплекс ознак, характерних для стійких до вилягання сортів: значна виповненість стебла, сильний розвиток механічної тканини, товстіші оболонки кліток склеренхіми, сильне здерев'яніння тонкостінної паренхіми.

Чим коротші другі міжвузля знизу і зверху та чим товстіший діаметр другого міжвузля, тим стійкіший сорт до вилягання.

Найбільш стійкі до вилягання короткостеблові сорти: Ангус, Марія (Великобританія), Вігор, Ведетта (Бельгія), Рекорд, Етзел (Німеччина), Д-101, Д-104 (Перу), Манго, Мапуру (Нова Зеландія) (Кремкова та ін., 1986).

Оскільки відмічений зв'язок між висотою рослин, довжиною верхнього міжвузля і стійкістю до вилягання, а також позитивний зв'язок висоти і продуктивності рослин, є підстава вважати, що для селекції будуть мати цінність зразки, які об'єднують в собі добру продуктивність з довгою соломиною і коротким верхнім міжвузлям. В цьому відношенні цікавий сорт Фрезер, який має відносно довгу соломину (до 100 см), коротке верхнє міжвузля (31 см) і відмічений як урожайний.

Міцну соломину та високу стійкість проти вилягання мають сорти: Ригіда, Стайленд (Франція) Ангус і С-172 (Англія), Компакт, Оттер і Бронко (США), Екводора (к 11811, 11815, 11818, 11277) та ін. За врожайністю вони поступаються реєстрованим сортам і представляють інтерес лише як вихідний матеріал для селекції.

Селекція на посухостійкість. Овес – рослина вологолюбна, але сорти різних екологічних типів по-різному реагують на нестачу вологи в ґрунті. Високою посухостійкістю характеризуються крупнозерні сорти Ірвін і Сван з Австралії, Меза зі США, а також К-11576 (Чилі), К-11797, 11800, 11806 (Перу), Мона із Бельгії, Фрезер із Канади.

Посухостійкими є сорти із подовженим періодом сходивиколошування: Культурний, Фаленський, Синельниківський-15 та ін. (Хариков та ін., 1984). Донорами посухостійкості також є: Іншимський-14, Грета, Фалей, Флама, Бізантіна 11.

Між урожайністю та довжиною вегетаційного періоду у продуктивних зразків США й Канади відмічена кореляційна залежність, пов'язана з періодом сходивиколошування, а зв'язок з періодом виколошування-дозрівання недостовірний. І навпаки, відмічена достовірна позитивна кореляція між масою 1000 зерен і періодом виколошування-дозрівання.

У Поліссі й Лісостепу поширені сорти середньостиглі. Як вихідний матеріал для створення середньостиглих сортів можна використовувати високопродуктивні колекційні зразки (600-780 г/м², К-12361, 12557 (СРСР), К-15579 (Данія), 11908, 12566 (Швеція), К-11721 (Бельгія), К-11841 (Франція), К-11728 (Австрія), 12167 (Німеччина) та ін.

Селекція на стійкість до хвороб. Найбільш поширені хвороби вівса – корончаста листова іржа, стеблова лінійна іржа, летюча сажка. Найбільшу цінність (як вихідний матеріал) під час виведення імунних сортів представляють сорти із груповою стійкістю проти іржі: Келсі, Фрезер, Бонкі, Кохмен, Аламах, які поряд з повною польовою стійкістю до корончастої і стеблової іржі відзначаються і високою врожайністю. Стійкість сортів до хвороб успадковується.

Донорами стійкості до стеблової іржі слугують сорти Гарланд, Годрільд, Додж.

Як донори стійкості до корончастої іржі можна використати сорти: Гарланд (К-11401), Гардфільф (К1392), Фультекс (К-9969) Норман (К-6903), виділені Л.В. Корольовою в Інституті фітопатології (Росія).

В останні роки для більш успішної боротьби із хворобами селекціонери США створюють багатолінійні сорти, які являють собою популяції фенотипово однакових стосовно основних біологічних і господарських ознак, але різняться генами резистентності до хвороб різних збудників.

5.2. Генетика

Рід *Avena* включає близько 70 видів, із них – 5 культурних, інші – бур'яни і дикі.

Диплоїдні види (2n-14) – овес піщаний (*strigosa*) і філогенетично близький до нього дикий овес (*A. Hirtula Lagassa*) та ін. мають геном А. У тетраплоїдних видів (2n-28) – вівса абіссинського (*A. Abyssinika*), дикого вівса бородатого (*A. Barbata polt*) – геном АВ, причому геном А в тетраплоїдів гомологічний геному А диплоїдів. Гексаплоїдні види (2n-42) – овес посівний (*A. sativa*) і візантійський (*A. Bisantina*), вівсюг звичайний (*A. fatua*), вівсюг південний (*A. Ludoviciana*), вівсюг істериліс (*A. Sterilis*) мають геном АСД. Генома В тетраплоїдних видів у гексаплоїдних немає.

Успадкування деяких ознак. Голозерність. Голозерність у вівса успадковується комплексно з багатоквітковістю колоска і його видовженістю. За схрещування голозерних і плівчастих форм у рослин першого покоління спостерігається мозаїчне розділення ознак: на одній і тій же волоті знаходяться колоски, типові як для голозерного, так і для плівчастого вівса.

Ознака голозерності детермінується декількома генами. Ген 1 контролює прикріплення плівки до зернівки. В домінантному гомози-

готному стані він обумовлює голозерність вівса, в рецесивному (пп) – плівчастість. Три допоміжних гени (2, 3, 4) взаємодіють з геном 1, їх сумісна дія (комбінований ефект) встановлює ступінь голозерності. Вторинні за значенням гени 2 і 3 в домінантному гомозиготному стані посилюють ефект головного гена, проявляючи неповне домінування. Модифікуючий ген 4 в домінантному гомозиготному стані за гетерозиготності по головному гену визначає плівчасте зерно.

Повністю голозерні волоті – це тільки домінантні зиготи по гену 1 і генам-модифікаторам. Неоднозначний характер розщеплення у вивчених гібридах підтверджують висновки про складність генетичного контролю голозерності. Відхилення від типового за моногібридного схрещування відношення 3:1 пов'язані з тим, що одночасно із розщепленням по головному гену має місце розщеплення по генах-модифікаторах.

Прояв голозерності буває рідко повним тому, що майже всі сорти голозерного вівса мають невелику долю плівчастих зерен (Jenkins, 1969). Досліди з голозерним вівсом у Фінляндії показали, що вміст плівки у різних сортів голозерного вівса коливається від 1 до 6 %, хоча у деяких він досягає 13 %. Селекція дозволяє скоротити вміст плівчастих зерен, у сучасних сортів він може бути менше 1 % .

Веgetаційний період. З умовами вегетації і довжиною вегетаційного періоду пов'язані такі важливі показники, як продуктивність, якість зерна, схильність до ураження хворобами і шкідниками. Довжина вегетаційного періоду визначається генотипом сорту, сукупністю зовнішніх умов, в яких проходить його розвиток.

Скоростиглість – це домінантна, або не повністю домінантна кількісна ознака, контрольована полігенами. Деякі вчені вказують на частковий прояв позитивної і негативної трансгресії за цією ознакою.

Успадкування ознаки довжини періоду "сходи-дозрівання" визначається адитивними ефектами генів, що дозволяє вести добір за цією ознакою уже в ранніх поколіннях гібридних популяцій. Виявлена позитивна кореляція ($r = +0,92, +0,93$) між довжиною і кількістю міжвузлів стебла. Пізні форми мають більшу кількість міжвузлів.

Білки. Для вівса найкраще співвідношення амінокислот пояснюється тим, що домінуючими фракціями білка в зерні є глобуліни. У високолізинових і високобілкових сортах відмічений позитивний зв'язок між вмістом білка і лізину в зерні, причому мінливість вмісту лізину набагато менша.

Овес середземноморський може бути добрим вихідним матеріалом за селекції на підвищення вмісту білка в зерні, оскільки ця ознака легко передається нащадкам. В дослідженнях з різними плівчастими і голозерними вівсами встановлено наявність негативної кореляції (у плівчастих $r = 55$, у голозерних $r = 0,62$) між білком і продуктивністю, між крупністю зерна і вмістом білка в ньому.

Продуктивність волоті. Ознака «продуктивність волоті» складається з двох компонентів: кількість зерен у волоті і маси 1000 зерен, головну роль у формуванні продуктивності волоті має її озерненість. Дослідженнями встановлена висока позитивна кореляція між цими ознаками ($r = 0,73-0,86$). Але величина цього зв'язку може коливатися залежно від сорту і погодних умов, особливо в період формування колосків і у фазі цвітіння.

Кількість колосків у волоті залежить від умов вегетації в період формування генеративних органів. У найбільш засушливі роки кількість колосків скорочується. Крупність зернівок вівса сильно змінюється як в середині колоска, так і в середині волоті, на що більшою мірою впливають погодні умови, а також сортова детермінованість. Щодо впливу крупності зерна на продуктивність волоті існують значні розбіжності.

Для плівчастих і голозерних сортів встановлено середній або тісний достовірний зв'язок між ознакою «маса зерна з волоті–кількість зерна у волоті» ($r = 0,5-0,98$), тоді як у ознак «маса зерна з волоті–маса 1000 зерен» коефіцієнти кореляції низькі або середні у сприятливі роки для їх формування. Для ознаки «кількість зерен у волоті–маса 1000 зерен» відмічено слабкий зв'язок.

На рівень продуктивності вівса значний вплив має не тільки фактор «рік», але і фактор «місце вирощування». Коливання врожайності пов'язане, в першу чергу, з різними умовами вегетації, кліматичними і погодними особливостями і строками проходження фаз онтогенезу.

Жир. Жирність характеризується полігенністю генетичного контролю ознаки, яка проявляє неповне домінування, має адитивний характер генів і достатньо високий рівень успадкування. В дослідженнях висока врожайність поєднувалась з низьким вмістом жиру і зумовлена тим, що збільшення вмісту жиру потребує більшої ефективності фотосинтезу і скорочення частки, яка приходить на формування врожаю зерна. Великий відсоток жиру в зерні, яке йде на переробку й харчові продукти, небажаний. Жири легко окисляються, що сприяє зіркненню продуктів.

Кормове зерно, навпаки, повинно мати в своєму складі підвищений вміст жиру. За вмістом жиру зерно вівса переважає всі зернові культури. Максимальний вміст його – 16,4 % (на голе зерно) – виявлено у середземноморського вівсюга (К-17). Високий вміст жиру в зерні (8-10 %) є у місцевих зразках: К-1975, К-10778, К-112266, К-112267, К-11201 та ін., які потрібно використовувати у селекції на вміст жиру.

Короткостебловість. У різних видів вівса описано і класифіковано вісім генів короткостебловості, з яких п'ять (DW1-DW5) не мають практичного використання, бо призводять до екстремальної карликовості, низької стійкості проти хвороб.

Інші три гени (DW6, DW7, DW8) впливали на довжину міжвузлів і виявляли свій вплив на порушення синтезу гіберелінів. Хоч деякі

лінії, які несуть домінуючий ген DW6, можуть підвищувати врожайність, але використання таких генотипів обмежене через зниження у них розмірів зерна, його якості.

Низька врожайність зерна короткостеблових сортів пояснюється структурою волоті – меншою кількістю колосків і зерен у ній.

У короткостеблових сортів процес фотосинтезу протікає на більш низькому рівні через невеликий індекс листової поверхні.

У сухі роки через меншу біомасу коренів сорти не можуть повністю реалізувати свій генетичний потенціал.

5.3. Вихідний матеріал

Вихідним матеріалом для селекції вівса є місцеві та селекційні сорти, гібриди, мутанти, дикі форми та велика різноманітність видів із колекції Національного центру генетичних ресурсів України. Яким би способом не був одержаний вихідний матеріал, в ньому обов'язково потрібно проводити добір відповідно до основної селекційної роботи.

Світова колекція по вівсу, яка знаходиться у ВІР (Росія), нараховує 12 тисяч зразків. Тут зібрані у великій кількості сорти різних країн з цінними селекційними ознаками, бур'янисто-польові і дикі вівси.

Групуючи місцеві сорти на аборигенні і натуралізовані, М.М. Кулешов відокремлює важливі в селекційному відношенні старі місцеві селянські вівси. Він вважав, що серед посівних вівсів України не вдається з достовірністю назвати жодного сорту, який можна віднести до одвічних, аборигенних для досліджуваного району. Такі вівси були "приховані" під назвою місцевих, серед яких є багато привезених.

Скороспілі степові сорти із південного заходу України використовувались як вихідний матеріал для селекції на Немерчанській сортовипробувальній станції, а також селекціонерами США і Англії.

Як вихідний матеріал для селекції на врожайність бажано використовувати українські продуктивні сорти: Миронівський 29-484, Херсонський Рихлик, Немерчанський самий ранній, а також місцеві зразки Полтавської та інших областей України і АР Крим – 3762, 9349, 9392, 9467 та ін., плівчастість яких коливається від 24 до 28%. На сьогодні як вихідний матеріал цінними є внутрішньовидові і міжвидові гібриди, а також штучні мутанти.

5.4. Методи селекції

Гібридизація. Добір батьківських форм для схрещування здійснюється з конкретними селекційними завданнями і великою мірою визначає успіх, але проведення схрещування – це тільки початок селекційної роботи.

Простий гібрид, одержаний від схрещування двох сортів, несе в собі спадкові особливості обох батьків. У гібридів нерідко спостерігається явище трангресії, тобто поява форм, у яких будь-яка ознака виражена сильніше, ніж у батьківських форм. Добір рослин з більш чітко вираженими господарсько-цінними ознаками може дати добрі результати. Від схрещування сорту Чернігівський 83 з колекційним зразком 11613 (США) і наступним індивідуальним добором виведений сорт Чернігівський 27, який за врожайністю і стійкістю проти хвороб переважав обидві батьківські форми.

Методом складної гібридизації виведений сорт Райдужний. Материнською формою слугував сорт Чернігівський 27, який схрещений з високоврожайним голландським сортом Астор, нестійким до ураження корончастою іржею. Індивідуальні добори з гібридного матеріалу дали добрі результати.

Стойкість сортів вівса до хвороб успадковується, тому сорти і форми, імунні до хвороб, слід використовувати для добору та гібридизації. За селекції на стійкість до хвороб використовуються схрещування кращих високопродуктивних, найбільш пристосованих до місцевих умов реєстрованих сортів із сортами інших регіонів, які мають високу стійкість до хвороб. Щоб зберегти комплекс господарсько-цінних ознак реєстрованого сорту, використовують зворотні схрещування (бекроси). Методом насичувальних схрещувань у Швеції виведений сорт Вейбуллс 16627. Батьківськими формами слугували високопродуктивний, стійкий до вилягання голландський сорт Кондор, який у Швеції займав великі площі посіву, і малопродуктивний в умовах Швеції, але стійкий до корончастої іржі сорт Клінтленд 60 зі США. Внаслідок п'яти бекросів та індивідуальних доборів створений новий сорт Вейбуллс 16627, який не відрізняється за морфологічними і господарсько-цінними ознаками від Кондора, але має стійкість до корончастої іржі від сорту Клінтленд.

Сорти для схрещування підбирають за екологічним принципом, які мають різне географічне походження.

Деякі дослідники рекомендують проводити добір за елементами структури врожаю. При цьому схрещують сорти, які доповнюють один одного за рядом ознак і властивостей.

Сорт Чернігівський 28, одержаний від схрещування сортів Лібертас і Льговський 1026, який об'єднав в собі такі ознаки, як стійкість до вилягання від сорту Лібертас і стійкість до хвороб від сорту Льговський 1026. При цьому підбирають батьківські форми з найменшою кількістю негативних ознак. Як і по інших культурах, в селекції вівса застосовуються також східчасті і складні схрещування.

Методи добору. За селекції вівса використовують, головним чином, багаторазовий індивідуальний добір, рідше масовий. Нині всі сорти, які реєстровані в Україні, виведені методом індивідуального добору.

Добір починають з другого або третього покоління за комплексом господарсько-цінних ознак.

У Швеції і Фінляндії в селекції вівса застосовується метод пересіву гібридних популяцій, за якого перший добір (він може бути єдиним) проводять в четвертому-шостому поколіннях. Більшість селекціонерів вважають, що добір у більш пізніх поколіннях доцільно проводити за міжвидових схрещувань, оскільки в старших поколіннях збільшується кількість константних форм.

Метод роздільної сівби насіння (педігри). Метод роздільної сівби насіння полягає в наступному. Кожну рослину першого покоління збирають і обмолочують окремо, їх насіння зберігають в пакетах також ізольовано і висівають на наступний рік на окремих ділянках поряд. У другому поколінні йде розщеплення, тому кожний окремий нащадок являє собою гібридну популяцію. Добір починають проводити у другому поколінні. Рослини, відібрані для майбутньої роботи з нащадками, знову індивідуально обмолочують і висівають окремо. У третьому поколінні, якщо формотворчий процес продовжується у нащадків, з ними проводять роботу так само, як і в попередніх поколіннях. Якщо під час польових і лабораторних аналізів який-небудь нащадок виявиться константним, то все зерно рослин після роздільного обмолоту висівається в розсадники для виявлення однорідності.

Цей метод є трудомістким і потребує великих масштабів роботи, тому багато селекціонерів застосовують його в різних модифікаціях. Наприклад, друге і третє покоління можна пересівати 4-5 років, а потім зробити кінцеве оцінювання константності. Інші селекціонери проводять одноразовий добір у другому поколінні і кращі лінії схрещують між собою.

Міжвидові схрещування. Посівний і візантійський вівси мають однакову кількість хромосом ($2n = 42$) і легко схрещуються між собою. Цінність деяких форм візантійського вівса в селекційному відношенні полягає в їх солевитривалості, стійкості до посухи (в період наливу зерна), крупнозерності. Деякі форми цього вівса з Алжиру, Тунісу, Марокко мають комплексний імунітет до летючої сажки, корончастої і стеблової іржі. Сорти США Рапіда і Майза, одержані внаслідок схрещування візантійського вівса зі звичайним вівсюгом (*A. bisantina* x *A. fatua*). Обидва сорти універсального призначення, використовуються на зерно, сіно і пасовищний корм, стійкі до корончастої і стеблової іржі.

В Канаді ряд ліній вівсюга (*A. Sterilis*) використовують для гібридизації з культурними видами у селекції на стійкість проти корончастої іржі. В зерні деяких форм цього виду є до 20 % білка, так що овес Стериліс селекціонери використовують в селекції також на якість зерна.

Представляє інтерес схрещування посівного вівса з піщаним через стійкість останнього до грибних захворювань і невимогливість

до ґрунтів. Овес піщаний має в соматичних клітинах 14 хромосом і одержати плодючі гібриди від схрещування із 42-хромосомними видами можливо лише шляхом поліплоїдії, тобто подвоєння у нього кількості хромосом.

Мутагенез. Появу мутацій в природних умовах вчені спостерігали давно, але більша їх частина не має практичного значення. До спонтанних мутацій належать фатуоїди з ознаками вівсюга, які на сортових посівах потрібно видаляти.

Штучний мутагенез знайшов широке застосування в селекції пшениці, ячменю та інших культур, проте в селекційній роботі з вівсом цей метод використовується обмежено.

У США, внаслідок опромінення тепловими нейтронами насіння вівса і наступним добором одержаний стійкий до вилягання і стеблової іржі сорт Флорида.

У Краснодарському НДІ сільського господарства під час обробки мутагенами насіння сорту Краснодарський 73 і наступним індивідуальним добором з мутантів створений сорт вівса Зелений, а один із мутантів сорту Орел став вихідним матеріалом сорту Білозерний.

Для одержання позитивних мутацій потрібно проводити значний обсяг селекційної роботи.

5.5. Методика і техніка селекційного матеріалу

Селекційний процес ведеться за схемою, прийнятою для самозапилувачів (розсадники вихідного матеріалу, селекційний, контрольний, конкурсний і виробничі та державне сортовипробування).

У розсадник вихідного матеріалу входять: колекційний, гібридний і гібридизаційний. Технічні прийоми, які застосовуються під час сівби, догляду, браковки і оцінювання селекційного матеріалу, збирання рослин з розсадників і сортовипробувань, схожі із прийомами ячменю та пшениці.

Техніка схрещування. Відсоток успішних схрещувань за штучної гібридизації залежить від генетичної близькості схрещуваних форм, ступеня зрілості пилку і приймочок, погодних умов в період кастрації, опилення і кваліфікації виконавця. Але навіть за наявності достатнього досвіду у виконанні роботи результативність схрещування залишається низькою, що пов'язано з морфологічними і біологічними особливостями культури (3-50%).

Каструють крупні, добре розвинені (перші) квітки колосків. У волоті для схрещування беруть 7-12 колосків. Не слід брати багато колосків, бо вони різновікові і в молодих квітах тканини настільки ніжні, що під час кастрації пошкоджуються.

Кастрацію проводять таким чином: притримуючи лівою рукою колосок біля його основи пінцетом, тримаючи його у правій руці,

розсовуюють і видаляють із колоска другу та третю квітки. Потім в нижню квітку, між зовнішньою і внутрішньою квітковими лусками, вводять зімкнуті кінці пінцета в середині квітки, кінці трохи розводять і, захопивши пиляки, виймають їх із квітки, всі три зразу або по черзі. На кастровану волоть надівають пергаментний ізолятор. Для запилення ізолятор знімають, потім надівають знову і залишають на волоті до збирання. На ізоляторі зверху пишуть назву материнських та батьківських сортів, нижче – дату кастрації.

Деякі селекціонери застосовують іншу методику кастрації: із першої квітки, яка залишається на волоті після видалення другої і третьої, послідовно видаляють внутрішню квіткову луску і пиляки першої квітки. Таке визволення генеративних органів відкриває вільний підхід до них і дає можливість видалити пиляки, не пошкодивши інші частини квітки. Застосування цієї методики кастрації вівса сприяє одержанню більш виповнених гібридних зерен, підвищенню їх зав'язування.

5.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу

У селекції вівса окремі ознаки оцінюються наступними методами.

Посуhostійкість. Найбільш точні дані можна одержати в польових умовах або за використання фітотрону. В умовах засухи особливе значення має визначення таких показників, як в'янення рослин, виповненість зерна, пустозерність, маса 1000 зерен, урожайність зерна з ділянки. Візуальне оцінювання посуhostійкості визначається за п'ятибальною шкалою ВІР.

Крім старанних спостережень в полі, слід закладати досліди за строками сівби, а для визначення пластичності сорту проводити випробування на різних агротехнічних фонах і ґрунтово-кліматичних умовах. Кінцевим оцінюванням посуhostійкості є ступінь зниження врожайності у посушливі роки порівняно із вологими.

Якість зерна. Вміст білка в зерні в Державному випробуванні визначають класичним методом (за К'ельдалем). Плівчастість встановлюють у разі ручного обрушення плівок із зерна, вирівняність зерна, маси 1000 зерен, натури, круп'яні якості – в лабораторних умовах.

Урожайність. На перших етапах селекційного процесу рослини оцінюють за продуктивністю, а на більш пізніх випробуваннях – за величиною врожаю з одиниці площі.

Під час проведення доборів велике значення має знання кореляцій між урожайністю і різними ознаками, за якими ведеться добір. Найбільш ефективними у створенні цінних генотипів є добір по ознаках: кількість зерен, маса зерна з волоті, рідше – маса 1000 зерен.

Стійкість до хвороб. Стійкість до корончастої іржі виявляють через 12 днів після виколошування, або у фазі молочної стиглості на двох верхніх листках по шкалі № 2 (площа листка у відсотках зайнята пустулами іржі). Ураження рослин стебловою іржею встановлюють по шкалі № 1. Відсоток ураження летючою сажкою визначають підрахунком пошкоджених рослин перед збиранням. Найкраще оцінювання стійкості до хвороб робити на інфекційних фонах, які селекціонери створюють для роботи.

Стійкість до вилягання і осипання. Стійкість до вилягання оцінюють візуально за дев'ятибальною шкалою, як правило, в два строки: в період вегетації і перед збиранням. Стійкість до осипання у разі перестою на корню – через 5-10-15 днів.

Придатність до механізованого збирання того чи іншого сорту віса залежить від висоти рослин, стійкості до вилягання. Оцінювання селекційних номерів за висотою рослин має суттєве значення, оскільки визначає можливість комбайнового збирання нового сорту.

Особливо сильно знижується висота від весняних посух. В умовах Полісся переважає стебловий тип вилягання, пов'язаний з недостатньою міцністю нижніх міжвузлів соломини, тому бракуванню номерів за цим показником приділяється велика увага.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що Вам відомо про походження віса?
2. Які досягнення зі створення сортів віса в Україні?
3. Назвіть загальні завдання селекції віса.
4. Який існує зв'язок між вегетаційним періодом і урожайністю?
5. Назвіть види віса та їх геноми.
6. Як схрещуються види віса?
7. Як успадковується голозерність?
8. Який кореляційний зв'язок між елементами волоті?
9. Як проходить гібридизація у віса?
10. За якими ознаками оцінюється селекційний матеріал?

Література

1. Баталова Г.А. Овес. Технология возделывания и селекция / Г.А. Баталова.– Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2000. – 206с.
2. Генетика культурных растений: кукуруза, рис, просо, овес / Г.Е. Шмараев, А.П. Подольская, И.Н. Голубовская и др.; под ред. В.Ф. Дорофеева и др.; ВАСХНИЛ, ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова. – Л.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
3. Культурная флора. – М.: Колос, 1975. – Загл. на доп. тит.л.: Flora of cultivated plants. – Т. 2: Овес / Н.А. Родионова и др. Ред. В.Д. Кобылянский, В.Н. Солдатов. – 1994.
4. Лизлов Є.В. Основні напрями і методи селекції віса. – Селекція і насінництво / Є.В. Лизлов. – К., 1991. – № 5.

6. СЕЛЕКЦІЯ КУКУРУДЗИ

Дзюбецький Б.В. – академік НААНУ

6.1. Походження і розповсюдження

Кукурудза – одна з небагатьох культур тропічного походження з надзвичайно широким спектром зразків за довжиною вегетаційного періоду. Пластичність цієї ознаки дозволила їй завоювати країни в зонах з помірним кліматом, а пізніше і в більш північних широтах. За валовим світовим виробництвом зерна (790 млн т в 2009 р.) кукурудза займає перше місце серед усіх зернових культур.

Безперечними лідерами у виробництві зерна кукурудзи є США та Китай, на долю яких припадає майже 60 % світових обсягів цієї культури. В Європі найбільші її площі посіву сконцентровані у Франції, Італії, Сербії, Румунії, Україні.

Спектр використання кукурудзи різноманітний. За даними Всесвітньої продовольчої та сільськогосподарської організації при ООН (ФАО), зерно і сама рослина є сировиною для одержання майже 3500 видів продукції. Вміст основних хімічних сполук в зерні кукурудзи становить: крохмалю – 70-75 %, жиру – 5 %, білка – до 15 %. Завдяки цьому кукурудза вважається основною культурою для універсального продовольчо-кормового використання. Кукурудзяне зерно є сировиною для хлібопекарної, пивоварної, спиртової, крохмало-патокової промисловості. Кукурудза – чудова овочева культура, качани якої в молочно-восковій стиглості вживають у вареному та смаженому вигляді. Овочеву кукурудзу використовують у кондитерській і консервній промисловості. Сучасна медицина та фармакологія використовують кукурудзяні приймочки і масло.

Батьківщина кукурудзи – Центральна Америка (Мексика, Гватемала), зона тропіків, субтропіків, де її вирощували ще 10 тис. років тому. Перше коротке повідомлення про нову зернову рослину було зроблено Колумбом зразу після відкриття ним Америки.

Кукурудза – трав'яниста, однорічна, однодомна, різностатева, перехреснозапильна рослина, належить до родини м'ятликових (*Poaceae*), або злакових (*Graminea*), підтриби *Tripsacine C. Presl.* (раніше триба *Maydeae*). Ця триба включає вісім родів, п'ять з яких спільного походження, далекі за комплексом ознак від кукурудзи і практичного значення не мають. Три роди за походженням з американського континенту: *Zea L.*, має найбільше значення; *Tripsacum* (тріпсакум) використовують як кормову культуру; *Euchlaena* (теосинте), напевне, найбільш близький дикий співродич кукурудзи, тому що легко схрещується в природних умовах та в експерименті.

Рід *Zea L.* є монотипним і представлений єдиним видом *maus* ($2n=20$) – кукурудза. Вид *Zea mays L.* за плівчастістю, будовою та консистенцією зерна поділяють на 7 основних підвидів: кремениста (*indurate* (Sturt.) Zhuk.), зубоподібна (*indentata* (Sturt.) Zhuk.), крохмалиста (*amylacea* (Sturt.) Zhuk.), розлусна (*everta* (Sturt.) Zhuk.), цукрова (*saccharata* (Koern.) Zhuk.), воскоподібна (*ceratina* (Kulesh.) Zhuk.) та плівчаста кукурудза (*tunicate* (St. Hil.) Zhuk.). Деякі автори виділяють окремо крохмалисто-цукровий і кременисто-зубоподібний підвиди, були пропозиції виділити в окремий підвид високолізинові форми o_2 та fl_2 . Співробітниками ВІР запропонована класифікація, заснована на 5 підвидах, тому що воскоподібний та плівчастий підвиди розглядаються як мутантні форми крохмалистої і кременистої кукурудзи (ген *ix* – воскоподібна та гени *T* і *Z* – плівчаста). Моногенний мутантний підвид цукрова кукурудза зберіг ранг підвиду завдяки старовинному походженню та наявності природного ареалу. Кожний підвид об'єднує від 5 до 21 різновидів, які поділяються на декілька сортотипів.

Сучасна різноманітність кукурудзи розділена на дві гілки: генотипи помірного клімату та тропічного, які дуже різняться за морфобіологічними ознаками. Зокрема, для зразків помірного клімату властива скоростиглість, холодостійкість, фотоперіодизм довгого дня та ін., тоді як тропічні зразки мають протилежні значення цих ознак.

Походження сортотипів помірного клімату виявлено нечітко, припускають, що воно зв'язано із сортами північного регіону США та формами, які використовували на крупу. До цих зразків треба віднести і центри великого різноманіття у високогір'ї Мексики, Гватемали, центральних Анд, але, на жаль, вони практично не впливали на розповсюдження та формування кукурудзи у світі.

Із тропічних форм найвідомішою є аргентинська жовто-оранжева кремениста кукурудза, походження якої визначають від північної частини Південної Америки та Карибських островів.

В Україну кукурудза була вперше завезена через Бессарабію майже 200 років тому. З кінця XIX сторіччя розпочалась її селекція, яка пройшла шлях від відкриття перших селекційно-дослідних станцій до створення крупних регіональних селекційних центрів і банків оригінальних інбредних ліній у Дніпропетровську, Одесі, Києві, Харкові, Херсоні. Історія селекції кукурудзи в Україні тісно пов'язана з іменами видатних вчених: Таланова В.В., Кулешова М.М., Соколова Б.П., Мусійка О.С., Козубенко В.Є. і талановитих їх послідовників: Гур'єва Б.П., Ключка П.Ф., Івахненка О.М., Домашнєва П.П., Чучмія І.П., Моргуна В.В. Сучасна селекція кукурудзи проводиться в 16 вітчизняних науково-дослідних установах державної та приватної форм власності, також останнім часом активно створюються селекційні станції відомих іноземних селекційно-насінницьких фірм Піонер, Монсанто, Сінгента, Евраліс, Маїсадур та ін.

6.2. Напрями і завдання селекції

В останні роки сформувались такі пріоритетні *напрями* в селекції кукурудзи: селекція на ранньостиглість, низьку збиральну вологість зерна, стабільність урожайності, холодостійкість, жаростійкість, посухостійкість, створення гібридів спеціального призначення. Більшість з цих ознак мають складну полігенну природу успадкування, що ускладнює їх вивчення та поліпшення. До того ж, такі ознаки, як ранньостиглість і низька вологість зерна за збирання мають негативну кореляцію з урожайністю, яку важко подолати.

Селекція на врожайність. Селекція кукурудзи на врожайність зерна є основним завданням селекціонера, який свідомо чи позасвідомо добирає більш врожайні генотипи. Найбільший сплеск врожайності спостерігався із початком використання ефекту гетерозису. Завдяки гібридному генотипу середня врожайність у Сполучених Штатах за період 1930-80 рр. зростала на 1 ц/га у рік, а М.І. Хаджинов (Росія) відмічав, що середня річна прибавка зерна з 1946 до 1976 рр. гібридів порівняно із сортом Стерлінг склала 0,85 ц/га. Дослідження в Німеччині показали, що прогрес у селекції кукурудзи за період з 1939 до 2001 рр. давав щорічний приріст урожайності на 2,3 ц/га. Деякі вчені вважають, що потенційна врожайність, якої можна досягти традиційним селекційним шляхом, вже майже вичерпана в сучасних гібридах. Під час вирощування гібридів кукурудзи в оптимальних умовах було отримано врожайність понад 23 т/га.

За селекції кукурудзи на високу врожайність, у разі поєднання зі стабільністю, необхідно наближатися до максимальної експресії кожного з елементів структури врожайності. У першу чергу формування елементів продуктивності визначають більш пластичні ознаки (кількість зерен в ряду, довжина качана), а більш консервативні (кількість рядів зерен, маса 1000 зерен, діаметр качана) гарантують формування мінімуму врожайності.

Селекція на скоростиглість. Про суттєвий успіх в селекції на скоростиглість вказує значне просування кукурудзи на північ та збільшення площ вирощування в Німеччині, Польщі, Білорусії та інших країнах. Незважаючи на нібито вирішення цієї проблеми, існують питання, які актуальні і на сьогодні: генофонд ранньостиглих форм залишається достатньо слабким та звуженим; недостатня стійкість ранньостиглих гібридів до посухи і жари стримує їх впровадження на півдні України, де попит на ці форми зростає; вологість зерна після збирання ще досить висока; низька продуктивність батьківських форм призводить до розповсюдження у виробництві трьохлінійних та подвійних гібридів, які поступаються за технологічними показниками і врожайністю простим міжлінійним.

Сучасна селекція скоростиглих гібридів ведеться в основному за двома напрямками: створення гібридів північного еко типу та гібридів

південного екотипу. Для перших велике значення мають такі ознаки: нейтральна фотоперіодична реакція на довгий день; прискорення накопичення сухої речовини в зерні; стійкість до холоду (особливо на початку вегетації і в кінці), а іноді витривалість до незначних заморозків; толерантність до загушення посівів; висока стійкість до вилягання та ін. Для скоростиглих гібридів південного екотипу необхідні в першу чергу: стійкість до посухи і жару; низька вологість зерна під час збирання; висока насіннева продуктивність батьківських компонентів та ін.

Вологість зерна під час збирання є складовою скоростиглості і на сьогодні має велике економічне значення. В умовах Степу вона може опускатись нижче 14%, що дозволяє невеликим фермерським господарствам значно заощаджувати кошти на сушку зерна і формує попит на скоростиглі гібриди. Низька вологість зерна за збирання – це складна інтегрована ознака, яка залежить від багатьох чинників: фізико-біохімічні властивості зерна, морфологічні ознаки качана (товщина стрижня, лінійні розміри зернівки, крупність зерна, кількість і здатність до розпушення обгорток, похилення качана, строк з'явлення чорного про шарку в зерні, консистенція ендосперму та ін.), біологічні і онтогенетичні властивості гібрида (тривалість латентної фази, стійкість до посухи) та ін. Проте у разі просування на північ вологість зерна за збирання гібридів кукурудзи підвищується і в Поліссі зазвичай складає 30-35% у скоростиглих форм. Тому в цих умовах на перший план виступає ознака накопичення сухої речовини, високими темпами якої характеризуються, в першу чергу, кременисті зразки, яким притаманні дещо гірші показники збиральної вологості зерна в умовах Степу.

Селекція гібридів силосного типу. Силосування є біологічним способом консервування кормів. Для цього використовують рослини кукурудзи у фазі воскової стиглості зерна, з вмістом 50 і вище відсотків сухої речовини в зерні і більше 28% в усій рослині. Раніше за вмістом сухої речовини силосну масу розподіляли згідно з ГОСТом на класи, зокрема для силосу I класу вміст сухої речовини складав 32, а III – 25%.

За створення гібридів силосного типу безумовно важливим є збір зеленої маси і сухої речовини, але для підвищення якості продукції було запропоновано декілька напрямів, які забезпечували кращу енергетичну цінність корму та його перетравлення. Так, для покращення якості силосної маси важливе значення має зниження вмісту лігніну у вегетативній частині рослин шляхом залучення в генотип генів *bm*. Перетравлення клітковини силосу у низьколігнінових форм було на 13,2% вище, а з'їдання покращувалось на 7,6%. Не менш важливим завданням було підвищення вмісту білка як в зерні, так і у листостебловій масі. Вирішення цього завдання пов'язувалось з використанням високолізинових зразків, які характеризувались підвищеним кое-

фіцієнтом енергетичної корисності сухої речовини силосу на 21,6%, порівняно з гібридами звичайної кукурудзи. Розроблено технологію отримання гібридів кукурудзи силосного типу з використанням міжпідвидових схрещувань та отримання кременисто-цукрових та зубо-подібно-цукрових форм, що за всіх інших позитивних показників збільшує вміст жиру в силосній масі на 0,7%.

Слід зазначити перспективу використання кукурудзяного силосу як ко-субстратів у програмах з отримання біогазу.

Селекція на стійкість до абіотичних факторів. Рівень урожайності зерна гібридів кукурудзи та його стабільність значною мірою залежать від екстремальних факторів навколишнього середовища. У світі існує тільки 10% площі, де рослинам не загрожують стресові фактори – посуха, жара та холод.

Відомо, що кукурудза найкраще розвивається в діапазоні температур від 25 до 30°C, більш низькі і високі температури негативно впливають на ріст і розвиток рослин, аж до їх припинення. Стресові фактори по-різному впливають на рослину. Посуха негативно діє на елементи структури врожаю (зменшується кількість качанів на рослині, розмір качана, вихід зерна з качана), а також морфо-біологічні ознаки (висота рослин, розмір листя, довжина періоду цвітіння). Короткочасна дія жары пов'язана зі зміною біохімічних процесів у клітинах, що призводить до некрозу листя, стерильності пилку, передчасного всихання приймочок та ін. Посухостійкі генотипи не завжди жаростійкі. Основні наслідки жорсткої посухи – наявність безплідних рослин та зниження величин структурних одиниць врожаю, а жары – череззерниця. Негативний вплив холоду частіше проявляється на початку вегетації та за її завершення, проте на півночі можуть спостерігатись короткострокові похолодання вночі і влітку. На початку вегетації холод призводить до зрідження посівів та до затримки розвитку у нехолодостійких форм, що особливо небезпечно у разі необхідності синхронізації цвітіння в насінницьких ланках. Восени холод призводить до затримки визрівання і підвищення вологості зерна, інколи тривале похолодання впливає на якість зерна та насіння.

Важливим елементом селекції на стійкість до абіотичних факторів є пошук природних умов, де вони виявляються, чи їх модуляція в лабораторіях. Зокрема, оцінювання за стійкістю до жары і холоду здійснюють у спеціальних термокамерах, а посухостійкість оцінюють зазвичай у спеціальних посушливих пунктах. Інколи умови посухи моделюють різними агротехнічними заходами. Наприклад, за добору та оцінювання зразків на посухостійкість досить надійним інструментом є створення екоградієнта густоти посівів чи використання пізніх посівів (поукісний чи пожнивний), за яких зниження врожаю обумовлюється екстремальними умовами другої половини літа. Серед лабораторних методів оцінювання стійкості генотипів до

посухи найбільш цікавим є визначення проростання насіння і росту проростків у розчинах осмотиків, які імітують нестачу вологи.

Селекція на стійкість до хвороб та шкідників. Один із факторів підвищення стабільності врожайності зерна кукурудзи – зниження втрат через ураження шкідниками та хворобами. Слід зазначити, що виділення генотипів з комплексною стійкістю – це вкрай рідке явище. За характером прояву імунітет розрізняють на пасивний та активний. Іноді відсутність ураження біотичним фактором зв'язана з особливостями розвитку рослин та циклом розвитку шкідників.

В Україні серед хвороб найбільше розповсюдження мають пухирчаста та летюча сажки, стеблові та кореневі гнилі, північний гельмінтоспоріоз, фузаріоз качана, який часто розвивається після ураження рослини шкідниками. Найбільшу шкоду несуть для кукурудзи такі шкідники: кукурудзяний метелик, різні види совок, дротянки, шведська муха, іноді попелиця. В майбутньому може бути небезпечний кукурудзяний хробак (діабротіка), який на сьогодні розповсюдився майже по всій Європі, де є посіви кукурудзи.

Невід'ємною складовою успіху в селекції на біотичну стійкість є створення штучних інфекційних фонів, які забезпечують можливість постійного добору та оцінку зразків у разі максимальної потужності інфекції. У природних умовах епіфітотична ситуація проявляється надто нерегулярно, що ускладнює проведення ефективної селекції.

Селекція на екологічну стійкість. Через недостатню екологічну стійкість урожайний потенціал сучасних сортів та гібридів в умовах виробництва реалізується на 10-30%. А річні коливання врожаю одного й того ж сорту можуть бути дво- і трикратними в зонах стійкого землеробства і п'яти-шестикратними у посушливих регіонах. Нові генотипи повинні бути стабільними в реалізації врожайного потенціалу. Вважається, що гібрид з середньою, але стабільною врожайністю являє більшу економічну цінність, ніж з потенційно високою врожайністю, яка значно коливається по роках. Для одержання високих та стабільних урожаїв зерна кукурудзи в кожному господарстві необхідно мати спектр гібридів, які мають різноманітний тип реакції на мінливість умов середовища.

Ідентифікацію генотипів за параметрами пластичності доцільно проводити за результатами випробувань в екологічному градієнті, сформованому за допомогою різних агротехнічних заходів і пунктів з різними умовами вирощування з обов'язковим включенням екстремальних зон, де щороку спостерігається посуха, холод, жара. Також досить надійним фоном є багаторічні випробування, оскільки контрастність умов за роками є настільки сильною, що у більшості випадків її вплив на врожай більш значний, ніж зональних кліматичних відмінностей.

На сьогодні відомо декілька високопластичних гібридів кукурудзи як іноземної, так і вітчизняної селекції. Такі форми використо-

вуються як стандарти для сортовипробування, та впродовж тривалого терміну займають значну ринкову нішу в сільськогосподарському виробництві різних країн світу. До них можна віднести: ДК315, ДК440, Clarica, Cecilia, Дніпровський 181СВ, Кремінь 200 СВ, Дніпровський 310МВ, Кадр 267МВ.

Селекція на придатність до механізованих систем землеробства.

Впровадження у виробництво гібридної кукурудзи зумовило революційні кроки у розвитку механізованого забезпечення її виробництва. Нові біологічні аспекти цієї культури (вирівняність посівів, одночасне дозрівання, висока продуктивність) сприяли широкому її розповсюдженню та водночас підняли питання механізованого супроводу, який би забезпечував малозатратний швидкісний догляд.

Придатність кукурудзи до механізованих елементів технології вирощування визначається багатьма факторами, проте основними є різні чинники, пов'язані зі збиранням та доробкою цієї культури. Так, вилягання рослин, низьке прикріплення качана (менше 50 см), пошкодження кукурудзяним метеликом, поникання качана, кількість обгорток качана та їх щільність прилягання, міцність прикріплення стрижня і придатність до механізованого обмолоту та інші ознаки безпосередньо впливають на втрати під час механізованого збирання.

Нові системи землеробства, наприклад *no-till*, передбачають певний добір гібридів до таких ошадних технологій. Створення генетично-модифікованих гібридів, стійких до гербіцидів у відповідних фазах розвитку рослин, також призвело до зміни технології вирощування багатьох культур. Іноді мають значення лінійні розміри зернівки, які можуть впливати на якість сівби (здатність зерен присмоктуватись до отворів висівного апарату) та кількість посівного матеріалу (на одиницю площі посіву йде більше крупних зерен). Тобто селекціонер повинен пропонувати найбільш технологічний тип гібрида та у разі його реєстрації і впровадження необхідно проводити виробничу перевірку, яка може виявити пристосованість генотипу до механізованого догляду та забезпечить розробку технологічного паспорту гібрида.

Селекція форм харчового призначення. У світовому виробництві більше чверті врожаю кукурудзи використовують на харчові цілі. Середньорічна потреба в кукурудзі на душу населення в багатьох країнах досягає більше 30 кг зерна, тоді як в Росії і в Україні менше 7 кг. Налічується на сьогодні близько 300 харчових виробів із кукурудзи, які поширені в Україні. Одним зі шляхів підвищення попиту на споживання кукурудзи є збільшення на ринку харчових продуктів, які виробляються із зерна різноманітних підвидів кукурудзи: цукрової, розлусної, кременистої, крохмалистої.

Для задоволення попиту населення в повноцінних продуктах харчування важливого значення набуває підвищення виробництва цукрової кукурудзи, яка є однією з найбільш біологічно цінних овочевих культур з високими споживчими властивостями. Зерно цукрової ку-

курудзи технічної стиглості містить до 70% води та 25-32% сухої речовини, 8-10% цукрів і 10-11% крохмалю. На відміну від звичайної кукурудзи вона має підвищений вміст найбільш цінних у харчовому відношенні фракцій вуглеводів. За вмістом вуглеводів, жирів та калорійністю зерно цукрової кукурудзи перевищує зелений горошок, капусту цвітну та овочеву квасолу.

Селекція цукрової кукурудзи повинна додатково передбачати контроль таких головних показників якості її зерна: технологічні показники (продовгувата форма, крупність, ніжність оболонки зерна); колір зерна (бажано жовтий) і стрижня (бажано білий), об'єм; накопичення сухої речовини в період технологічної стиглості; біохімічні показники якості.

Розлусна кукурудза – вважається найдавнішим підвидом, якого відомо дві форми: рисова і перлова. Майже весь ендосперм розлусної кукурудзи є рогоподібним, і тому зерно її є сировиною для харчової промисловості за виробництва круп, пластівців та повітряної кукурудзи.

Господарське значення цього підвиду обумовлене здатністю його зерна під час смаження розтріскуватися, викидаючи зовні ендосперм у вигляді рихлої маси, яка в багато разів перевищує початковий розмір зернини. Ця властивість є генетично обумовленою ознакою, яка має полігенне успадкування. Зерно розлусної кукурудзи використовують як безпосередньо в їжу, так і у виробництві кондитерських виробів.

Селекція зразків розлусної кукурудзи направлена, перш за все, на збільшення об'єму зерна за розтріскування та покращення його якості внаслідок зменшення товщини перикарпу.

У сучасний період відмічено підвищення попиту на *кременисту кукурудзу*, із зерна якої виробляють шліфовані крупы і крупну крупу для виробництва пластівців. Кукурудзяне борошно, крупа, масло, панірувальні сухарі, кукурудзяні пластівці та хрумкі палички – головні харчові продукти борошномельного виробництва, кожен з яких має відповідні вимоги в селекційній практиці та технології переробки.

Селекція на одержання біопалива. Останнім часом набуває актуальності питання використання альтернативних видів палива – рослинного етанолу, біодизеля, біогазу, які можна виробляти з кукурудзи, пшениці, цукрових буряків, цукрової тростини, сорго та ячменю, ріпаку та соняшнику. Найбільш активно розвивають програми одержання та використання біопалива з рослинної сировини США, Бразилія, Китай, держави Євросоюзу.

Звичайний паливний етанол – це високооктановий спирт, отриманий шляхом ферментації цукру, який, в свою чергу, одержують із крохмалю. За згорання етанолу з рослинної сировини виділяється в 10 раз менше вуглекислого газу, ніж за згорання бензину (а вуглекислий газ – одна із причин парникового ефекту та

глобального потепління). Біогаз отримують в результаті біологічного бродіння органічної маси в анаеробних умовах. Калорійність біогазу становить 6000 Ккал/кубометр, що відповідає калорійності 0,6 л мазуту і використовують його для виробництва електроенергії. В Україні для отримання біопалива вирощують ріпак і кукурудзу, а етап переробки – виробництво етанолу, біодизеля чи біогазу на сьогодні не розвинений.

У селекційному плані збільшення виробництва біопалива пов'язано із продуктивністю крохмальовмісної частини зерна та збором кукурудзяного силосу з метою використання як ко-субстратів. Тому для виробництва біопалива доцільно створювати спеціальні пізньостиглі гібриди, які забезпечать максимальний врожай. У такому виробництві можна використовувати гібриди з ГМО конструкціями, оскільки ця продукція не потрапляє до харчового ланцюга людини.

Селекція за використання генетичної трансформації. З кінця 80 рр. XX ст. відбулися революційні зміни в генетичній трансформації кукурудзи. Науковці здійснили перенос чужорідних генів в геном цієї культури. В ранніх роботах з генетичної трансформації кукурудзи в геном були введені гени кишкової палички і світлячка, які використовувались як маркерні під час генетичних, фізіологічних і біотехнічних досліджень. Іншими методами перенесення в геном кукурудзи є господарсько-цінні гени, які контролюють стійкість до гербіцидів і комах-шкідників. Так, ген *bar* використовується для створення стійкості до гербіцидів гліофосінату і білафосу. Значну виробничу цінність мають форми, до геному яких введено ген, виділений із сальмонели, що забезпечує стійкість до гербіциду раундап. Слід зазначити, що із сучасних розробок із генетично модифікованих об'єктів згаданий напрямок призвів до кардинальної зміни технології вирощування с.-г. культур і набув популярності у виробників.

Результатами генної трансформації, яка більше відповідає потребі практичної селекції, слід вважати роботи з переносу в геном кукурудзи *Vt*-генів, здатних надати рослинам стійкості до комах. У кукурудзи гени *Vt* використовуються для підвищення стійкості до європейського кукурудзяного метелика. Ці гени, які кодуєть інсектицидні білки, виділені з бактерії Бациліус турінгенсис (*Bacillus thuringiensis*).

Слід зазначити, що багато з наведених напрямків селекції перехрещуються, і вирішення проблем йде паралельно специфічними методами, які розроблялись для кожного напрямку окремо, та втілюються в гармонізований селекційний продукт. Також можна диференціювати ще декілька вузьких напрямків селекції, проте вони є складовими більш загальних. Так, наприклад, селекція на багатокачанність є інтегрованою до селекції на врожайність, а селекція на холодостійкість зв'язана з двома напрямками – із селекцією на скоростиглість та на стійкість до абіотичних факторів.

6.3. Генетика

Кукурудза – зручний об’єкт для генетичних дослідів. З її використанням було встановлено багато основних генетичних принципів. Вона має порівняно невелику кількість хромосом $n=10$, які добре вирізняються за морфологічними ознаками. Кукурудза – одна із перших культур, для якої складені повні генетичні і цитогенетичні карти хромосомом. Більшою мірою вивчені гени з чітким фенотиповим проявом. До них належать гени структури ендосперму, вегетативних і генеративних органів, хлорофільних відхилень і таке інше. Добре вивчені гени, що обумовлюють хімічний склад і структуру ендосперму зерна.

Світову колекцію кукурудзи складають зразки з маркерами за всіма десятима хромосомами. Маркерні і тестерні лінії, тетраплоїдні форми, трисоміки, гетеро- та гомозиготи за транслокаціями, інверсії, лінії з ядерною і цитоплазматичною чоловічою стерильністю різних типів, цитологічні маркери, генетично марковані мутанти за кольором перикарпу, алейрону, ендосперму, форми із хлорофільною недостатністю, із порушеннями розвитку генеративних і вегетативних органів, велика кількість мутантів біохімічного складу зерна та рослини за білком, олією, вуглеводами, амінокислотами, низьколігнінові форми, за ознаками архітекτονіки рослини – карликові, напівкарликові, безлігульні зразки, лінії, які несуть гени стійкості до різних захворювань, сорти, синтетики, донори господарсько-цінних ознак.

На сьогодні найбільше господарське значення в Україні з генетичних розробок має цитоплазматична чоловіча стерильність (ЦЧС), яка сприяла швидкому розповсюдженню гібридної кукурудзи, і серед вітчизняних зареєстрованих зразків більше 90% гібридів вирощується на стерильній основі. До речі, завдяки ЦЧС широко впроваджуються у виробництво гібридні форми інших культур. В Європі і Америці в 70-80 рр. досліді з ЦЧС були припинені і розпочаті знову тільки в останні 10-15 років, тобто українські селекціонери мають більше напрацювань в напрямку створення стерильних аналогів і особливо в селекції відновників фертильності.

У сучасній селекції кукурудзи найбільш широко використовують М (S) – молдавський тип та С-тип. ЦЧС контролюється генами цитоплазми та ядерними рецесивними генами *rf*, відновлення фертильності обумовлено домінантними генами *Rf*. Відновлення фертильності молдавського типу стерильності відбувається за рахунок гена *Rf3*, а С-типу – *Rf4*, *Rf5* і *Rf6*.

Використання молдавського типу ЦЧС часто буває незручним внаслідок більшої схильності цього типу до модифікаційної мінливості та взаємодії малих генів, що призводить до появи частково фертильних та фертильних рослин. Виявлено кумулятивну взаємодію малих генів у гібридних схрещуваннях, а в деяких випадках комплексний тип взаємодії, що призводить до практично нормального

рівня фертильності рослин. Селекціонерами створено генотипи, які поєднують максимальну кількість малих генів, здатних відновлювати нормальну фертильність цитостерильних рослин у разі відсутності головного гена Rf3.

Незважаючи на зручність використання ЦЧС у виробництві, має місце застереження в науковому середовищі про звуження та уніфікацію плазми у разі розповсюдження одноманітних типів стерильності, що зумовлює небезпеку виникнення епіфітотій, наприклад ураження південним гельмінтоспоріозом гібридів, створених на стерильній основі за Т-типом. Тому пошук нових генетичних систем контрольованого розмноження, які здешевлюють насінництво гібридної кукурудзи, продовжується.

Запропоновано альтернативний підхід на основі функціональної чоловічої стерильності (ФЧС), тобто стерильності, обумовленої зміною генеративних органів без порушень генетичних механізмів мікроспоро- та мікрогаметогенезу.

Важливим елементом для виробництва гібридів на базі ендоспермальних мутацій є використання перехресної несумісності, яка забезпечить чистоту посівів від засмічення пилом звичайної кукурудзи.

Найдено інші види стерильності з відмінним механізмом прояву. Так, відома чоловіча стерильність обумовлена ядерними генами, але вона не використовується в селекції через проблеми підтримки стерильних форм. Надзвичайним ступенем чоловічої стерильності є відсутність волоті – *tasselless* (tl), а жіночої – *teosinte branched* (розгалужений як теосинте, tb), *barren stalk* (безплідне стебло, ba), *silkless* (відсутність приймочок, sk) та інші. З еволюційного погляду наведені мутації відіграють роль ймовірних етапів переходу виду *Zea mays L.* до дводомності.

Продовжуються дослідження з використання ендоспермальних мутацій, з яких найбільше значення має цукрова кукурудза. За останні роки змінився асортимент цукрової кукурудзи – більше уваги приділяється селекції гібридних форм і якості їх зерна. У зв'язку з цим, з'являються зразки надцукрової кукурудзи, що на відміну від цукрової, специфічні ознаки якої обумовлені геном *su1* (*sugary* – цукровий), має інший генетичний контроль – через ген *sh2* (*shrunkened* – зморщений), чи присутність модифікаторів *su1se* (*sugary enhancer*). Дія гену *su1* визначається вмістом водорозчинних поліцукрів (зазвичай містить 10-15%), головним чином декстринів, за рахунок сильної депресії синтезу крохмалю в ендоспермі. Під впливом гена *sh2* збільшується вміст цукру до 21-32% на момент технічної стиглості завдяки гальмуванню первинної полімеризації. Отримання подвійних мутантних генотипів за генами *su1* та *sh2* дозволить одночасно збільшити кількість цукрів та водорозчинних полісахаридів.

Зважаючи на останні роботи Інституту рослинництва, залишаються перспективними роботи з крохмальмодифікуючими мутант-

ними генами (*wx*, *ae*, *su2*, *du*), які забезпечують отримання специфічних крохмалів амілозного і амілопектинного типів, що використовуються у фармацевтичній і технічних галузях промисловості. Присутність гена *wx* (*waxy* – восковий) визначає хімічний склад крохмалю підвиду воскоподібної кукурудзи, який, в основному, складається з амілопектину. Фактори *du* (*dull* – тусклий), *su2*, *ae* (*amylase extender*) обумовлюють підвищений вміст амілози від 35 до 60%. У звичайній кукурудзі вміст амілози коливається в межах 25-27%. Амілопектинний крохмаль фарбується розчином йоду в червоно-бурий колір, а звичайний та високоамілозний – в синій, цю особливість використовують в селекційних цілях.

Невиправдано забуті дослідження з високолізиновими генотипами на базі гена *o2* (*opaque* – непрозорий), завдяки якому збільшується вміст лізину в 1,5-1,8 рази, а також вміст триптофану, аспарагінової кислоти та гліцину. Зміни біохімічного складу зерна високолізинових форм зв'язані з перерозподілом білкових фракцій: зниження кількості малоцінного зеїну та збільшення альбумінової, глобулінової та глютелінової фракцій. Нещодавно цей напрямок досліджень був найпопулярнішим з ендоспермальних мутацій, але, на жаль, практично не залишив форм, які мали б широке виробниче використання. Були районовані високолізинові гібриди Геркулес ВЛ, Краснодарський 303 ВЛ, Одеський 20 МВЛ, Дніпровський 387 ВЛ, проте вони не змогли зайняти гідного сегмента ринку і на сьогодні виключені з Реєстру сортів рослин України.

Мутація *brown midrib* (*bm*), яка визначається морфологічною ознакою – фарбуванням в коричневий колір центральної жилки листа – забезпечує зниження вмісту лігніну у вегетативних частинах рослини в середньому близько на 7% від звичайних форм та використовується в селекції кукурудзи на силос для покращення поживності листостеблової маси. Відомо чотири рецесивних неалельних гени – *bm1*, *bm2*, *bm3* та *bm4*, з яких найбільш ефективними вважаються два перших. Крім наведених генів, які отримали практичне використання, описані ще *bm5* і *bm6* та домінуючий ген *Bm6*.

Для підвищення якості силосу за рахунок збільшення зернової частки в силосній масі пропонувалось використовувати гени озерненості волоті – *tassel seed*. Важливим моментом мутації *ts* вважається прискорене дозрівання зерен на волоті, коли рослини ще зелені і продовжують вегетацію. Такі гермафродитні волоті різняться за морфологією залежно від генетичного фактору, мають приймочки та інколи пиляки і контролюються рецесивними генами *ts1*, *ts2*, *ts4* та домінуючими – *Ts3*, *Ts5*, *Ts6*. Рецесивні гомозиготи *ts1* і *ts2* впливають ще й на розвиток вторинних квіток колоска, що призводить до збільшення рядів та вихід зерен із качана. Відома зворотна мутація *an* – *anther ear*, яка зумовлює розвиток чоловічих елементів на качані.

Факторами, які можуть призвести до зміни агротехніки вирощування кукурудзи, є гени, що впливають на архітектуру рослини і агроценозу. Так, еректоїдне розташування листя внаслідок відсутності лігули листа зумовлює мутація *liguleless leaf* (безлігульний лист) і контролюється генами *lg1*, *lg2*, *Lg3*. Гени безлігульності використовують в селекції гібридів, стійких до загушення посівів.

Перелік генетичних факторів, які обумовлюють специфічні властивості кукурудзи, можна продовжувати. Всі вони є наслідками класичних підходів у генетиці і селекції з періоду 70-80 рр. минулого століття і мають певне господарське значення в сучасному виробництві.

6.4. Вихідний матеріал

Кукурудза є перехреснозапилною культурою, сорти якої становлять суміш гетерозисних і гетерогенних генотипів. У разі самозапилення в багатьох випадках неможливо відібрати гомозиготні потомства із комплексом господарсько-цінних ознак, оскільки вони не є толерантними до тривалого інбридингу. Виділення інбредних ліній із сортів – рідке явище, але в генетичному плані вони унікальні.

Із початком селекції методом інбридингу впродовж тривалого періоду єдиним вихідним матеріалом для створення самозапилених ліній кукурудзи були вільнозапилені сорти. Як відмічав Hayes Н.К. у 1936 році, із загальної кількості всіх інбредних ліній 75 відсотків отримано із сортів.

Багато кращих подвійних гібридів у перших селекційних програмах у кукурудзяному поясі США були виведені з використанням самозапилених ліній сортів Рейд і Ланкастер. Ці зубоподібні сорти стали родоначальниками цінного вихідного матеріалу. Такі лінії як Wf9 і C103 не тільки з успіхом використовувались як батьківські форми гібридів, але й як вихідний матеріал для створення багатьох сучасних ліній.

У нашій країні Соколовим Б.П. і Козубенко В.Е. була розгорнута селекція самозапилених ліній на базі місцевих сортів-популяцій ще у 20-30 рр. (Грушевська, Дніпровська, Зубоподібна 3135) й отримано цілий ряд цінних ліній: Г380, Б907, Г 28, Г22, С 84, Ч 21 та ін.

З місцевих селекційних сортів європейських країн отримано визначні лінії на базі сортів Лакон (F2, F7), Лізаргарат (Er1), Гелбер Бадішер Ландмаіс (DK105), Барейлес (F65), Ларус (F72), Галаверт (F307). Надалі з ліній першого циклу створені лінії, в геном яких залучено споріднений матеріал та кременисті лінії іншого походження – Аргентини (F64), Канади (CM7, Co255, CM48) і зубоподібні лінії американського походження.

До 70-х рр. ХХ століття основним інструментом селекції був пошук і створення нових сортів-популяцій. У період 50-80 рр. в Україні були поширені як батьківські компоненти гібридів сорти: Шиндель-

майзер, Глорія Янецького, Венгерка, Старинська місцева, Північно-дакотська, Воронежская 80, Воронежская 76, Місцева кремєниста, Грушевська, Добруджанка. Вони надалі стали і вихідним матеріалом для створення інбредних ліній: D-BE16, УХ133, УС248, УС249, АС459 (Шиндельмайзер), ЧК35, УХ51, УХ134 (Глорія Янецького), А-185 (Воронежская 76), ДК 316, ДЛП, ДК 276-1, ДС 103, ДС 9 (Добруджанка). Проте, слід відмітити, що починаючи із 40-50 рр., зацікавленість до сортів популяцій як вихідного матеріалу для селекції ліній поступово знижувалась. Причина цього явища – сильна їх депресія під час самозапилення і дуже низький вихід цінних ліній, до того ж продуктивність отриманих ліній зменшувалась проти вихідних сортів у кращому випадку до 50 відсотків, і тільки в окремих лініях залишалась достатньо високою.

Неперевершеним джерелом цінних ознак є екзотичні плазми. Термін «екзотична плазма» визначає будь-які генетичні джерела, не пристосовані до відповідних умов вирощування. Велика різноманітність екзотичних популяцій останнім часом все більше використовується у селекційних програмах для створення та поліпшення нових синтетиків, вихідного матеріалу для створення ліній.

Інтродукція екзотичних рас кукурудзи – це досить складне завдання, для вирішення якого розроблені довгострокові селекційні програми державного рівня провідних країн світу. Значний інтерес для таких програм являють собою зразки *Amargo* (Аргентина) та *Zapalote Chico* (Мексика), які несуть стійкість до хвороб і шкідників, раси з Мексики – *Comiteco*, *Jala*, що мають качан довжиною близько 30 см, форми з дуже довгим зерном до 1,8 см – *Pepitilla* та *Chalqueno*, з масою 1000 зерен до 1 кг – *Cuzco* та *Cuzco Gigant*, які знайдені в Перу, раса *Coroico* (Болівія і Колумбія) має багаточаровий алейрон зерна, що визначає підвищений вміст білка та ін. Останнім часом цікаві дослідження проводяться з різними екзотичними формами, що відрізняються високим умістом каротину в зерні.

Оцінювання й добір адаптованих популяцій для майбутнього вихідного матеріалу потребують розробок спеціальних тривалих програм. Такі популяції необхідні для кожної географічної і кліматичної зони. Найбільш бажані, на думку Югенхеймера, вихідні популяції, які забезпечують міжпопуляційний гетерозис не менше 10-15 відсотків.

У сучасних селекційних програмах головним джерелом за створення вихідного матеріалу часто є синтетичні популяції, отримані від схрещувань кращих ліній першого та наступних циклів. Синтетична популяція – це продукт штучної еволюції сорту, як наступний крок від вільнозапилених сортів. Ідея створення синтетичних популяцій запропонована вперше Hayes H.K., Garber R.J. у 1919 році.

Синтетичні популяції відносно легко отримують та в наступних генераціях їх продуктивність звичайними методами масового добору зберігається і збільшується.

Незважаючи на невелику кількість кращих ліній, створених на базі синтетичних популяцій, їх роль у селекції з кожним роком збільшується. Прикладом може бути синтетична популяція BSSS (*Stiff Stalk Synthetic*). Вона створена на початку 30-х рр. на базі 16 ліній й на другому циклі добору було додано ще дві, тому загальна їх кількість складає 18. З використанням BSSS одержані такі відомі лінії: B10, B14, B37, B73, B84 і B89. Найбільш популярними були B37 (26 % від загального виробництва насіння у США в 1971 р.), B73 (16% – в 1980 р.), B14 (9% – в 1971 р.). Ці лінії використовувались і під час створення інших самозапилених ліній, оскільки на основі B37 одержано 27, B73 – 14 і B14 – 71 елітних ліній.

На перших етапах селекції кукурудзи для збільшення ефекту гетерозису поєднували в одному генотипі географічно віддалені, кременисті та зубоподібні, пізні та ранні форми. Були виявлені комбінації, які відзначились високим рівнем гетерозису і розповсюдились у виробництві. Такі гетерозисні комбінації почали називати “гетерозисна модель”. Батьківські форми цих гібридів стали родопочатківцями серії нових ліній. Сорт, синтетик чи елітна лінія, які об’єднують значну кількість споріднених інбредів, виділяють в окремі групи – “зародкові плазми”. Враховуючи родовід, насіннева компанія “Майк Брайтон” розподілила лінії на 9 груп: C103, OH 43, Co109, SSS, SSS(B14), SSS(B37), SSS(B73), W153R, WF 9.

Зацікавленість до гібридів як вихідного матеріалу під час створення чи поліпшення селекційних зразків виникла, коли з’явилися лінії першого циклу, і не зменшується до цього часу. За даними Bauman L.F., у 1979 р. головне джерело плазми у США склали різні типи гібридів (близько 60 %), а на долю синтетичних популяцій із широкою й вузькою генетичною основою припадало відповідно 15 і 16%. Головна заслуга різних гібридів як вихідного матеріалу для створення самозапилених ліній – це швидкість і простота отримання, порівняно легке одержання бажаних рекомбінацій, необхідність невеликої кількості елітних ліній для синтезу, можливість постійного поліпшення та ін.

В останні роки найбільш часто для створення ліній використовують наступні гібриди: закордонної селекції з невідомим родоводом; прості, трьохлінійні, подвійні, бекросні, виведені шляхом схрещування спеціально відібраних ліній; сестринські, отримані на базі споріднених ліній.

Найбільш ефективним в селекції є використання для самозапилення гібридів різної генетичної структури, спеціально створених на базі кращих ліній. Залежно від поставлених завдань у селекції нових ліній треба відмітити декілька напрямків створення гібридів – вихідного матеріалу для їх отримання: схрещування ліній з максимальним проявом яких-небудь однакових кількісних і якісних ознак; схрещування ліній, що доповнюють одна одну за бажаними ознаками; схрещування споріднених ліній з комплексом цінних ознак; бекросне схрещування кращих ліній з донором ознаки, відсутньої у вихідній лінії.

Ефективність добору вихідних форм для створення гібридів визначається розмахом варіювання ознак, на які ведеться селекція під час їх самозапилення і врешті-решт спроможність відібрати бажані генотипи.

Один з ефективних і популярних методів серед селекціонерів – це використання гібридів як вихідного матеріалу, створених на базі ліній, контрастних за ознакою «тривалість вегетаційного періоду». В цьому випадку, якщо добір ведеться на скоростиглість, можуть вирішуватись такі селекційні задачі: збільшення насінневої продуктивності, комбінаційної здатності за врожайністю зерна, стійкості до вилягання, посухостійкості та ін. Для пізньостиглих генотипів ранньостиглі форми можуть привнести такі позитивні ознаки: холодостійкість, зменшення збиральної вологості зерна, швидкість розвитку у першій половині вегетації.

6.5. Методи селекції

Важливим інструментом селекціонера під час створення нових сортів і гібридів є вибір методу селекції, що базується на вирішенні конкретних селекційних задач та сучасного розвитку науки. До ХХ століття основним методом селекційної роботи з кукурудзою був *масовий добір*, який базується на виділенні кращих рослин із сорту, в основному за ознаками качана, і наступним об'єднанням їх насіння та пересівом для отримання наступного покоління. З використанням масового добору, найстарішого і найбільш простого методу поліпшення кукурудзи, одержана більшість вільнозапилених сортів. Видатний приклад використання масового добору – створення сорту *Reid Yellow Dent (Gordon Hopkins × Little Yellow Corn)* піонером селекції кукурудзи Джеймсом Л. Рейдом. Він вирощувався приблизно на $\frac{3}{4}$ зайнятої кукурудзою площі у кукурудзяному поясі США протягом не менше 50 років. Багато інбредних ліній, синтетиків, сестринських популяцій, різних гібридів були одержані на базі генотипів, виділених з цього сорту.

Б.П. Соколов одним із перших в Україні зайнявся збиранням місцевих і селекційних сортів. Так, у результаті масового добору із сорту Броун-Конті створений сорт Дніпровська, а В.Е. Козубенко із сорту Міннесота 13 одержав сорт Зубовидний 3135.

Метод міжсорткової гібридизації був кроком уперед у селекції, оскільки оцінював обох батьків, уникав інбридингу в процесі розмноження і часто підвищував врожайність. У. Дж. Біл у 1876 р. перший дослідним шляхом показав перспективність цього методу, підкреслював значення добору пилку.

В Україні перший міжсортковий гібрид Первенець (Броун-Конті х Грушевську) був переданий на державне сортовипробування у 1932 році. Але міжсорткові гібриди ніколи не висівались на великій площі для промислового використання тому, що результати за врожайністю зерна були суперечливими, метод виявився більш складним, ніж масовий добір, та й міжлінійні гібриди були продуктивнішими.

З двадцятим століттям часто пов'язують зачаткування наукової селекції, створення перших селекційних установ та початок викладання курсу селекції у вищих навчальних закладах. На цей період припадає відкриття і розробка основних принципів *інбридинго-гібридизаційного методу* селекції Г.Х. Шеллом та Е. Істом. Але використання гібридної кукурудзи в ті часи стало можливим лише після зробленої пропозиції Д. Джонсом у 1917 р. використовувати для посіву подвійні гібриди. Від 1933 р. починається швидке впровадження гібридної кукурудзи у США, яке стимулювало створення різноманітного лінійного матеріалу та розвиток методів інбридингу як первинного етапу у селекції на гетерозис.

Перші вітчизняні міжлінійні гібриди Дніпровський 1, Прогрес, Степняк були передані на державне сортовипробування у 1933-39 рр. Проте, початок переходу на посіви гібридів кукурудзи в Україні припадає на 1947 р., коли був районований створений у Дніпропетровську сортолінійний гібрид Успіх.

Таким чином, інбридинго-гібридизаційний метод передбачає два етапи отримання кінцевого селекційного продукту, тобто інбридинг і гібридизація. *Інбридинг чи інцухт* – примусове штучне самозапилення у перехреснозапильних (алогамних) видів рослин, яке спрямоване на зростання гомогенності в популяціях і з часом отримання гомозиготних (вирівняних за морфологічними ознаками) ліній. Під час самозапилення алогамних видів рослин спостерігається інцухт-депресія, яка виявляється в зниженні життєздатності потомства, проте за аутбридингу (неспорідненому схрещуванні, гібридизації) такого потомства спостерігається різке підвищення врожайності, життєздатності та міцності рослин як прояв гетерозису. Інбридинго-гібридизаційний метод побудовано на використанні ефекту гетерозису. Генерації самозапилення позначають S0, S1, S2 і т. д., чи I0, I1, I2 і т. д.

Суттєвою перешкодою на шляху створення гомозиготного матеріалу є інбредна депресія. Взагалі одержання нових інбредних генотипів пов'язано зі збільшенням толерантності до самозапилення цієї природно перехреснозапильної культури. Припускається, що в майбутньому будуть знайдені генотипи з нульовою депресією. В цілому найбільш інтенсивна дія депресії спостерігається до п'ятого покоління самозапилення, але зниження врожайності припиняється тільки за S20.

Серед різноманіття існуючих методів отримання гомозиготних ліній найбільш розповсюджений *стандартний метод*, який є основою багатьох модифікацій різних видів добору. Метод базується на проведенні самозапилення рослин протягом шести-семи генерацій із подальшою їх підтримкою перехресним запиленням, чи подальшим самозапиленням та одночасним добром потомства за комплексом господарсько-цінних ознак. З досягненням шостої-сьомої генерації самозапилення лінії характеризуються достатньою однорідністю за морфологічними ознаками, щоб надалі їх використовувати в програмах гібридизації.

Залежно від гетерогенності вихідного матеріалу коливається початкова кількість (в S0) задіяних під час самозапилення рослин від 30-50 для простих і сестринських гібридів і до 200-250 – для синтетичних популяцій, в особливих випадках первинна вибірка може складати 1000-2000 рослин і більше. Надалі серед сімей S1-S7 щорічно проводять фенотиповий добір кращих рослин і качанів, які поступово розділяються на сім'ї різного рівня спорідненості.

Водночас з отриманням гомозиготних ліній стандартним методом проводять оцінку самозапиленого потомства за комбінаційною здатністю (K3) – ознакою, на яку в основному ведеться селекція, частіше відносно врожайності зерна. Комбінаційну здатність оцінюють за допомогою тестерів (аналізаторів) – лінії, гібрида чи сорту, які використовують як батьківські компоненти – материнські чи чоловічі залежно від методу оцінювання і переваги селекціонера. Дискусійним питанням залишається визначення часу, коли потрібно починати оцінювання за комбінаційною здатністю, на практиці використовують раннє (S0-S1) і пізнє (S3-S5) тестування.

Як модифікація стандартного методу отримання інбредних ліній відомий *гніздовий метод*, суть якого полягає у спрощенні качанорядної схеми посіву, замість якої кожен сім'ю сіють в одному гнізді з розрахунком на 3-4 рослини. Гніздовий метод дозволяє вивчити більшу кількість сімей з меншими затратами праці і площі для закладання розсадників.

На сьогодні селекціонери використовують аналог гніздового методу – *сінгл сід (single seed)*, який полягає у самозапиленні великої кількості рослин (100-2000) в S0-S3, з добором із кожного качану по 3-5 зерен, їх змішуванні та посівом суміші для наступної генерації самозапилення. Кожного року здійснюється оцінювання і вибракування рослин і качанів за морфо-біологічними ознаками. У S3-S4 поколінні повертаються до качанорядної схеми для оцінювання ліній за комбінаційною здатністю та фенотипом.

З метою прискорення селекційного процесу під час створення гомозиготного матеріалу у кукурудзи останнім часом став популярним *метод гаплоїдії*. Розроблено ряд підходів до виявлення і отримання гаплоїдного матеріалу, серед яких найбільш ефективним і розповсюдженим є метод генетичного маркування з використанням зародкових маркерів, що створені на базі Пурпл ембріо маркера (*Purple embryo marker*) і зразка Stock-6. Гаплоїди – це рослини, в яких міститься половина соматичного набору хромосом (n), дигаплоїди – рослини з двома гомологічними наборами хромосом, які отримано в результаті спонтанної диплоїдизації (процес подвоєння хромосом) гаплоїдів, характеризуються 100% гомозиготністю. Автодиплоїди – дигаплоїди, які отримано за допомогою методів штучної диплоїдизації. Процес штучного подвоєння хромосом відбувається за рахунок обробки гаплоїдів розчином колхіцину в концентрації 0,125-0,200%.

Її проводять різними способами: шляхом замочування в розчині колхіцину пророщених зерен або проростків у фазі 3-5 листків, чи ін'єкції цим препаратом рослин в зону вище точки росту.

Метод гаплоїдії дає можливість отримати велику кількість гомозиготних ліній за 2-3 роки. Після обробки колхіцином і отримання автодиплоїдів оцінювання за морфо-біологічними і господарсько-цінними ознаками проводять за традиційними схемами. Слід зазначити, що в зв'язку з відсутністю можливості попереднього добору вибірка автодиплоїдів повинна бути якомога більшою для гарантованого отримання елітних форм. Іноземні селекційно-насінницькі кампанії проводять отримання вихідного матеріалу методом гаплоїдії в країнах із тропічним кліматом, що ще більш прискорює і здешевлює роботу.

Наведені вище методи інбридингу з розвитком селекційної теорії і генетичним прогресом самозапилених ліній стали базою ряду програм з подальшого поліпшення вихідного матеріалу. В зв'язку зі складністю успадкування багатьох господарсько-цінних ознак, в основу таких методів покладено циклічність селекційних робіт: рекомбінація, самозапилення, оцінювання, добір, рекомбінація, які поступово призводять до накопичення позитивних генів, що визначають прогрес ознаки. Так, *кумулятивна селекція* передбачає оцінювання ліній, отриманих стандартним методом за комбінаційною здатністю в S3-S5, добром кращих з них, їх перехрещування і започаткування наступного циклу добору. Досить важливо за використання циклічних методів селекції вести постійний контроль за ефективністю добору, який можна визначати декількома способами: порівняння зі стандартними лініями, з лініями нульового циклу добору чи гібридними стандартами, які повинні зберігатись з перших циклів.

Періодичний (рекурентний) добір використовується більше на базі гетерогенних форм, тобто сортів та синтетичних популяцій і також передбачає використання повторних рекомбінацій шляхом схрещування відібраних кращих генотипів (рекомбінанти) з метою підвищення концентрації бажаних алелей. Характерною відзнакою періодичного добору є виділення рекомбінантів в 1-2 S0-S1 генераціях самозапилення, тобто за добору за комбінаційною здатністю використовують тільки раннє тестування. Створенні таким чином популяції використовують, головним чином, як джерела для синтезу нових самозапилених ліній.

Виділяють три базових типи рекурентного добору, від яких залежить тривалість одного циклу (Cn): простий фенотиповий добір, добір за комбінаційною здатністю та реципронний рекурентний добір. Простий фенотиповий добір базується на ознаках, які не потребують тестування і спостерігаються впродовж однієї вегетації: стійкість до хвороб, шкідників, ламкість стебла, висота рослини та прикріплення качана і таке інше, що дозволяє провести один цикл за два роки.

Періодичний добір на комбінаційну здатність за врожайністю зерна передбачає 3-4 роки на цикл і залежить від переваги селекціонера

у виборі часу тестування в S0 чи S1. Після добору за господарсько-цінними ознаками кращі рослини самозапилюють та одночасно схрещують із тестером (t x SOC0). Наступного року проводять випробування тесткросів (тестерні гібриди) та за результатами виділяють кращі рекомбінанти для нового циклу селекції.

Реципронний рекурентний добір дозволяє вести двосторонню селекцію в рамках конкретної гетерозисної моделі. Для роботи добирають дві популяції альтернативних зародкових плазм, наприклад, Рейд – Ланкастер чи Айодент – Європейський флінт. На базі кожної популяції закладають самозапилені лінії, тестером для яких є протилежна популяція, тобто для рослин групи А тестером є популяція В і навпаки. Для того ж, щоб максимально охопити мінливість популяції і підвищити точність оцінювання негомогенного аналізатора, збільшують кількість задіяних у схрещуванні рослин тестера до 5-6 в одній комбінації. У наступному році випробовують дві групи тесткросів: тестер-популяція А x S0В і тестер-популяція В x S0А. Після оцінювання за комбінаційною здатністю добирають кращі генотипи для перехрещування і закладки нового циклу селекції популяцій А1 та В1 і т.д. Таким чином, постійно поліпшується специфічна комбінаційна здатність вихідного матеріалу за конкретною гетерозисною комбінацією внаслідок накопичення позитивних неадитивних ефектів.

Практично кожна селекційна установа має власну схему модифікованого рекурентного добору як одного із привабливих і дієвих засобів селекції. Тому ряд дослідників визначають залежно від типу дії генів за використання конкретного методу та селекційних заходів, які використовуються для ідентифікації найбільш бажаних генотипів, ще декілька різновидів рекурентного добору, проте принципи, послідовність та техніка залишаються близькими до базових типів.

Одним із популярних інструментів селекціонера вважається метод *зворотних схрещувань (бекрос)*, який частіше використовують для ознак із простим успадкуванням, тобто створення стерильних аналогів, аналогів-відновників, ізогенних (аналогів) ліній за моногенними мутаціями *su1*, *sh2*, *o2*, *wx*, *bm* і т. п. Генотип, що несе необхідну ознаку, схрещують з лінією, в яку планується ввести потрібний генетичний фактор. Надалі гібрид (F1) і наступні потомства (BC1, BC2, BC3 ...) схрещують з вихідною лінією, яка може бути материнською чи чоловічою складовою залежно від природи підконтрольної ознаки. Такі схрещування проводять 5-6 років з одночасним добром рослин, подібних до лінії, яка покращується. Після завершення запланованих насичень проводять декілька самозапилень для закріплення у лінії-аналога нової ознаки.

Використовують бекросний метод і у селекції за більш складними кількісними ознаками, проте в цьому випадку зазвичай обмежуються 2-3-ма зворотними схрещуваннями з подальшим самозапиленням до гомозиготного стану.

Кукурудза, на жаль, має досить обмежений асортимент споріднених видів, які могли б зробити свій вклад в генетичну різноманітність селекційного матеріалу. Проте *міжродова гібридизація* у кукурудзі мала місце з використанням теосинте та тріпсакум. Кращі результати були отримані після схрещування з теосинте. Такі популяції сприяли отриманню форм з високим умістом білка, з багатокачанністю, добрим облиствленням. Гібридизація із тріпсакум може додати холодостійкість, стійкість до хвороб, апоміксичний тип розмноження.

Під впливом певних фізичних і хімічних факторів генетичні структури рослини можуть змінюватись. Такі стійкі зміни називають мутаціями, і вони є рухомою силою еволюційного процесу та виникають в результаті природного та *індукованого* людиною мутагенезу. Індукований мутагенез на кукурудзі отримують завдяки різним видам опромінювання та обробки хімічними речовинами (мутагени). Перша генерація рослин, які вирощено з обробленого мутагеном насіння, позначається M1, а всі наступні генерації відповідно M2, M3, M4..., з виявленням і добором кожного року генотипів із позитивними мутаціями, поки не отримають повну гомозиготність потомства. Залежно від характеру змін генетичних структур мутації розділяють на три основних типи: генні, хромосомні та геномні.

У селекційному плані більше значення мають малі (генні) мутації, тому що хромосомна перебудова часто призводить до негативних наслідків і може бути тільки цікава в дослідженнях з генетики. Серед мікромутацій корисні окремі фізіологічні відхилення: підвищення холодостійкості, ранньостиглість чи зміни біохімічного складу рослини і зерна: підвищений вміст білка, каротину; стійкість до окремих хвороб і шкідників та ін.

Плідна робота зі створення нових гібридів кукурудзи методами експериментального мутагенезу була проведена Інститутом фізіології рослин і генетики НАН в кооперації з Черкаським ІАПВ та Інститутом землеробства (ІЗ) НААНУ, які широко використовували фізичні мутагени: рентгенівське проміння, гама-проміння, швидкі нейтрони та хімічні мутагени: гідроксиламін, етіленімін, диметилсульфат, нітрозометилмочевина, стрептоміцин та ін.

Геномні мутації зв'язані із кратною зміною основної кількості хромосом, тобто призводять до поліплоїдії (4n) чи гаплоїдії (n) та інколи використовуються у програмах зі створення нового вихідного матеріалу і для проведення міжродових схрещувань. Роботи зі створення тетраплоїдної (4n) кукурудзи проводились в 50-60 рр., проте ці форми не мали практичного значення через низьку продуктивність, зумовлену череззерницею внаслідок хромосомної незбалансованості за мейозу.

Сучасний період селекції є центром інтеграції проблем генетичного поліпшення рослинних організмів, що стимулює розвиток і зближення методів багатьох наук – генетики, фізіології, біохімії, клітинної і молекулярної біології. Яскравим наслідком такої інтеграції є

розвиток біотехнології як нової галузі науки і виробництва, що сприяє розвитку таких нових технологій селекції: *ембріокультура, клітинна селекція, генна інженерія*.

Найбільш дієвою на сьогодні є генна інженерія. Процес введення генів в неспоріднені види і забезпечення їх функціонування відомий як «генетична трансформація». Під час створення трансгенних рослин визначено, що найбільш часто поліпшувались такі ознаки: стійкість до гербіцидів, чоловіча стерильність чи відновлення фертильності, стійкість до комах на базі гена Bt (*Bacillus thuringiensis*), стійкість до вірусів та хвороб, зміна біосинтезу крохмалю. Впровадження генетично модифікованих рослин у виробництво існує вже близько 15 років. Реєстрація генетично модифікованої (ГМ) кукурудзи вперше відбулася у США у 1995-1997 роках, а в країнах Європейського Союзу – в 1997-1998 роках. Наразі офіційний список для використання ГМ продуктів, складений у відповідності з Постановою ЄС 1829/2003, затверджує 16 наступних трансформаційних подій кукурудзи Bt11: DAS1507, GA21, MON810, MON863, MON863 × NK603, MON863 × MON810, NK603, NK603 × MON810, T25, DAS59122, DAS1507 × NK603, MON89034, MON88017, 59122 × NK603, MIR604. Незважаючи на існування багатьох варіацій методів трансформації рослин, найбільш відомі два основних методи генетичної інженерії. Більш ранній метод розроблено в 80 рр. XX століття, базується на використанні певних видів бактерій (*Agrobacterium tumefaciens*) для інтрогресії необхідного гена в рослину-хазяїна. Проте в природі *Agrobacterium tumefaciens* інфікує тільки дводольні види, тому багато економічно важливих культур тривалий час залишались недоступними для генетичних маніпуляцій. Для цих випадків розроблено альтернативні методи прямої трансформації за допомогою поліетиленгліколя, мікроін'єкцій, електропорації протопластів та інтактних клітин, а також найбільш розповсюджений метод бомбардування клітин (*gene gun technology*) за допомогою балістичної гармати. Після виявлення ефекту генетичної трансформації, клітини регенерують в цілі рослини і надалі їх використовують в традиційній селекції.

На базі клітинної селекції кукурудзи проводяться роботи зі створення генотипів, стійких до абіотичних факторів середовища. Вивчаються особливості калусогенезу і регенерації в культурі тканин. Проводиться вивчення суспензійних культур кукурудзи і опрацювання систем селекції кукурудзи на посухостійкість та стійкість до засолення на живильних середовищах, які вмщували хлористий натрій.

Нині інтенсивного розвитку ідентифікації зародкової плазми набули різні біохімічні методи. Особливий інтерес заслуговують методи RFLP і PCR, які дозволяють виявити внутрішньовидову мінливість, що робить можливим розподіл і класифікацію генотипів залежно від їх генетичних відносин. Цей напрямок досліджень з успіхом проводиться в Південному біотехнологічному центрі Інституту рослинництва НААНУ.

6.6. Методи і техніка селекційного процесу

На сьогодні уніфікованих загальних методик дослідної справи із селекційного процесу немає, проте зберігаються основні принципи організації випробувань. Дослід розпочинають із планування робочої програми та схеми, що проводять взимку за результатами даних випробування попередніх років. За схемою добирають насіння, необхідне для закладки досліду.

Роботи з опилення в селекційному розсаднику відбуваються за допомогою ізоляторів для волоті і качана з окремими розмірами для різних суцвіть. Волоть ізолюють за появи на центральній осі пильників, а жіночі суцвіття до появи приймочок, які можуть квітнути раніше волоті (протогіничний тип цвітіння), одночасно і пізніше (протоандрічний). Зазвичай ізоляцію волоті проводять не менш ніж за 24 години до запилення, щоб пилок, який потрапив із чужих рослин на суцвіття, втратив життєздатність. Проте інколи, коли немає значення, високий ступінь контролю за чистотою запліднення та за вологою погоди, практикують струшування пилка з волоті без попередньої ізоляції вранці (до 10-11 годин) у разі відсутності вітрів, коли ймовірність потрапляння чужого пилку на волоть мінімальна. Запилення проводять в ранкові (8-11 годин), коли пилок починає висипатись через пори пильників, та у вечірні години (16-20 годин). За похмурої і вологої погоди запилення можна проводити протягом дня. Після запилення з волоті знімають ізолятор з попереднім струшуванням пилку і не допускають попадання чужого пилку, обережно наносять на приймочки пилок із чоловічих форм, з яких знімають ізолятор. Після запилення ізолятор закріплюють на стеблі за допомогою степелю, шпагату чи скрепки.

У серпні-вересні відбуваються спостереження і оцінювання зразків за різними морфо-біологічними та господарсько-цінними ознаками. Набір ознак, які потребують обліку, залежить від напрямів селекційної роботи. У вересні-жовтні збирають урожай в кожному розсаднику порізно. У селекційному розсаднику врожай збирають вручну з маркуванням окремо кожного качана. В розсадниках сортвипробування (контрольний, попередній, конкурсне та ін.) збирання проводять спеціальними селекційними комбайнами з одночасним зважуванням і визначенням вологості зерна. Вологість зерна визначають за допомогою електронних вологомірів та стандартним методом з використанням термостатів. Після одержання даних проводять статистичну обробку за допомогою комп'ютера і різного програмного забезпечення.

В організації селекційного процесу важливе значення мають різні ланки, в яких проводять оцінювання, добір, гібридизацію, інбридинг та ін. Як правило, всі ці ланки присутні в усіх селекційних підрозділах, проте розміри ділянок і повторність досить значно різняться та залежать від переваг дослідників.

Колекційний розсадник. Основним його призначенням є збір, розмноження, підтримка і подальше використання різних зразків кукурудзи. Висівають колекційні форми на 1-2 рядкових ділянках, за розміром прийнятих закладом (2,1-10 м²), за необхідності планують відомі стандартні лінії, сорти, гібриди з періодичним розміщенням через 10-30 ділянок.

Генетична колекція. Призначення – збір зразків з різними генетичними порушеннями, які надалі можуть бути використані для генетичних, цитологічних, фізіологічних, біохімічних і селекційних досліджень. Планування ділянок подібне до колекційного розсадника.

Робоча колекція. Генотипи, які безпосередньо використовують в селекції, розміщують в робочій колекції. Розміщення і розміри ділянок визначаються, виходячи з програм селекційних досліджень.

Селекційний розсадник. В розсаднику створюють нові самозаплені лінії різними методами, вивчають їх комбінаційну здатність, оцінюють за фенотипом, створюють різні ізогенні лінії і все таке інше, що є предметом селекції. Розміщення ділянок таке ж, як у колекційному розсаднику.

Інфекційний розсадник. В ньому проводять оцінювання вихідного матеріалу на стійкість до різних хвороб і шкідників шляхом штучного зараження. Методика проведення інокуляцій різними біотичними факторами визначається відповідно до біології патогена. Розміщення ділянок залежить від характеру біотичного фактору і методичних рекомендацій окремо за кожним патогенним чинником.

Лабораторні дослідження. В селекції лабораторні дослідження зв'язані з обліком врожаю, його структурними елементами та оцінюванням зразків із селекційного розсадника під час обмолоту. Також в лабораторії проводять різні фізіологічні, біохімічні і біотехнологічні дослідження, які є складовими селекційних програм. Наприклад, оцінювання зразків на стійкість до холоду в спеціальних термокамерах.

Розсадник перевірок на реакцію до ЦЧС. Закладається такий розсадник для ведення селекції гібридів на стерильній основі. Він призначений для перевірок гомозиготних ліній та їх аналогів за здатністю закріплювати цитоплазматичну чоловічу стерильність, чи відновлювати фертильність. У разі необхідності зразки висівають в 2-3-х повтореннях та зі стандартами. Ділянки зазвичай планують так, щоб було достатньо рослин для оцінювання цього фактору (від 5 до 20 м²).

Зимовий розсадник. Практично всі закордонні селекційні фірми мають зимові розсадники в країнах південної півкулі і тропічної зони, де нормально проходить вегетація кукурудзи. Зимові розсадники дозволяють отримати повноцінну додаткову генерацію кукурудзи без використання альтернативного кошовного фітотронного комплексу. Залежно від мети використання зимових розсадників може бути різним: додаткова генерація з метою створення гомозиготних ліній, отримання експериментальних гібридів, ґрунтовий контроль за чистотою батьківських компонентів, розмноження нових перспективних

ліній. Провідні селекційні компанії використовують зимові розсадники для первинних селекційних ланок, а також іноді за економічної доцільності розміщують насінницькі посіви.

Розсадник порівняльного випробування. В цьому розсаднику гібриди та лінії кукурудзи проходять первинне оцінювання. У процесі селекційної роботи часто отримують значну кількість експериментальних зразків, що ускладнює їх випробування за технічними і економічними чинниками. Іноді подібні розсадники планують у разі обмеженої кількості насіння. Тому такі форми висівають без повторень з площею ділянок 5-10 м², стандарти розміщують через 20-30 номерів. Проводять візуальні спостереження за різними господарськими ознаками, інколи без визначення врожаю за допомогою вагового методу. Селекційні підрозділи, в яких використовують комбайнове збирання врожаю, в обов'язковому порядку визначають продуктивність гібридів чи ліній. Часто цей розсадник пропускають і починають вести оцінювання з контрольного, особливо в селекційних фірмах, які можуть собі дозволити значний об'єм випробувань.

Контрольний розсадник. В контрольному розсаднику проводять оцінювання і добір ліній та сімей різного циклу самозапилення (S0-S6) за комбінаційною здатністю. Гібриди висіваються зазвичай однорядковими ділянками із площею 5 м² за дворазового повторення, стандарти розміщують через 20-30 номерів. Фенологічні спостереження виконують за скороченою схемою.

Попереднє випробування. Після досягнення гомозиготності ліній та їх попереднього вивчення за тесткросними та діалельними схемами в контрольному розсаднику, кращі гібриди вивчають у попередньому сортовипробуванні 1-2 роки. Ділянки планують дворядні з площею обліку 10 м², повторність 2-3-разова, у разі необхідності планують рендомізацію. Стандарти висівають через 5-15 номерів. Виконують повні фенологічні спостереження та біометричні вимірювання. Зібрані дані обов'язково аналізують за допомогою математичних методів.

Конкурсне випробування. В селекційному сенсі завершальний розсадник, де проводять оцінювання гібридів перед передачею їх до Держсортослужби (ДСС) на реєстрацію. Зазвичай в цьому розсаднику планують гібриди, які вже пройшли, проходять та планують передати на реєстрацію. Також в цьому випробуванні можуть розміщати гібриди інших установ для порівняння. Вивчення нових гібридів продовжується 2-3 роки. Ділянки в цьому розсаднику 2-4-рядкові із площею 10-20 м² та в 3-4 повтореннях, стандарт розміщують через 5-10 номерів, за необхідності планують рендомізацію. У разі закладання 4-рядних ділянок часто для обліку врожаю використовують внутрішніх два ряди, а зовнішні як захисні смуги, на яких за необхідності проводять різні біометричні виміри. Інколи конкурсне випробування закладають з різними агротехнічними елементами (різні густота сівби, фони добрив, строки) для виявлення реакції гібридів. Спостере-

ження та облік проводять за повною схемою, до того ж гібриди, які планується передати на реєстрацію в ДСС, описують згідно з методикою УПОВ (Міжнародний союз з охорони нових сортів рослин). Якщо гібрид 1-2 роки виділяється позитивно, починають розмноження батьківських компонентів і отримання насіння гібрида в кількості, достатній для передачі у ДСС для реєстрації.

Екологічне випробування. Гібриди конкурсного випробування вивчають в різних екологічних пунктах для визначення їх реакції на ґрунтово-кліматичні умови. Таке оцінювання забезпечує визначення ареалу розповсюдження нових гібридів, більш коректне оцінювання їх для подальшої передачі у ДСС. Досліди в екопунктах закладають за схемою конкурсного випробування з відповідними спостереженнями і обліком.

Розсадник виробничої перевірки. Інколи перед передачею гібрида до ДСС за наявності достатньої кількості насіння проводять виробничу перевірку на площі не менше 0,5 га. З цією метою вибирають вирівняне за родючістю поле та висівають новий гібрид поряд зі стандартом для порівняння. Під час виробничої перевірки спостерігають за особливостями нового зразка, які б могли вплинути на розповсюдження його у виробництві, і придатність до традиційних елементів вирощування.

Офіційне випробування. Перед впровадженням селекційного продукту у виробництво зразок повинен пройти процедуру державної реєстрації, яка складається з декількох офіційних етапів і зазвичай розтягується на 2-3 роки та забезпечує правовий захист інтелектуальної власності. Після подачі заявки і проходження формальної експертизи на сортостанціях закладаються випробування за двома формами. Перша – експертиза сортів на відмінність, однорідність та стабільність (ВОС), проводиться стосовно гібридів, батьківських компонентів та вільнозапильних сортів. Здійснюється експертиза за 34-ма ознаками протягом не менше 2 років, для вивчення використовують 40 рослин для аналізу батьківських компонентів і 80 – для гібридів і вільнозапильних сортів. Площа ділянок – 19,6-49,0 м² за 1-2-кратного повторення. Друга – випробування гібридів на придатність до поширення, яке здійснюється за схемою екологічного випробування на 21 сортостанції в різних зонах України: Степ (без зрошення і на зрошенні), Лісостеп, Полісся. Розмір ділянок – 25 м² за 4-кратної повторності. Під час закладання досліду передбачають захисні смуги до 5-7 м, де визначають фази стиглості качанів. Спостереження ведуть за 16-ма ознаками. Як стандарти використовують кращі зареєстровані гібриди, які визначає експертна рада (національні стандарти), також береться до уваги умовний стандарт, який розраховується за спеціальною методикою. Всі агротехнічні заходи проводять згідно з рекомендаціями до відповідної зони вирощування. Після завершення випробувань експертна рада ДСС робить висновки про подальшу долю гібрида.

Післяреєстраційне випробування. Деколи, після позитивного завершення процедури реєстрації, нові гібриди продовжують вивчатись на сортостанціях ДСС протягом 3-5 років для визначення їх екологічної стабільності. Проте ці випробування не мають важелів на зміну рішення вже зареєстрованого зразка.

Демонстраційний розсадник. Впровадження гібридів у виробництво розпочинається з рекламної компанії, завдяки якій сільськогосподарські спеціалісти ознайомлюються з останніми досягненнями науки. Одним з елементів рекламної пропаганди є демонстраційні розсадники. На демонстраційних посівах проводять рекламні заходи, здійснюють «Дні поля», куди запрошуються потенційні партнери. Показово проводять збирання врожаю гібридів кукурудзи, а дані оприлюднюють в буклетах, сайтах, в рекламних блоках на радіо і телебаченні.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які основні сучасні напрями селекції кукурудзи?
2. За допомогою яких методів здійснюється поліпшення вихідного матеріалу у кукурудзи?
3. Які основні методи використовують для отримання гомозиготного матеріалу?
4. Перерахуйте ендоспермальні мутації, які використовуються в селекції кукурудзи?
5. Які мутації діють на архітектоніку рослини кукурудзи?
6. Що таке екзотична плазма?
7. Який вихідний матеріал використовують в сучасній селекції?
8. Чим відрізняється гніздовий метод отримання гомозиготних ліній від стандартного?
9. В яких ланках селекційного процесу проводять оцінювання за комбінаційною здатністю?

Література

1. Домашнев П.П. Селекция кукурузы / П.П. Домашнев, Б.В. Дзюбецкий, В.И. Костюченко. – М.: Агропромиздат, 1992. – 208 с.
2. Чучмий И.П. Генетические основы и методы селекции скороспелых гибридов кукурузы / И.П. Чучмий, В.В. Моргун. – К.: Наукова думка, 1990. – 284 с.
3. Сиволап Ю.М. Использование ПЦР-анализа в генетико-селекционных исследованиях / Ю.М. Сиволап. – Киев: Аграрна думка, 1998. – 156 с.
4. Козубенко Л.В. Селекция кукурузы на раннеспелость / Л.В. Козубенко, И.А. Гурьева. – Харьков, 2000. – 239 с.
5. Циков В.С. Кукуруза: технология, гибриды, семена / В.С. Циков. – Днепропетровск: Зоря, 2003. – 296 с.:ил.
6. Пашенко Ю.М. Адаптивні і ресурсозберігаючі технології вирощування гібридів кукурудзи / Ю.М. Пашенко, В.М. Борисов, О.Ю. Шишкіна. – Д.: АРТ-ПРЕС, 2009. – 224 с. + вкл.

7. СЕЛЕКЦІЯ ГОРОХУ

Шевченко А.М. – академік НААНУ

7.1. Досягнення, завдання і напрями

На Україні селекцію гороху ведуть 8 науково-дослідних інститутів і дослідно-селекційних станцій, а також деякі приватні установи. Починаючи із 40-х років минулого століття, результативно велись селекційні дослідження з горохом на Уладово-Люлінецькій дослідно-селекційній станції (Вінницька область). Тут створені сорти Уладівський 208, Уладівський 303, Уладівський 6, Уладівський 7, Уладівський ювілейний. У 1975 році вони зайняли половину всіх посівів зернового гороху в колишньому Радянському Союзі. Але використання цих і багатьох інших сортів в умовах виробництва не завжди було ефективним. Це пов'язано зі складністю вирощування гороху, яка зумовлена стовбурінням рослин в умовах надмірного зволоження, їх виляганням, висипанням насіння під час дозрівання та розтріскуванням бобів.

Генеральна направленість селекції гороху протягом останніх 30 років була сконцентрована на комплексному поєднанні підвищених показників урожайності, якості продукції і придатності рослин до механізованого вирощування. Використання виділених на Прискульській селекційній станції форм гороху з генетично контрольованою ознакою неосипності насіння (зростання насінневої ніжки з кожурою насіння) дало можливість розробити генетичні основи і методику нового напрямку в селекції цієї культури – на поєднання комплексу цінних господарсько-біологічних якостей зі стійкістю до висипання насіння. Застосування цих теоретичних розробок в практичних дослідженнях дало можливість Луганському інституту АПВ вперше в світовій селекційній практиці успішно вирішити проблему створення та впровадження у виробництво сортів гороху, які не осипаються. Практично здійснена переробка природи рослин гороху в потрібному для господарської діяльності напрямку. Впровадження у виробництво таких сортів Луганської селекції: Неосипаючий 1, Ворошиловградський ювілейний, Труженик, Тенакс, Напарник, Надійний, Донбас, Кормовик значно зменшило втрати врожаю насіння під час обмолоту гороху. Ці сорти висівались в колишньому Радянському Союзі на площі близько 2 млн гектарів. Всього створено на Луганщині більше 20 сортів гороху. Останні новинки луганської селекції з категорії сортів, що не осипаються, зі звичайним типом листка – Вінець та Луганський більш урожайні, цінні за якістю продукції.

На базі селекційного матеріалу Луганського інституту АПВ було організоване співробітництво в селекції стійких до висипання насіння сортів. Воно включало більше 20 провідних селекційно-дослідних установ СНД і країн Західної Європи. З використанням сортів і селекційних номерів луганської селекції селекційно-дослідними установами України

виведені неосипні сорти гороху: Вінничанин, Грант, Світязь (Інститут кормів УААН та Уладово-Люлинецька селекційно-дослідна станція), Харківський 29, Харківський 85, Харківський 302, Харківський янтарний та ін. (Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ); Російської Федерації – Арсенал, Зерноградський неосыпающийся, Омський неосыпающийся, Орловчанин та ін.; Республіки Молдова – ВОМО-84 та інших країн. Напрямок селекції на стійкість до висипання насіння прийнятий на опрацювання практично всіма селекційно-дослідними установами СНД, а також в Болгарії (Інститут пшениці і соняшнику), в Угорщині (Науково-дослідний інститут кормів, м. Ірегсемче), Франції (фірма „VERNEUIL L'ETANC”) та інших країнах Західної Європи. Всього створено більше 40 сортів, які занесені до реєстрів різних країн, і близько 30 сортів проходять державне сортовипробування.

У більшості господарств різних форм власності, причому не тільки України, відпрацювали свій ресурс бобові жатки. Придбання їх в найближчі роки через фінансову скруту важко вирішується. Тому основний напрямок відродження посівних площ гороху має здійснюватись на якісно новому рівні, з використанням сортів, які мають підвищену стійкість до вилягання, придатні до вирощування за технологією із застосуванням прямого комбайнування на збиранні врожаю.

Найважливішим етапним досягненням в селекції гороху західноєвропейських країн вважається створення в Данії виробничоцінного низькорослого безлисточкового (вусатого) сорту Солара. В західноєвропейських країнах він поклав початок інтенсивній селекції безлисточкових (вусатих) сортів як ідеальної форми для цієї культури. Перші сорти гороху такого типу надійшли у виробництво в 1981–1983 роках. Нині всі західноєвропейські країни, а також Канада, Америка та ін. селекціонують, в основному, тільки безлисточкові (вусаті) сорти. Вирощування стійких до вилягання сортів вважається економічно вигідним, навіть якщо за врожайністю зерна вони поступаються до 20% кращим листочковим вилягаючим сортам.

Усі горохосіючі країни Європи віддають пріоритет впровадженню у виробництво нового покоління сортів гороху, які характеризуються високою продуктивністю, стійкістю до вилягання і дружністю дозрівання бобів на рослинах. Цілий ряд таких сортів західноєвропейської селекції (Лото, Мадонна, Менгір, Ніколь, Плутон, Харді та ін.) в останні роки занесені до Реєстру сортів рослин України. Вони ефективно виділяються технологічністю та урожайністю на високому агрофоні за сприятливих метеорологічних умов.

Більш адаптовані до екстремальних факторів навколишнього середовища України сорти місцевої селекції з вусатим типом листка та підвищеною стійкістю рослин до вилягання. Такими для вирощування в зоні Степу України є сорти луганської селекції Беркут, Комбайновий 1 та Степовик, які поєднують стабільно високий рівень урожайності, високий вміст білка в насінні (26,6-27,4%), цінну за якістю

продукцію. На півдні України добре зарекомендував себе сорт Світ, створений в Селекційно-генетичному інституті (м. Одеса). Останніми роками весь селекційний матеріал Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва (м. Харків) переведений на безлисточковий (вусатий) морфотип і на його основі створена ціла низка нових високопродуктивних та технологічних сортів, стійких до вилягання: Харківський еталонний, Царевич, Глянс, Чектек та ЧБЛ 5.

У використанні гороху як культури виділяють три напрямки селекції: продовольче, зернофуражне та укісне. З урахуванням специфічності ґрунтово-кліматичних умов і вимог виробництва, перед селекцією стоять конкретні завдання. Але до сортів усіх напрямків пред'являються і загальні вимоги: висока і стійка врожайність за доброї якості продукції, стійкість до найбільш поширених захворювань (аскохитоз, антракноз, борошніста роса, фузаріозні захворювання, бактеріоз) і шкідників (попелиця, брухус та ін.), стійкість рослин до вилягання, до розтріскування бобів та висипання насіння.

Сучасні якісно нові морфотипи гороху з такими господарсько важливими ознаками, як безлисточковість (вусатість), детермінантність (обмежений тип росту), неосипність насіння, що можуть надати рослинам високу технологічність, успішно конкурують за продуктивністю із традиційними (листочковими) сортами. Цей факт вказує на реальну можливість селекційним шляхом суттєво підвищити стійкість сортів кожного морфотипу гороху до екстремальних умов.

Сорти продовольчого використання мають відповідати суворим вимогам відносно товарних якостей, які визначаються крупністю, формою, забарвленням і вирівняністю насіння. Бажані сорти з крупним кульоподібним насінням, високою (80-96%) їх вирівняністю. Суттєве значення для промислової переробки мають технологічні якості насіння: вихід крупи, лущеного і подрібненого продукту. Забарвлення насіння має бути однотонним. При цьому перевага віддається рожево-жовтому забарвленню. Важливі також і кулінарні якості насіння, час та рівномірність варіння, смак, запах і консистенція каші, приварок.

Дуже важливо вести селекцію на біохімічний склад насіння. Завдання її полягає в підвищенні сумарної кількості білка, частки водорозчинної фракції і поліпшенні його амінокислотного складу. Незважаючи на те, що в білку гороху є всі незамінні амінокислоти, його біологічна цінність невисока через зниження вмісту метіоніну та триптофану. Вирішення цієї проблеми досить складне, але реальне.

Бажано вести селекцію сортів, які не мають сполук типу білків-інгібіторів травного тракту (трипсин, хемотрипсин, лектини). Паралізуючи активність травних ферментів, вони знижують засвоєння білка.

Вимоги до якості зерна зернофуражного використання менш суворі. Такі сорти можуть мати насіння будь-якої крупності, хоча переважно дрібнонасіневі, тому що це дозволяє витратити менше посівного матеріалу. Колір, форма, кулінарні якості насіння не мають зна-

чення. Що стосується вмісту білка та його амінокислотного складу, то завдання такі ж, як для сортів продовольчого гороху.

У селекції *укісно-кормових сортів*, поряд із загальними вимогами, які стосуються зазначених вище сортів гороху, тут важливі швидкі темпи накопичення великої вегетативної маси, яка містить 18-22 % білка, збалансованість за складом амінокислот і вітамінів, високу облиствленість, низький процент клітковини, дрібнонасінність. Враховуючи те, що ці сорти часто вирощують у суміші з іншими культурами (овес, соняшник і т. д.), важливо щоб фази їх розвитку збігались з відповідними фазами розвитку цих культур.

7.2. Генетика

Вивчення генетики гороху має давню історію і пов'язане з іменем Т. Найта. Але фундаментальні роботи з генетики гороху були виконані чеським вченим Г. Менделем. Горох є вельми зручним для генетичних досліджень, тому що він суворий самозапилювач з досить контрастними морфологічними ознаками, має всього сім пар хромосом ($2n = 14$), а значить сім груп зчеплень.

Відповідно до повідомлення С. Блікста, відомо близько 1000 мутантних локусів, з яких приблизно 300 ідентифіковані, 170 локалізовані в семи групах зчеплення. Успадкування за типом неалельної взаємодії, плейотропність багатьох генів значно утруднюють генетичний аналіз найбільш цінних в господарському відношенні ознак.

Ознаки сходів і стебла. Нормальний розвиток хлорофілу зумовлений присутністю домінантних генів *Alb* і *Au*, їх рецесивні алелі спричиняють появу відповідно білих та золотистих сходів, які через 10 днів гинуть.

Загальна довжина стебла гороху детермінується багатьма генами. Одні з них контролюють довжину міжвузлів, інші – їх кількість.

Фасціація стебла зумовлюється сполученням рецесивних алелей *fa* і *fas*. Рослини з генотипом *FaFas*, *Fafas*, *faFas* мають звичайне стебло. Якщо два гени – *Fr* і *Fru* – представлені домінантом, галузження стебла відсутнє, якщо один з них в рецесиві – *Frfru* або *frFru*, з'являються 3-4 галузки, а за *frfru* утворюється 7-10 галузок.

Певне значення в селекції гороху на підвищену технологічність має ознака детермінантності (обмежений ріст) стебла. Класифіковані різні моделі детермінантності (ДТР). Луганська модель ДТР (рецесивний алель *det*): на головному пагоні утворюються, незалежно від умов вирощування, тільки два плодоносних вузли з трьома плодоносами; самарська модель ДТР (рецесивний алель *deh*) – на головному пагоні утворюються від 1 до 9 продуктивних вузлів (найчастіше 4-8), а ріст пагонів припиняється утворенням на верхівці редукованої квіточки або листка.

Ознаки листя. Тип листя, як головного асимілюючого органа, суттєво впливає на продуктивність рослин. Часто важлива не тільки площа листової поверхні, але також їх освітлення. Рослини з акацієподібним типом листка (рецесивний алель *tl*) мають велику асиміляційну поверхню, але вони сильно вилягають, і ефективність асимілюючої діяльності такого листя різко знижується внаслідок їх взаємозатінення. Рослини з вусатим типом листка (рецесивний алель *af*) значно менше вилягають, але за площею листя поступаються рослинам зі звичайним типом листка. В результаті схрещування вусатих форм (*af*) зі зразками, які мають акацієподібне листя (*tl*), завдяки комплементарній взаємодії неалельних генів (*af*, *tl*) були отримані форми гороху з багаторазовим непарноперистим складним листям. Але у них виявлено багато негативних ознак, які стали перепоною на шляху їх подальшого використання в селекції.

Тип листка у гороху зумовлюється складною взаємодією домінантних і рецесивних алелей генів *Tl* і *Af*. Так, *Tl* у разі взаємодії з *Af* викликає розвиток звичайного типу листка, а за сполучення *af* з *Tl* формується безлисточковий тип листка.

Ознаки суцвіть і квітки. Багатоквітковість – важливий елемент структури продуктивності рослини і врожаю насіння. Незважаючи на сильну модифікацію ознаки залежно від зовнішніх умов, експресивність її має і сортову специфіку. Кількість квіток і відповідно бобів на квітконосі детермінується сполученням генів *Fn* і *Fna*. В домінантному стані вони зумовлюють розвиток одноквіткового квітконоса, рецесивність одного з них зумовлює розвиток двоквіткового, а рецесивність обох локусів – три- і чотириквіткового квітконосів.

Ознаки бобу і насіння. Лампрехт в різний час установив ряд генів, які контролюють форму бобу. Відомо декілька полімерних генів, детермінуючих розмір бобу, а також розвиток його пергаментного шару.

Ідентифікована велика кількість генів, які контролюють забарвлення насінневої шкірки за типом полімерії і комплектарності. Крупність насіння визначається щонайменше чотирма полімерними генами. На велику увагу в селекційних дослідженнях заслуговує ознака зростання насінневої ніжки з кожурою насіння. Вона зумовлена рецесивним геном *det*.

Вивчення стійкості гороху до захворювання почато порівняно давно. В багатьох випадках вона контролюється одним, частіше за все домінантним, геном. Так, алель *En*, зумовлює стійкість до вірусу звичайної мозаїки, а алель *en* – сприйнятливість до нього. Гени *Fu* і *Fnu* визначають стійкість до збудників відповідно до 1-ї і 2-ї раси вілта, а рецесивні алелі *fu* і *fnu* – сприйнятливість до них. Відносно борошнистої роси картина зворотна: домінантний алель *Er* зумовлює сприйнятливість, а рецесивний алель *er* – стійкість до неї. Є відомості, що стійкість до аскохітозу контролюється трьома домінантними генами.

7.3. Вихідний матеріал

Успіх селекційної роботи багато в чому визначається тим вихідним матеріалом, з яким працює селекціонер. Для більшої ефективності селекції потрібно максимально використовувати весь потенціал культури. Важливе джерело вихідного матеріалу представляють зразки світової колекції. Національний генетичний банк України (Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва) на цей час включає 2963 сортозразки гороху, які постійно збагачуються новими цінними зразками. Ці зразки, які належать до різних екологічних груп, після детального вивчення використовують для створення сортів шляхом прямого добору або, як правило, як компоненти схрещувань.

Україна з 1995 року є членом Міжнародного союзу з охорони сортів рослин (UPOV), що вимагає від держав забезпечення правового захисту сортів рослин. Це передбачає дотримання основних вимог, викладених в Міжнародній конвенції UPOV, а саме: новий сорт повинен чітко відрізнятися від існуючих, бути однорідним і стабільним.

Джерелом високої адаптивності до біотичних та абіотичних чинників навколишнього середовища, високої продуктивності є сорти Харківський 131, Уладівський 10, Ювіляр, Рапорт, Донбас, Курган, Кварц, Вілор, Талісман та ін. Особливо слід відзначити сорт Неосипаючий 1, який володіє високою комбінаційною здатністю. У свій час він був районований більш як в 70 областях, краях та республіках колишнього СРСР. Це добрий сортотворець. З його участю була створена велика кількість сортів.

Важливим резервом підвищення продуктивності нових сортів є створення багатоквіткових (3-5 бобів на плодоносі) форм. Основним вихідним матеріалом тривалий час слугував сорт Многоцвєтковий 5555. Зараз з успіхом використовуються й інші джерела: сорт Акорд, форма ОБЦ-817, а також сорти Triplex, Fabina, Finex, (Франція), Triofin (Нідерланди). Важливу роль у підвищенні урожайності відіграє крупність насіння. В цьому відношенні найбільш цінні зразки із середземноморської екологічної групи (сорти із серії Вікторія).

У селекції на неосипність насіння в сучасних умовах доцільно використовувати створені Луганським інститутом АПВ сорти Неосипаючий 1, Труженник, Вінець, Луганський та інші. Поєднання цієї ознаки з цукровим типом бобу забезпечить виключення втрат урожаю від розтріскування бобів і висипання насіння (сорт Цукат).

Одним із сучасних напрямків селекції є підвищення збирального індексу гороху приданням новим сортам короткостебловості за рахунок вкорочення міжвузлів. Залучення в селекцію чеських сортів з короткими міжвузлями дозволило створити низькорослі сорти з неосипним насінням в Російській Федерації (Неруч, Орловчанин, Зубр,

Таловець 60), в Україні – Люлинецький короткостебловий, Уладівський напівкарлик, Інтенсивний 92, Інтенсивний 97 та інші.

У підвищенні технологічності гороху особливо інтенсивно використовуються форми з вусатим типом листка. Із безлисточкових сортів (вусатих з репродукованими різною мірою прилистками) найбільш відомі Погретта і Філбі (Великобританія), окрім цього в розпорядженні селекціонерів багато мутантів такого типу. На сучасному етапі ведення селекційної роботи для підвищення технологічності гороху особливо важливо залучати в гібридизацію нові сорти з вусатим типом листка Комбайновий 1, Степовик, Гланс, Царевич, Чербек та ін. Селекція в цьому напрямку далеко не вичерпала свої можливості. Про це свідчить виявлення нових оригінальних форм –Хамелеон *Ad* з ярусною гетероморфністю листя. У процесі онтогенезу рослин цієї форми проходить зміна домінування генів, що визначають тип листка. Форма Хамелеон може бути перспективною для створення нових технологічних сортів гороху, бо має низьку схильність до вилягання і більшу фотоасимілюючу поверхню, ніж вусаті форми.

Останнім часом створені оригінальні сорти та форми, які поєднують луганський тип детермінантності, неосипність насіння (гени *det* та *def* – сорт Детермінантний ВСГІ), а також ці ознаки з вусатим типом листка (ген *af* – сорт Вусач детермінантний), детермінантність та фасційоване стебло (форма Люпіноід 525-92-1), Самарський тип детермінантності з укороченим стійким до вилягання стеблом (сорт Батрак).

Дійовими джерелами генів скоростиглості можуть бути відносно старі сорти Аляска, Ранній зелений, а також створені на Луганщині сорт з неосипним насінням Первоцвіт та мутантна детермінантна форма Подснежник. Високий вміст білка і добрі смакові якості мають сорти Московський 572, Чишмінський ранній, Чишмінський 210, Неосипаючий 1, Труженик, Луганський, Степовик, Комбайновий 1 та інші. В цілому такими якостями відзначаються форми західноєвропейської еколого-географічної групи. За вмістом одночасно метіоніну і триптофану з цієї ж групи виділяються зразки ВІРу: Кармазиновий (К-3960), К-4045 і сорт Уладівський 208.

Традиційно для селекції існує суттєва потреба в джерелах генів стійкості до найбільш розповсюджених хвороб та шкідників. З диких і культурних форм гороху виділяють лише поодинокі з достатньо доброю польовою стійкістю до аскохітозу – сорти Комсомолец 11, Фаленський 42, VUT (Болгарія), Ridcovert (Франція), Servo (Нідерланди).

Відносно польову стійкість до місцевих популяцій збудника борошнистої роси проявляють сорти Рамонський 77, Київський 1, Укосний 1, Торсдаг. Носіями генів специфічної стійкості до борошнистої роси (*er i er2*) визнані сорт Sratagem і лінія SVP 942 (Нідерланди).

З вірусних хвороб найбільш розповсюджені і шкодочинні деформуюча і звичайна мозаїка. Відносно стійкими до деформуючої мозаїки є зразки з Німеччини, Нідерландів і Австралії, а до звичайної – сорти Укісний 1, Зимуючий і деякі зразки з Великобританії, США, Німеччини.

Сортів, стійких до ураження брухусом (горохова зернівка), немає, а за стійкістю до горохової плодожерки виділяють сорт Klaine Rheinlenderin (Німеччина). Сортів, які не пошкоджуються гороховою попелицею, також немає. Відносно стійкі Горьковський 186, Превосходный 240 і деякі інші.

7.4. Методи селекції

Гібридизація. В минулому в селекції гороху широко використовували аналітичні методи, які базувались, в основному на доборах з місцевих популяцій і сортах народної селекції. В різні часи шляхом індивідуального або масового добору були створені сорти Ранній зелений 33, Московський 572, Московський 559, Комсомолец 11, Уладівський 208 та інші. Але в сучасних умовах, коли до сортів виробництво пред'являє дуже жорсткі вимоги, метод аналітичної селекції має дуже обмежене значення. Селекція гороху базується, головним чином, на внутрішньовидовій гібридизації із залученням світового різноманіття форм цієї культури в поєднанні з багаторазовими індивідуальними, індивідуально-груповими або рідкомасовими доборами. На початку широко практикувався метод парних схрещувань. Наприклад, найбільш розповсюджений у свій час сорт Неосипаючий 1 був отриманий від схрещування Рамонський 77 x Прикульський 349. При цьому, як правило, як материнську форму використовували найбільш урожайний місцевий сорт, а як батьківську – донор ознаки, яка цікавить селекціонера (в цьому випадку зразок Прикульський 349 – носій ознаки неосипності насіння). Але такі прості схрещування не завжди забезпечують отримання потрібної рекомбінації генів. Тому часто доводиться застосовувати складні схрещування, які добре зарекомендували себе в селекції провідних зернових культур – пшениці озимої, ярої та ін. З використанням в селекційному процесі селекційних номерів гібридного походження родовід сортів, які створюються, стає все більш складним (рис. 7).

У цій схемі наведено етапи східчастої гібридизації, які виконані тільки в Луганському інституті АПВ. З урахуванням того, що залучені до схрещувань сорти також гібридного походження (сорт Рамонський 77 отримано від парного схрещування Вікторії гейне x А-579; сорт Уладівський ювілейний виведений від парного схрещування Уладівського 652 x Рамонський 77), повний родовід сорту Комбайновий 1 значно складніший.

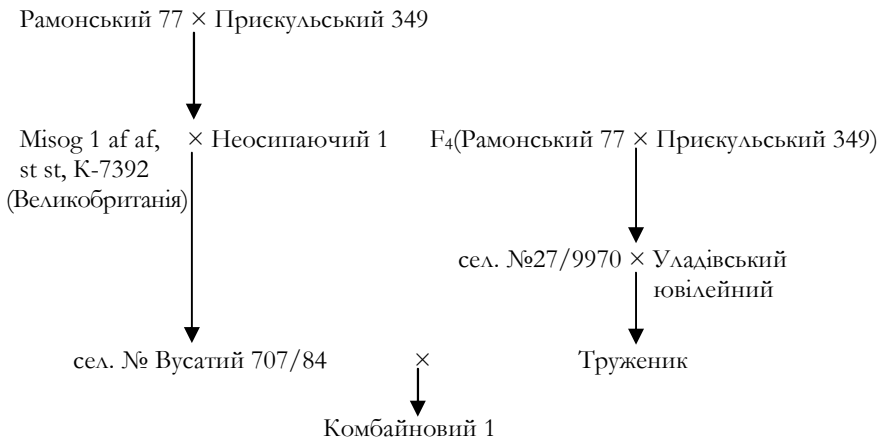


Рис. 7. Схема створення сортів гороху в Луганському інституті АПВ.

На думку багатьох селекціонерів, обсяг схрещування залежить від контрастності батьківських форм за ознаками, які взяті на селекційне опрацювання. Якщо відмінності невеликі, то в F_1 можливо обмежитись 20-30 рослинами, у разі більшого контрасту – використовувати 100 і більше, інакше в F_2 можна не отримати потрібних рекомбінантів.

В.Х. Хангільдін вважає, що обсяг схрещувань в дослідженнях з горохом може бути меншим, ніж в селекції пшениці, тому що кількість можливих комбінацій у гороху на чотири порядки нижче, ніж у пшениці м'якої.

Основний метод роботи з гібридними популяціями – індивідуальний добір з оцінюванням потомств (педігрі). Спосіб пересіву потомств в усіх його модифікаціях малоприматний в селекції гороху, що зумовлено можливим виляганням посівів гібридних популяцій.

Слід відзначити, що за простими ознаками, які детермінуються рецесивними генами, проводять коротке бракування зібраних елітних рослин в F_3 - F_4 , а за кількісними ознаками – в F_5 - F_6 і в наступних поколіннях, щоб в селекційному розсаднику мати високопродуктивні константні лінії.

Метод віддаленої гібридизації в селекції гороху не отримав розвитку. Міжвидова гібридизація з цією культурою суттєво обмежена. В селекційній практиці відомий один випадок створення сорту гороху посівного з участю *P.fulvum* – це сорт Воронежский. Спроби схрещувань гороху з викою і бобами поки що не дали позитивних результатів.

Експериментальний мутагенез. Перший мутантний сорт гороху Стрел був створений в Швеції у 1957 р. в результаті опромінення сорту Кластер проміннями Рентгена. Для отримання високопродуктивних мутантів слід застосовувати обробку мутагенами насіння найбільш урожайних сортів. За допомогою мутагенезу порівняно

легко можливо виправити окремі недоліки вже наявних сортів і перспективних форм. Мутагенез – найбільш ефективний метод отримання високобілкових форм гороху.

Мутабельність різних сортів гороху неоднакова. Мало мутацій дають форми з великим набором домінантних ознак – пелюшки, малоокулярні місцеві сорти. Більш мутабельні сорти з великим набором рецесивних ознак. Певну специфічність мають і самі мутагени. Хімічні мутагени дають домінантні мутації вже в першому поколінні, для фізичних мутагенів такі мутації – велика рідкість.

Гамма-промені застосовують у дозі 1,29-3,87 Кл/кг, а швидкі нейтрони – 1,0-2,5 Гр. Хімічні мутагени (ЕІ, НЕМ, ЕМС, НММ та ін.) використовують в концентраціях від 0,001 до 0,5%. Слід мати на увазі, що концентрація залежить не тільки від виду хімічного мутагену, але також від специфічності сорту, з експозицією обробки від 6 до 20 годин.

Створена значна кількість мутантних форм гороху зі зміненою архітектонікою стебла (низькорослі, фасційовані, з обмеженим ростом та іншими рецесивними ознаками). В Луганському інституті АПВ створена форма Подснежник – низькоросла, з детермінантним стеблом, ультраранньостигла. Часто такі форми більш технологічні, ніж вихідні сорти. Вони представляють певний інтерес для практичної селекції.

Поліплоїдія. Застосування поліплоїдії в селекції гороху поки що не дало практичних результатів. Хоча окремі тетраплоїди стійкі до вилягання, мають більш крупне насіння з високим умістом білка, але низька насіннева продуктивність, яка пов'язана з особливостями мейозу, а також пізньостиглість зводять нанівець ці переваги.

7.5. Методика і техніка селекційного процесу

Селекція гороху ведеться за схемою, загальноприйнятою для культур-самоzapильників.

Сортозразки колекції вивчають за методикою ВІРу. Кращі з них залучають до гібридизації.

Враховуючи біологічну особливість гороху, яка полягає в тому, що приймочки у нього визрівають дещо раніше тичинок, на рослині материнського сорту для запилення вибирають бутони зеленуваті, без наявності типового білого кольору. З цих бутонів видаляють тонко загостреним пінцетом тичинки. Відразу після кастрації проводять запилення безпосередньо квіткою батьківської форми. У квітці, яка розкрилась в день запилення, пиляки вже лопнули, але пилок знаходиться як жовта купка на рильці приймочки. Пилок в цей час найбільш зручний для гібридизації. Він легко струшується з рильця своєї квітці і добре утримується на рильці материнської квітці. Щоб покращити умови живлення майбутнього гібридного бобу, на підібраній для схрещування рослині материнського сорту видаляють всі бо-

би та квітки нижче бутона, який запилюється, а також верхівку рослини. Кастровані і запилені квітки ізолюють марльовими або капронними ізоляторами, або обмотують тонким шаром вати. Для практичної селекції квітки можна не ізолювати, особливо в районах, де природне перехресне запилення буває рідко.

Боби з гібридним насінням у фазі повної стиглості підлягають збиранню окремо з кожної гібридної комбінації. Насіння з них використовують для формування гібридного розсадника першого року. В ньому до кожної гібридної комбінації необхідно висівати обидві (материнську та батьківську) форми з метою полегшення контролю якості проведених схрещувань.

Гібридний, селекційний розсадник висівають ручними сівалками або селекційною посівною сівалкою. Контрольний розсадник закладають сівалкою точного висіву СКС-6-10 або іншою такого типу, без повторень, за методикою частого стандарту, запропонованою В.А. Абакуменко та С.П. Лифенко. Попереднє і конкурсне сортовипробування проводять за методикою Державної служби з охорони прав на сорти рослин методом рендомізованих повторень. Збирання колекційного, гібридного, селекційного та контрольного розсадників проводять вручну, з наступним обмолотом на селекційних молотарках. Попереднє та конкурсне сортовипробування збирають селекційними комбайнами (САМПО-130, Седмастер універсал та ін.).

7.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу

Тривалість вегетаційного періоду визначають фенологічними спостереженнями за фазами від з'явлення сходів до повного дозрівання. У ряді випадків, коли дозрівання гороху відбувається в несприятливих умовах, краще порівнювати селекційні зразки за тривалістю періоду сходи-цвітіння.

Урожай зеленої маси у кормового гороху визначають на 10-й день після початку цвітіння. Для цього рослини з облікової ділянки виривають з коренем, підраховують їх, обрізають коріння, зразу зважують.

Коефіцієнти стійкості рослин до вилягання визначають відношенням висоти стеблостою у фазі повної стиглості до довжини стебла рослин.

Стійкість гороху до бактеріозу, фузаріозу та інших хвороб визначають обчисленням проценту рослин, які загинули від ураження. Хвороби пятнистості (антракноз, аскохітоз, іржа, сіра гниль) визначають за 5-бальною шкалою у фазі максимального розвитку хвороби, облік ведуть візуально. На ранніх етапах селекційного процесу враховують кожну уражену рослину, або оглядають не менше 30 рослин на ділянці, а в контрольному, попередньому та конкурсному сортовипробуваннях – 50-100 (по діагоналі ділянки 10-20 рослин у п'яти місцях). Для оцінювання

ступеня ураження бобів оглядають 50-100 бобів також на 10-20 рослинах в п'яти пунктах. Враховуючи те, що у гороху відсутній зв'язок між ураженням листя, бобів і насіння, проводять облік ступеня ураження не тільки вегетативних органів і бобів, але також насіння. Ступінь ураження окремих органів (стебла, листя, бобів, насіння) оцінюють за загальноприйнятою універсальною шкалою (табл. 3).

Таблиця 3 – Універсальна шкала-класифікатор ураження сортозразків гороху хворобами та пошкодження шкідниками

Ступінь ураження/ пошкодження	Оцінка ураження за 5-бальною шкалою		Оцінка за класифікатором ВІР, бал	Імунологічна характеристика сортозразка
	бал	%		
Дуже слабкий	1	до 10	1	Високостійкий
Слабкий	2	11-25	3	Стійкий
Середній	3	26-50	5	Середньостійкий
Сильний	4	51-75	7	Слабосприйнятливий
Дуже сильний	5	75-100	9	Сприйнятливий

Розварюваність насіння аналізують варінням його в дистильованій воді в спеціальному приладі. Коефіцієнт розварювання (K) вираховують за формулою А.В. Соснина:

$$K = \frac{c}{b},$$

де c – кількість насінин, які розварились;

b – середній термін розварювання однієї насінини.

Технологічні якості гороху (лушення, загальний вихід крупи, цільного лушеного зерна, колотого зерна і побічних продуктів) визначають на спеціальних приладах – голendraх.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які нові морфотипи гороху з'явилися в результаті селекційних досліджень?
2. Які специфічні вимоги пред'являються до сортів гороху різного використання?
3. Які типи листка у гороху і як вони використовуються в практичній селекції?
4. Які особливості цвітіння гороху і як це використовується в гібридизації?
5. На якій частині рослини гороху проявляється ознака неосипності?
6. Якими хворобами уражуються рослини гороху?
7. Назвіть основні елементи обліку урожайності рослин гороху.

8. Коли проводять облік урожайності гороху?
9. Які основні методи використовуються в селекції гороху?
10. Назвіть нові сорти гороху, які найбільш придатні для збирання урожаю прямим комбайнуванням.

Література

1. Генетика культурных растений: зернобобовые, овощные, бахчевые / Под ред. Т.С. Фадеева. – Л.: Агропромиздат, 1990. – 237 с.
2. Ідентифікація ознак зернобобових культур (горох, соя) (навчальний посібник) [Кириченко В.В., Кобизєва Л.Н. та ін.]. За ред. В.В. Кириченка. – Харків: ІР ім. В.Я. Юр'єва УААН, 2009. – 172 с.
3. Козлова Л.С. Состояние производства и приоритетные направления селекции гороха и кормовых бобов в странах Европы / Л.С. Козлова. – М.: Наука, 1995. – 49 с.
4. Шевченко А.М. Методические указания по селекции гороха на устойчивость к осыпанию семян / А.М. Шевченко. – М., 1981. – 11 с.
5. Шевченко А.М., Скiтський В.Ю., Трунов О.П. Селекція гороху на технологiчнiсть при вирощуваннi // Зб.: Генетика i селекція рослин в Україні на межi тисячолiть. – Т. 3. – К.: Лотос, 2001. – С. 153-158.
6. Чекалiн Н.М. Генетические основы селекции зернобобовых культур на устойчивость к патогенам / Н.М. Чекалiн. – Полтава: Інтеграфiка. – 2003. – 186 с.

8. СЕЛЕКЦІЯ СОЇ

Січкач В.І. – доктор с.-г. наук

8.1. Досягнення, завдання і напрями селекції

Соя є однією із найбільш поширених культур світового землеробства, яка за посівними площами уступає лише рису, кукурудзі та пшениці. У світі її вирощують близько 93,5 млн га, валовий збір перевершує 228 млн т. Зараз її культивують більше ніж у 100 країнах усіх частин світу.

В останні роки культура набуває суттєвого значення і в Україні. Якщо у 1997 році нею засіяли 13,5 тис.га, то у 2007 році – вже 583 тис.га. У найближчі роки у нашій країні посівні площі сої будуть складати близько 1 млн га. За посівами цієї культури Україна уже зараз вийшла на перше місце в Європі.

Основна причина збільшення виробництва сої полягає у високій харчовій та кормовій цінності компонентів її насіння – білка та олії. Обидва цих продукти є важливим джерелом харчування людей, крім того, світове птахівництво і свинарство базуються на згодовуванні соєового протеїну.

Суттєвий внесок у збільшення валових зборів насіння культури зробила селекція. У різних країнах світу створені високопродуктивні, добре адаптовані до місцевих умов сорти, які відзначаються оптимальною тривалістю вегетаційного періоду, мають підвищений вміст протеїну або жиру в насінні, стійкі до основних хвороб і шкідників, здатні фіксувати значну кількість азоту із повітря.

Особливих успіхів досягли американські селекціонери, які вивели сорти інтенсивного типу із підвищеним рівнем стійкості до хвороб. Урожайність кращих із них за оптимальних умов перевищує 4 т/га, насіння містить 36-37% білка та 21-22% олії.

Канадські селекціонери створили ультраскоростиглі сорти з мінімальною реакцією на тривалість світлого періоду, які здатні давати добрі врожаї у зонах північніше 53-54°.

Високоадаптовані сорти, які виділяються комплексом господарсько цінних ознак, створені також в Китаї, Індії, Японії. У цих країнах, де багато сої використовують на харчові цілі, виведені спеціальні сорти, які характеризуються дуже крупним насінням, високим вмістом білка, мінімальною кількістю антипоживних факторів.

У колишньому Радянському Союзі інтенсивна селекційна робота розпочалася у 1927 році на Амурській сільськогосподарській дослідній станції (зараз Всеросійський науково-дослідний інститут сої). В.А. Золотницьким, К.К. Малишем, Т.П. Рязанцевою були виведені скоростиглі сорти для Далекосхідного регіону, які слугували основою для наступного крупномасштабного вітчизняного виробництва культури.

Значний інтерес в Україні до сої виник в кінці 20-х років ХХ сторіччя. У 1927 році нею було зайнято 600 га, у 1928 році – 2000 га, у 1931 році – 191 000 га. На жаль, такий стрімкий ріст площ не був підкріплений достатнім науковим рівнем її вирощування, сортиментом з оптимальною тривалістю вегетаційного періоду, матеріальною базою для переробки та збуту продукції, що призвело до скорочення її виробництва у наступні роки. Суттєві позитивні зрушення мали місце також у передвоєнні роки. У 1940 році соєю засіяли 76,3 тис.га. У період тимчасової окупації країни вирощування культури різко скоротилося, в цей час було втрачено значну частину цінного місцевого селекційного матеріалу. У післявоєнний період було вжито ряд заходів для відродження культури, в наступні роки мало місце як збільшення посівів, так і їх зменшення.

З метою добору кращих сортів для виробництва у 1925-1929 роках розпочали інтенсивне випробування завезених, в основному, із Маньчжурії форм сої на Харківській (нині Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва), Драбівській, Київській, Уманській, Дніпропетровській, Маріупольській, Одеській, Херсонській та інших дослідних станціях. Результати цих досліджень повністю підтвердили висновок про цілковиту можливість широкого впровадження сої в Україні.

Значний науковий внесок в розвиток селекційно-генетичних робіт в європейській зоні колишнього Радянського Союзу внесли В.Б. Енкен і А.К. Лещенко, які розпочали свою наукову діяльність на Кубанській дослідній станції Всесоюзного інституту рослинництва. Професор В.Б. Енкен видав досить ґрунтовну монографію по сої, де описав біологічні особливості культури, методи селекції, насінництво та агротехнічні особливості.

Селекція сої в Україні тривалий час була пов'язана з науковою діяльністю А.К. Лещенко, яка в післявоєнні роки перейшла працювати на Кіровоградську державну сільськогосподарську дослідну станцію (нині Кіровоградський інститут АПВ).

За майже 50-річний період роботи А.К. Лещенко вивела 25 сортів сої, опублікувала більше 100 наукових і науково-популярних робіт з генетики, селекції, насінництва, технології вирощування та переробки сої. Важливо зауважити, що ця наукова робота була тісно пов'язана із Всеросійським науково-дослідним інститутом олійних культур (Ю.П. М'якушко), Селекційно-генетичним інститутом УААН (В.І. Січкара), Інститутом землеробства УААН (В.Г. Михайлов), Інститутом землеробства Південного регіону (В.М. Колот), Інститутом рослинництва ім. В.Я. Юр'єва (В.І. Бондаренко, В.О. Матушкін), Буковинським інститутом АПВ (Н.Я. Ковальчук, М.Г. Голохоринська).

На сьогодні до Державного реєстру України занесено 90 сортів сої різних груп стиглості, придатних для вирощування в усіх областях та в АР Крим. Кращі з них за оптимальних умов доквілля здатні давати врожай на рівні 3,8-4,2 т/га. На жаль, за настання посушливих

умов їх урожайність знижується до 0,7-0,8 т/га, тому підвищення адаптивних можливостей, особливо стійкості до недостатнього зволоження, залишається одним з найбільш важливих показників, які потрібно покращити шляхом селекції в найближчій перспективі.

Головні напрями в селекції сої полягають у збільшенні врожайності та її стабільності за зміни умов зовнішнього середовища, створенні генотипів з оптимальною тривалістю вегетаційного періоду, введенні генів стійкості у новий вихідний матеріал, який створюється шляхом гібридизації, підвищенні адаптивності, покращенні технологічності, тобто придатності до індустріальної технології вирощування, поліпшенні азотофіксувальної здатності. Дуже важливо, щоб всі ці ознаки були присутніми в одному сорті, хоча це досить складна справа. Тому часто програма створення нового сорту включає ряд етапів і кінцева мета досягається поступовим поліпшенням окремих ознак.

Для досягнення визначеної мети слід вирішити низку завдань.

Продуктивність. Середня урожайність сої в світі складає 2,44 т/га, хоча в Італії вона досягає 3,8 т/га, Канаді – 2,8 й Аргентині – 2,7 т/га. Ці дані свідчать про значні перспективи в напрямі підвищення продуктивності культури. Основною перешкодою, яка обмежує урожай, є комплекс факторів довкілля, особливо недостатня кількість вологи в ґрунті. Тому за умов зрошення, а також в таких штатах США, як Айова, Іллінойс та інших, де випадає 800-1000 мм опадів, середня урожайність сої перевищує 3,0 т/га, а у посушливих зонах вона є менше 1,0 т/га, тому покращення адаптивного потенціалу культури є найбільш важливим завданням на найближчу перспективу. Особливо це важливо для України, де значні площі культури розміщені у степовій та південно-лісостеповій зонах, які відзначаються недостатньою кількістю опадів, що часто супроводжуються суховіями та дуже високими температурами.

Нові сорти повинні максимально використовувати для формування урожаю світлову енергію, воду та поживні елементи, оптимально поєднувати основні компоненти продуктивності, а також характеризуватись підвищеною здатністю до зв'язування азоту із повітря, стійкістю до вилягання, невеликими листками, оптимальною площею листової поверхні, малим кутом відходження бокових гілок від головного стебла, добре розвиненими китицями, підвищеною кількістю насінин у бобі. Досить впливає на рівень урожаю його індекс, тобто співвідношення між масою насінин та вегетативною надземною частиною. Селекціонери повинні наближати цей показник до 60%.

Найбільше значення для продуктивності мають такі її елементи, як кількість плодючих вузлів, бобів у вузлі та насінин у бобі, крупність насіння. Ці показники також пов'язані з такими ознаками, як висота рослин, гіллястість, облиствленість, товщина стебла, довжина та ширина бобу, розміри листочків, довжина міжвузлів, процент або-

ртивності квіток, бобів і насінин. Кожний сорт, як правило, виділяється специфічним зв'язком показників насінневої продуктивності та рівнем їх мінливості. Досить часто сорти з різною комбінацією елементів продуктивності дають подібні врожаї. Незважаючи на це, в процесі практичної селекції необхідно добирати форми, які вирізняються підвищеною кількістю вузлів, бобів та насінин на рослині. Як правило, у найбільш продуктивних форм сої або поєднуються середні значення основних елементів продуктивності, або деякі з них мають максимальні значення, а інші – середні.

Від'ємно впливають на врожай такі ознаки, як розтріскування бобів, обламування бокових гілок, вилягання рослин, низька інтенсивність фотосинтезу, знижені посухо- та холодостійкість. Існує суттєва генетична мінливість також за абортивністю квіток, бобів та насінин, яка максимально проявляється за умов посухи.

Тривалість вегетаційного періоду. Рослини сої досить чутливі до тривалості світлого періоду дня, тому про скоростиглість сорту можливо говорити лише для певної географічної широти. Чим вище на північ від екватора, тим день стає довшим і значна більшість генотипів сої затягує свій ріст і розвиток. Як правило, північніше 54-55° більшість генотипів не дозріває, тому сорти сої адаптовані до вузького поясу географічної широти. Американські селекціонери вважають, що на кожний градус (приблизно 160 км по широті) необхідно мати новий сорт.

Потрібно відмітити, що сучасний етап селекції сої спрямований на виведення сортів з більш широкою адаптивною базою. Особливо це твердження стосується скоростиглих форм, у яких фотоперіодична реакція суттєво знижена. Для створення таких генотипів необхідно добирати батьківські компоненти схрещування, які характеризуються близькою до нейтральної реакцією на тривалість світлового періоду. Сорти такого типу успішно виводять у ННЦ – Інститут землеробства НААНУ під керівництвом проф. Михайлова В.Г. Створені цією науковою установою скоростиглі сорти Устя, Ворскла, Єлена, Анжеліка придатні для вирощування у найпівнічнішій зоні нашої країни, а деякі з них і в Білорусі.

Для успішної селекції у цьому напрямі для гібридизації необхідно добирати ультраскоростиглі форми слов'янського та маньжурського підвидів, які вирощують у Швеції, Польщі, на Далекому Сході Росії, в Китаї, Кореї, Японії, Канаді. З метою підвищення насінневої продуктивності одним з компонентів схрещування може бути високоурожайний сорт з більш подовженою тривалістю вегетаційного періоду. Якщо схрещують між собою два дуже скоростиглих сорти, то вони повинні походити із різних екологічних зон.

Відомо, що існуючі генотипи сої різняться також за тривалістю періодів сходи-цвітіння та цвітіння-дозрівання. Тому для створення високопродуктивних середньостиглих форм потрібно схрещу-

вати між собою батьківські форми, у яких ці періоди різні. Для цієї мети підходять високопродуктивні сорти, які створені у СГП та у Інституті землеробства південного регіону, середньостиглі сорти Всеросійського науково-дослідного інституту олійних культур ім. В.С. Пустовойта (Краснодар), американські та канадські сорти.

Якість насіння. Інтенсивне використання насіння сої для кормових, харчових і технічних цілей потребує специфічних селекційних підходів для виведення сортів із широкою амплітудою якості. Основна маса сої зараз переробляється на потужних екстракційних заводах з метою одержання харчової олії та шроту. Як сировину тут використовують такі партії сої, які характеризуються підвищеним рівнем олії та білка. Як правило, ці показники становлять 21-22% і 37-38% відповідно. Для виготовлення таких соєвих харчових продуктів як молоко, концентрати, ізоляти необхідна високобілкова сировина, де вміст білка складає 42-45%. Для одержання такого насіння вирошують спеціально створені сорти харчового типу.

Селекція на покращення вмісту вказаних речовин у насінні досить складна, оскільки на ці показники суттєво впливають фактори довкілля. Крім того, проведення біохімічних аналізів і вартість реактивів потребують значних коштів.

Як свідчить селекційна практика, між двома головними компонентами насінин (олією і білком) існує значна від'ємна кореляція, тому створення високобілкових сортів зі значним рівнем олії в насінні є досить складним завданням. У зв'язку з цим, на сучасному етапі селекції досягається компромісне рішення – оптимальне їх поєднання. Кращі сорти, як правило, мають в насінні 38-40% білка та 21-22% олії, тобто загальна кількість цих компонентів у насінні складає 60-62%. Найбільш ефективним методом покращення якості насіння сої є міжсортова гібридизація та експериментальний мутагенез. За добору батьківських пар для схрещування бажано уникати використання різко контрастних генотипів, а краще цю роботу базувати на поступовому збільшенні як білка, так і олії. Одна батьківська форма повинна виділятися підвищеним рівнем білка, інша – олії або навпаки. За такого підходу існує можливість покращення якщо не обох показників, то хоч би одного з них без зміни другого. Поряд з цим необхідно постійно контролювати також продуктивність.

У Всеросійському інституті сої (Благовещенськ) одержані позитивні результати із селекції на покращення якості за використання дикої уссурійської сої, яка виділяється підвищеною білковістю насіння. У цих дослідженнях виділили деякі рослини гібридного походження з вмістом білка в насінні близько 50%.

Значна мінливість в насінні сої має місце і за вмістом вітамінів, ферментів, мікроелементів, фосфорумішувальних сполук.

Стійкість до хвороб і шкідників. На сої паразитує значна кількість патогенів і шкідників. Лише у Європі відомо 43 грибних, 13 бактеріальних і 4 вірусних хвороб та 114 видів шкідників. Концентрація посівів сої в Україні, використання високих доз добрив та гербіцидів призведе до збільшення втрат від хвороб і шкідників. На цьому етапі у нашій країні найбільше розповсюдження одержали фузаріоз, пероноспороз, септоріоз, церкоспороз, аскохітоз, альтернاریоз, біла гниль, вуглуватий та пустульний бактеріоз, вірусна мозаїка. Серед шкідників зустрічаються трипси, тля, цикадки, бульбочковий довгоносик, акацієва вогнівка, люцернова совка, павутинний кліщ, соєва плодожерка. Найбільшої шкоди завдають акацієва вогнівка та павутинний кліщ.

Під час створення стійких (толерантних) сортів у селекційній практиці використовують штучні інфекційні фони як в лабораторних, так і в польових умовах. У більшості селекційних програм комплексне оцінювання стійкості проводять у польових умовах в період сходів, цвітіння, наливу насіння та перед збиранням. Ступінь уражених рослин (процент розвитку хвороби) характеризується кількістю плям і площею ураження органів.

Для створення резистентних сортів найчастіше використовують метод беккросу із залученням в гібридизацію відомих джерел стійкості з подальшим індивідуальним добором. У цьому процесі важливо вести постійний контроль стійкості потомства виділених елітних рослин. Як батьківські форми, які виділяються стійкістю до ряду хвороб, рекомендуються такі сорти США: Адамс, Амсой 71, Анока, Бейсон, Блекхок, Бреґг, Верде, Вілкін, Катлер 71, Кенрич, Кларк 63, Мандарин Оттава, Стілл, Харлон, Хілл, Трейсі. Потрібно відмітити високий рівень селекції сої на стійкість у США, яка заснована на ізоляції та ретельному вивченні расового складу хвороби, виявленні сортів-диференціаторів, встановленні закономірностей її успадкування.

Значну цінність для селекції у цьому напрямі являють вітчизняні сорти Дніпропетровська 12, Іскра, Кіровоградська 6, Кіровоградська 4, Перемога, Херсонська 1, а також сорти країн колишнього Радянського Союзу – Амурська 41, Амурська 283, Амурська 310, ВНІМК 9186, Кубанська 33, Кубанська 276, Салют 216.

У наших дослідженнях підвищеною стійкістю до акацієвої вогнівки на півдні України виділялись скоростиглі сорти – Северная 2, Амурська 401, Рекорд северный, Зарніца, Білосніжка, Монета та інші. До галової нематоди стійкі сорти США – Адельфія, Бреґг, Дейр, Джексон, Дельмар, Пікетт 71, Хілл, Хаттон, Харді, Хемптон, Форест; до цистоутворюючої нематоди – Бреґг, Бетел, Бедфорд, Дейр, Дельмар, Гордон, Кастер, Лі 74, Пікетт 71, Пекінг, Селест, Сіммс, Харді, Хілл, Форест та інші.

8.2. Генетика

Культура сої належить до родини бобових *Fabaceae* (*Leguminosae*), підродини *Papilionaceae*, роду *Glycine* L. У сучасній систематиці американські вчені рід *Glycine* розділяють на два підроди: *Glycine* з 6 видами та *Soja*, куди відносять види *G.soja* та *G.max*. Підрід *Glycine* включає багаторічні рослини, які ростуть в Австралії, на островах Тихого океану, Філіпінах та на півдні Китаю. У їх клітинах міститься 40 або 80 хромосом, хоча відомі декілька форм із 38 і 78 хромосомами.

Велика кількість хромосом і дрібні їх розміри перешкоджають проведенню цитогенетичних досліджень порівняно з іншими важливими в сільськогосподарському відношенні культурами.

Батьківщиною культурної сої вважають південно-східну Азію, головним чином, Китай. Тут вона була однією з головних культур ще 5 000 років тому. В Китаї зосереджена велика різноманітність місцевих форм різного рівня окультурення.

Існують різні думки відносно походження культурної сої. Американські генетики вважають, що вона походить від однієї або двох форм, які несуть по 20 хромосом, хоча нині такі предки не описані. Японський генетик К. Карасава стверджує, що культурна соя виникла із дикої шляхом нагромадження мутацій без зміни кількості хромосом. Другий японський вчений Я.Фукуда допускає, що процес еволюції йшов наступним шляхом: *G.ussuriensis* → *G. gracilis* → *G. max*. Соя є природним тетраплоїдом з цитологічно функціональною диплоїдією. Це значить, що гібридне розщеплення проходить на диплоїдному рівні й кожна хромосома генома знаходиться у подвійному наборі.

Мейоз у культурної сої протікає нормально з формуванням 20 бівалентів і наступним розходженням по 20 хромосом в анафазі. Під час проведення віддалених схрещувань у ряді випадків спостерігали поряд з бівалентами уніваленти, триваленти, тетраваленти, кільцеві та неспарені хромосоми.

На сьогодні у сої описано ряд генів з чітким фенотиповим проявом.

Тип росту. Сорти сої чітко різняться за характером росту головного стебла. Ті з них, які закінчують ріст в період цвітіння і формують на верхівці стебла добре розвинену китицю, належать до групи з детермінантним типом росту. Він обумовлений дією гена dt_1 . Рослини генотипу $Dt_1 Dt_1$ вирізняються необмеженим ростом, який продовжується і після цвітіння. Проміжний між детермінантним і недетермінантним характером росту контролюється геном Dt_2 у присутності Dt_1 . Сорти сої з різними типами росту суттєво різняться за продуктивністю, висотою рослин, стійкістю до вилягання та іншими ознаками.

Характер стебла. Відомі дві пари генів V_1 і V_2 , які зумовлюють здатність стебла до завивання. За наявності рецесивних їх алелей v_1 і v_2 стебло є прямим. Фасціація стебла обумовлена рецесивним геном f .

Стерильність. Генна чоловіча стерильність (ГЧС) визначається шляхом мікроскопічного аналізу пилку, оскільки на основі морфологіч-

них ознак стерильні рослини практично не відрізняються від фертильних. Вивчені наступні джерела ГЧС – msr, ms4, ms3, ms2, ms1 Ames, ms1 Tonica, ms1 Urbana. Аналіз структури врожаю показав, що у стерильних рослин кількість продуктивних вузлів, бобів і насінин достовірно нижча, ніж у фертильних, більшість бобів містить одну насінину, висота прикріплення нижнього бобу значно вища. За висотою та гіллястістю стерильні рослини майже не відрізняються від фертильних.

Форма листка. У більшості сортів середній листочок трійчастого листка є досить широким, що обумовлено дією гена Na. Вузкий листочок є рецесивною ознакою, яка залежить від гена na.

Хвилястий характер листової пластинки спричинюється дією двох рецесивних генів lw_1 і lw_2 , зморшкуватість – генами lb_1 і lb_2 . Рецесивний ген lf_2 контролює 5-листочковий листок, а комбінація генів lf_1 і lf_2 призводить до формування досить великої кількості (9-14) листочків у листку.

Опушення. Головне стебло та бокові гілки рослин сої, а також стулки бобів покриті густими або рідкими волосками, які бувають коричневого або сірого забарвлення з різними відтінками. Як правило, дикі та напівкультурні форми виділяються більш темним кольором. Відсутність опушення контролюється домінантним геном P_1 . Відомі рецесивні гени pa_1 , pa_2 і pa_3 , які обумовлюють опушення у деяких форм сої. Домінантний ген P_4 контролює густе опушення, а P_s – рідке.

Колір квітки. Ознака варіює від інтенсивно фіолетової до білої. Більшість селекційних сортів виділяються фіолетовим або білим вінчиком. Ген W_1 обумовлює фіолетове забарвлення, а його рецесивний алель – біле. Антоціановий пігмент, який синтезується у рослині в результаті дії гену W_1 , зумовлює пігментацію й інших частин рослини: підсім'ядольного коліна, листових подушечок, стулків бобів, черешків, листків. Ген W_2 контролює блідо-фіолетовий колір вінчика за присутності гена W_1 . Комбінація генів W_3 і W_4 дає темно-фіолетовий колір квітки, а їх рецесивні алелі w_3 , w_4 – блідо-фіолетовий, майже білий.

Колір бобу. Темно-коричневий, майже чорний колір бобу обумовлений дією домінантного гена L, а світлий – його рецесивним алелем l. Відома друга алельна пара генів L_2 l_2 , причому домінантний алель дає більш темну окраску.

Розтріскування бобів. Описаний домінантний ген Sh дикої сої, який спричинює розтріскування бобів. Другий ген Sh_1 , навпаки, обумовлює стійкість до розтріскування.

Колір насінневої шкiрки. Забарвлення насіння у сої досить варіює – від чорного до білого, з різним ступенем проявлення.

Відомий ген O, який обумовлює коричневий колір насіння сої за наявності генів Tt (колір опушення рослин) або Rr (темне забарвлення насіння). Присутність гена R дає чорне забарвлення насіння.

Колір рубчика. Темно-коричнєве забарвлення викликає пара домінантних генів Ma_1 Ma_2 чорне – Bh_1 Bh_2 , світле – ma_1 ma_2 і bh_1 bh_2 . Крім того, відомі ще два гени, які впливають на колір рубчика – Di_1 di_1 та Di_2 di_2 .

Фотоперіодична реакція. Соя є типовою короткоденною культурою, тривалість вегетації якої дуже залежить від впливу світлого періоду. Тривалий день суттєво затягує цвітіння сої, рослини формують дуже сильну надземну масу, у більшості випадків не дозрівають. В останні роки з'явилися повідомлення про виявлення фотоперіодично нейтральних форм сої, які являють значну цінність для найбільш північних районів сосяння. Відомий ряд генів, які суттєво впливають на фотоперіодичну реакцію. Домінантні гени E_1 , E_2 , E_3 , E_4 , E_5 , E_7 обумовлюють пізні зацвітання та дозрівання. Для створення ультраскоростиглих сортів потрібно комбінувати рецесивні алелі названих вище генів у одному генотипі.

Хлорофільна недостатність. Існує ряд мутантів сої із порушеною функцією фотосинтетичного апарату. Плями жовто-зеленого кольору на нижніх листках обумовлені дією гена u_1 . Різний рівень хлорофільної недостатності, яка проявляється у пожовтінні листків, викликають гени u_2 , u_3 , u_4 , u_5 , u_6 , u_7 , u_8 , u_9 , u_{10} , u_{11} і u_{13} . Наявність гена u_{16} призводить до повної загибелі рослини.

В останні роки у селекційній практиці інтенсивно застосовують нові методи з використанням культури тканин, клітин, ізольованих зародків і соматичної гібридизації. Завдяки їм у ряді культур, в тому числі й сої, вдалося перенести гени віддалених видів у культурні сорти, в результаті чого одержали генетично модифіковані організми, які несуть принципово нові ознаки.

У культурі *in vitro* можливо ефективно вести селекцію на стійкість до патогенів, гербіцидів, засолених ґрунтів, високого або зниженого рН, посухи, підвищених або низьких температур. Таким шляхом американській фірмі «Монсанто» вдалося вивести лінії сої, які повністю стійкі до гербіциду суцільної дії раундапу.

Генетика кількісних ознак. Насінневу продуктивність та її складові обумовлює значна кількість «малих» генів, кожен з яких характеризується невеликим впливом на кінцеву ознаку. Крім того, характер їх дії суттєво залежить від факторів довкілля, а також взаємодії генотипу з середовищем. Кількісні ознаки знаходяться в численних кореляційних зв'язках одна з одною, а також з багатьма якісними показниками. Таким чином, створюється складна полігенна система, в якій досить нелегко виявити самостійний вплив окремих генів і навіть їх комплексів.

Новим науковим підходом для вивчення кількісних ознак є використання генетичних маркерів. За їх допомогою існує можливість формувати генетичну карту, на якій окремі локуси, в тому числі й ті, які визначають кількісні ознаки, займають відоме місце у хромосомі. Такий метод дає можливість виявити дію окремого локусу на певну ознаку. На сьогодні у сої уже відомо близько 500 локусів подібного роду. Для їх ідентифікації використовують спеціальні маркери, які мають відому послідовність нуклеотидів.

8.3. Вихідний матеріал

Як відзначав М.І. Вавилов, успіх селекційної роботи значною мірою залежить від наявності вихідного матеріалу. Він включає культурні та дикі види рослин, які існують у природі, одержані в процесі гібридизації експериментальні лінії, мутанти та поліплоїди, що виникли спонтанно або індуковані шляхом використання різних видів радіації, хімічних сполук, температури та інших чинників.

Для створення сортів, які поєднували б високі продуктивність та адаптивність, в селекційну роботу потрібно залучати широкий вихідний матеріал, що дозволить комбінувати в одному генотипі значну кількість генів, сприятливо діючих на врожайність та її стабільність. Для цього у більшості країн світу створюють та підтримують великі національні колекції сільськогосподарських культур, якими користуються всі селекційні установи, які працюють над створенням сортів. За колишнього Радянського Союзу об'ємна колекція сортів та диких форм сої підтримувалась в Інституті рослинництва ім. М.І. Вавилова (Санкт-Петербург), яка налічувала більше 5000 сортозразків.

Зараз значна кількість генотипів сої зібрана та вивчається у Національному центрі генетичних ресурсів рослин України (Інститут рослинництва ім. В.Я.Юр'єва, Харків). Тут проводиться інтенсивне вивчення сортозразків сої світової колекції за рівнем урожайності, вмістом білка та олії в насінні, стійкістю до хвороб та шкідників. Крім того, серйозна наукова робота з вивчення колекційного матеріалу проводиться у Селекційно-генетичному інституті (СПІ, Одеса), Інституті олійних культур (Запоріжжя), Кіровоградському та Буковинському інститутах АПВ.

Генофонд сої в США складає більше 10000 сортозразків, він добре вивчений та описаний, його інтенсивно використовують в селекції як у цій країні, так і в багатьох інших. Інтенсивна селекційна робота із соєю у США призвела до створення принципово нових сортів, особливістю яких є дуже висока насіннева продуктивність, стійкість до хвороб, шкідників і вилягання, підвищений вміст олії та білка в насінні. На сьогодні ми можемо впевнено говорити, що тут створився вторинний центр походження сої.

Важливим джерелом появи нових форм рослин є мутації. У світі шляхом застосування фізичних і хімічних мутагенів виведено 10 сортів сої. Перші досліди з експериментально одержаних мутацій провела А.К. Лещенко у 1931 році в Українському науково-дослідному інституті рослинництва (Харків). Вона виділила близько 30 груп мутантів, які різнилися за морфологічними ознаками, продуктивністю, висотою, тривалістю вегетаційного періоду. З 1957 року дослідження з експериментального одержання мутацій у сої розпочав В.Б. Енкен на Кубанській станції ВІР, а потім їх продовжив у Інституті цитології і генетики Сибірського відділення АН колишнього Радянського Союзу.

У результаті значного обсягу виконаних робіт було показано, що найбільш ефективними концентраціями хімічних мутагенів для сої є такі: нітрозоетилмочевина – 0,025%, нітрозометилмочевина – 0,01-0,02%, етиленімін – 0,01-0,015%, диметилсечовина – 0,02-0,04%, диетилсульфат – 0,025-0,05%, диметилсульфат – 0,01-0,05%, етилметансульфонат – 0,025-0,05 %. Гамма-промені дають високий процент мутацій за дії на насіння дозою 50-100 Гр, на незріле насіння – 15-30, паростки – 2,0, рослини у фазі цвітіння – 10-15 Гр. Рентгенівські промені краще використовувати у дозах 100-120 Гр, швидкі нейтрони – 15-25 Гр. Тривалість намочування насіння у розчинах хімічних мутагенів складає 6 годин. Рослини, які виростили з обробленого мутагенами насіння, є першим поколінням (M_1), а насіння, яке сформувалося з них, є другим поколінням (M_2). Як правило, індуковані мутанти є рецесивними, тому їх виділяють у другому поколінні. Для того, щоб мати селекційний успіх за індукування експериментальних мутацій у першому поколінні, як мінімум, необхідно мати 400-500 фертильних рослин, які збирають і обмолочують окремо і в M_2 висівають посімейно.

8.4. Методи селекції

Соя належить до самоzapильних культур, частота перехресного опилення не перевищує 0,5%. У зв'язку з цим, методи селекції культури у багатьох випадках є такими, як і у пшениці, гороху, рису, ячменю, бавовнику та багатьох інших культур.

Перший етап селекції сої був пов'язаний із добром із місцевого або колекційного матеріалу. Так, В.А. Золотницький у 1933 році вивів сорт Амурська 41 шляхом добору кращих рослин із місцевої сої Тамбовського району. Варто зазначити, що цей сорт ще й зараз зустрічається у виробничих посівах Амурської області. В Україні в 1930-х роках значну площу займав місцевий сорт – популяція Староукраїнська, а на Північному Кавказі – Місцева північно-кавказька.

У США у період 1917-1940-х років шляхом індивідуального або масового доборів із колекційних форм китайського походження одержали сорти Ілліні, Денфільд, Манчу, Мукден, АК, Мандарин, які склали основу синтетичної селекції в наступний період.

Основним методом створення нового вихідного матеріалу сої в сучасний період є міжсортова гібридизація спеціально дібраних батьківських форм. У результаті поєднання генетичного матеріалу двох або більше генотипів у наступних поколіннях існує можливість виділяти унікальні лінії, які поєднують бажані ознаки компонентів схрещування. За добору пар для схрещування слід враховувати, що чим більше вони різняться географічно, філогенетично, елементами продуктивності та морфологічними ознаками, тим вища вірогідність виділення у гібридних популяціях трансгресивних

форм. Важливо пам'ятати, що в результаті схрещувань інколи виникають нові ознаки і властивості, які не зустрічаються у батьківських форм. Це є результатом комплементарної дії генів, одержаних від компонентів схрещування.

Гібридні популяції, як експериментальний матеріал для добору, можливо одержувати багатьма методами. Відносно простими є одноразові парні схрещування двох батьківських форм. Нині цей метод є найбільш поширеним серед селекціонерів, які працюють із соєю. Він дає досить швидкі результати, його успіх суттєво залежить від правильного добору батьківських компонентів схрещування. Більшість сортів сої, які занесені до Державного реєстру України, виведені методом парних схрещувань.

Як правило, кращі результати мають місце, якщо для гібридизації добирають сорти, які несуть більше позитивних ознак.

Досить часто використовують також діалельні схрещування, коли між собою перезапилюють значну кількість сортів або ліній. За такої схеми схрещування визначають специфічну комбінаційну здатність певного генотипу, що має важливе значення для подальшої селекційної роботи. Більш простими є топкросні схрещування, коли значний набір генотипів опилують одним сортом, який називають тестером. За даної схеми також є можливість визначити специфічну комбінаційну здатність.

Якщо сорту, який нас задовольняє за багатьма характеристиками, необхідно передати певну ознаку, наприклад, стійкість до якогось патогену, то ефективно використовують зворотні схрещування. За такого методу буде мати якнайменше порушення генотипу рекурентної батьківської форми, оскільки до неї вноситься лише невелика кількість генів, за якими необхідно поліпшити сорт і одночасно зберегти його комплекс позитивних характеристик.

У процесі насичувальних схрещувань постійно зростає кількість матеріалу основного сорту, яка після п'ятого схрещування перевищує 99%.

Досить часто досягти поставленої селекційної мети шляхом схрещування двох батьківських форм неможливо. Тоді застосовують більш складні схеми. Метод подвійних схрещувань базується на перезапиленні між собою двох простих гібридів – $(A \times B) \times (C \times D)$. Подібним є потрійне схрещування, коли гібрид F_1 переопилюють новою батьківською формою.

Більш складним є метод східчастих схрещувань, за якого в гібридизацію залучають 4-6 батьків. За нього кожне покоління F_1 перезапилюють новою формою, в результаті чого одержують складну гібридну популяцію. У разі використання цієї схеми важливо, щоб батьківські форми, які залучають на останньому етапі схрещувань, несли якомога більшу кількість бажаних ознак, оскільки вони передають гібриду 50% спадкового матеріалу.

Метод конвергентних схрещувань полягає у поєднанні генетичного матеріалу багатьох компонентів. Як правило, спочатку одержують 4 простих гібриди, потім їх попарно схрещують між собою і в кінцевому результаті переопиляють два складних гібриди. Зобразити це можливо у такому вигляді: [(A x B) x (C x D)] x [(E x F) x (G x H)]. Наведену схему інколи видозмінюють шляхом більш частого використання одного із сортів, якщо він несе багато цінних ознак.

Найбільш часто у роботі з гібридними популяціями застосовують метод педігрі. Кращі рослини добирають у F₂, потомство яких вирощують окремими сім'ями. У поколінні F₃ з більш продуктивних сімей повторно добирають індивідуальні рослини, які в наступний рік також вирощують окремими рядками. Метод педігрі є досить ефективним, але дуже трудомістким, оскільки потрібно працювати з великим об'ємом сімей.

З метою зменшення експериментального матеріалу, який вивчається, запропонований метод оцінювання в ранніх поколіннях. Для цього F₃ вирощують з повтореннями, що дає можливість об'єктивно відібрати кращі лінії, змішати їх, повторно оцінити в F₄, а в F₅ індивідуально добрати рослини і виростити їх окремими сім'ями. За такої схеми селекції має місце суттєва економія затрат.

Модифікацією методу педігрі є схема використання однієї насінини для потомства (ОНП). Її суть полягає у багаторазовому доборі (до F₆-F₈) однієї насінини рослини для пересіву, що сприяє швидкому досягненню високого рівня гомозиготності гібридного матеріалу. Навіть якщо популяція несла 5-6 гетерозиготних локусів, то уже в F₇ процент гомозиготних генотипів досягає 92-94%.

Позитивною стороною методу ОНП є значне зменшення експериментального матеріалу, а також прискорене його вивчення. Особливо ефективно його застосовують за використання теплиць та кліматичних камер, що дозволяє протягом року одержати три покоління.

Віддалена гібридизація. Деякі дикі види сої мають суттєвий інтерес для селекції. Наприклад, у форм *G. canescens*, *G. tabacina*, *G. tomentella* кількість насінин у бобі досягає 12. Інші види виділяються такими корисними ознаками, як багатоквіткова китиця, стійкість до хвороб, холодостійкість. Спроби схрещування диких форм з культурними не дали позитивних результатів. Іноді на материнській рослині після нанесення пилку дикої форми можуть формуватись зачаткові боби, які через короткий період часу опадають.

Плодовиті гібриди одержані лише за схрещування культурної сої з дикою усурійською, яка відзначається підвищеним рівнем білка в насінні та іншими цінними ознаками. Її використання в селекції дозволяє суттєво розширити генетичну базу створюваного вихідного матеріалу, який несе комплекс господарсько цінних ознак.

8.5. Методика і техніка селекційного процесу

Соя належить до групи суворих самозапилюючих рослин, запилення проходить ще за закритих пелюсток квітки. Пилкові зерна нелетючі, квітки для комах малопривабливі, нектар у них практично відсутній. Хоча інколи на квітках зустрічаються дикі та медоносні бджоли, трипси, джмелі, оси. Формування статевих частин квітки в процесі росту проходить несинхронно, маточка значно випереджає у рості тичинки, у зв'язку з чим, пиляки на ранніх фазах розвитку квітки знаходяться нижче приймочки, яка раніше готова приймати пилок і запилюватись. Це якраз найбільш сприятливий час для штучної гібридизації. У цей період можливо наносити на приймочку чужий пилок, поки свій ще не дозрів і таким чином проводити перехресне запилення без кастрації. Цей прийом інтенсивно використовується у СГІ для одержання значної кількості гібридних комбінацій.

За сприятливих умов доквілля масове розтріскування пиляків настає вранці (6-8 год), а якщо холодна погода, то через 3-5 год. За 10-20 хвилин пилкові трубки досягають приймочки, потім стовпчика і зав'язі. Розкриття віночка настає через 15-20 хвилин після початку проростання пилку.

Штучну гібридизацію можливо проводити декількома способами. Найбільш часто кастрацію і запилення виконують одночасно вранці, іноді кастрацію проводять у передвечірні години (17-19), а запилення ранком наступного дня. Непогані результати одержали на Кіровоградській державній сільськогосподарській дослідній станції після кастрації о 5-7 годині ранку і запилення о 10-12 годині цього ж дня. Запилену квітку обгортають ватою, листком материнської рослини або спеціальним папером, на неї вішають етикетку, де записується гібридна комбінація та дата схрещування.

Видалення пиляків за штучної гібридизації проводять через проріз віночка, або пелюстки повністю видаляють. Цю операцію виконують дуже обережно пінцетом або голкою. Пошкодження маточки негативно впливає на утворення насіння, як правило, такі квітки опадають.

Істотно збільшити кількість гібридів першого покоління можливо шляхом гібридизації без видалення пиляків. Успіх цього методу залежить від правильно дібраної фази розвитку квітки. Важливо відмітити, що на успіх гібридизації як з кастрацією, так і без неї, істотно впливають фактори доквілля, особливо температура та наявність вологи в ґрунті та в повітрі. За посушливих умов вихід гібридів є досить низьким.

Оскільки штучна гібридизація у сої є досить трудомісткою, а вихід істинних гібридів невеликий, суттєву цінність являють природні гібриди, які одержані після переносу пилку з одного сорту на інший. Як правило, це здійснюється за допомогою диких бджіл або трипсів. Таким шляхом одержали декілька гібридів у Молдові. У СГІ щорічно

закладають блоки природного перезапилення. За такої схеми батьківські форми висівають сумісно, причому материнський компонент несе чіткий рецесивний маркер. Як правило, це забарвлення квіток або опушення. За дозрівання збирають лише материнські рослини, які в наступному році висівають популяціями. Серед рослин можуть з'явитися такі, що несуть домінуючу ознаку, їх збирають окремо, в наступному році висівають сім'ями і, якщо має місце розщеплення, то це дійсно є природний гібрид. Якщо розщеплення немає, то це просто була механічна домішка.

Для суттєвого збільшення виходу природних гібридів можливо застосовувати лінії, які несуть генну чоловічу стерильність (ГЧС). Проведені у СГІ дослідження показали, що у стерильних рослин кількість продуктивних вузлів, бобів і насінин значно нижча, ніж у фертильних. У період дозрівання стерильні рослини зберігають зелене листя, тоді як у фертильних воно жовтіє і опадає. У цей час дуже легко виділити стерильні рослини із популяції за їх зовнішнім виглядом. На стерильних рослинах зав'язується приблизно на 85% менше бобів, ніж на фертильних.

У СГІ розроблена схема селекції сої за допомогою джерел ГЧС. З цією метою ряд високопродуктивних сортів і ліній перевели на стерильну основу. Для їх використання у селекції закладають блоки природного переопилення, де батьківською формою слугують спеціально дібрані генотипи. Стерильний материнський компонент схрещування і батьківський, який несе домінуючу ознаку, висівають сумішшю. Як правило, такі блоки розміщують поблизу лісопосадок, де мешкає багато комах, особливо диких бджіл. За дозрівання збирають лише материнську форму. У наступному році серед рослин з рецесивною ознакою добирають ті, які виявилися нетиповими. У наступному поколінні їх вирощують сім'ями і там, де є розщеплення, фіксують природний гібрид. Одержані експериментальні дані свідчать про високу ефективність цього методу.

Робота з гібридними комбінаціями полягає в наступному. Зібране із запилистих квіток насіння висівають поряд з батьківськими формами. Вирощені рослини F_1 збирають окремо і обмолочують. У другому поколінні справжніх гібридів має місце розщеплення за морфологічними ознаками, тривалістю вегетаційного періоду, стійкістю до хвороб і шкідників. Тут кожну рослину збирають індивідуально, обмолочують і в наступному році висівають сім'ями. З цього покоління розпочинають добір кращих рослин, який проводять протягом ряду років.

Гібриди перших поколінь треба вирощувати за оптимальних умов, щоб одержати максимальну кількість насіння та забезпечити найбільш повне проявлення спадкових ознак. За рослинами постійно проводять спостереження, організують добрий догляд, боротьбу з хворобами та шкідниками.

8.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу

У сої, як і в інших самозапильних культур, перше оцінювання за комплексом господарсько цінних ознак з великого набору ліній проводять у селекційному розсаднику, де вирощують потомки окремих рослин однорядковими ділянками з частими стандартами. На цьому етапі на основі морфологічних ознак бракують більше половини форм, які вивчаються. Не викликає ніяких труднощів оцінювання у цьому розсаднику за тривалістю періоду вегетації та окремих його фаз, висоти рослин, типу росту, стійкості до вилягання, рівня ураження деякими хворобами. Форми, які залишилися після бракування, переводять до контрольного розсадника, де їх вирощують на ділянках з повтореннями. Тут більше уваги приділяють показникам продуктивності та якості насіння. Остаточні випробування проводять у попередньому та конкурсному розсадниках, де особливу увагу звертають на рівень урожайності, стійкість до хвороб і шкідників, якість насіння. Рослини вирощують на великих ділянках за 4-6 повторень. Кращі лінії, які за комплексом господарсько цінних ознак виділились протягом ряду років, передають до Державного сортовипробування.

Досить часто для виявлення реакції нових сортів на певні умови, особливо несприятливі, застосовують специфічні фони. Наприклад, щоб виявити реакцію на зрошення, досліди закладають за умов поливу. Також відомо, що різні сорти неоднаково реагують на дози мінеральних добрив. Для виявлення сортів інтенсивного типу їх потрібно випробовувати на високому агрофоні. Оцінювання на стійкість до хвороб і шкідників проводять під час сівби на інфекційних розсадниках, де спеціально створюють умови, які відповідають високому рівню ураження хворобами та пошкодження шкідниками.

Оптимальний фон повинен сприяти найбільш повному проявленню господарсько цінних ознак сортів, що вивчаються, звести до мінімуму взаємодію генотип x середовище, бути відносно типовим для зони, сприяти повторенню одержаних показників упродовж ряду років. На кожному етапі селекційної роботи фон повинен забезпечувати ідентифікацію та добір найбільш цінних генотипів. Цього можливо досягти лише у разі їх комбінування – неоднаковий рівень інтенсивності агрофону (добрива, зрошення), випробування в різних зонах, інфекційні розсадники тощо. Одержані дані свідчать про те, що найбільш придатними для загального оцінювання є середні умови середовища, які дозволяють виявити генотипи, що поєднують підвищені продуктивність і стабільність. Лише на кінцевих етапах селекційної роботи слід використовувати контрастні фони. Послідовне переміщення певного сорту до різних зон дозволяє виявити найбільш повний аспект мінливості його господарсько цінних ознак, оскільки кожний фон діє специфічно. За такої схеми існує можливість виділення генотипів з дуже широкою адаптивною здатністю. Дуже важливо, щоб таке оцінювання було проведене на різних етапах селекції.

Для контролю за фоном випробування застосовують сорти-тестери, реакція яких добре відома.

Насіння, яке використовують для випробування, має бути високоякісним, одного року врожаю, якщо планується, його обробляють фунгіцидами, цю процедуру проводять для всіх сортів. Сіяти бажано таким же способом, як і у виробничих умовах.

Добір елітних рослин за продуктивністю проводять у польових умовах з наступним лабораторним аналізом. У першу чергу в період повної стиглості звертають увагу на такі показники, як кількість продуктивних вузлів та бобів на рослині, її висота та відстань від поверхні ґрунту до нижнього бобу, стійкість до вилягання, осипання та обламування бокових гілок. При цьому добирають рослини зі щільною, а не розлогою формою куща. Потім в лабораторних умовах у них кількісно визначають висоту рослини і висоту прикріплення нижнього бобу, кількість вузлів, бобів і насінин, довжину міжвузлів, товщину стебла у його основі та на верхівці, масу 1000 насінин і загальну масу насіння. На основі одержаних результатів проводять остаточне бракування рослин.

Соя уражується значною кількістю збудників грибних, бактеріальних і вірусних хвороб, найбільш поширеними серед яких є фузаріоз, пероноспороз, біла гниль, сім'ядольний та пустульний бактеріоз, кутаста плямистість, вірусна мозаїка. Інтенсивність їх розвитку залежить від видового складу збудника, рівня стійкості сорту, впливу екологічних факторів.

В Україні фузаріоз сої більш інтенсивно проявляється у першій половині вегетації і представлений такими видами, як *F.oxysporum*, *F.gibbosum*, *F.solani* та іншими. В окремі роки загибель проростків сягає 30-40%, іноді навіть 70%.

Для добору толерантних рослин до фузаріозу сої створюють штучний інфекційний фон.

Штучне зараження і оцінювання стійкості до збудника пероноспорозу проводять у теплицях або у полі. Для успішного розмноження патогену необхідна підвищена вологість повітря та відповідна температура. Для створення польового інфекційного фону підбирають ділянки в понижених місцях поблизу водоймищ, які обсаджують високорослими рослинами (соняшник, кукурудза). У таких місцях довше зберігається роса й волога після дощу або поливу. Можливо також створювати вологу камеру за допомогою поліетиленової плівки. Кожний ярус дослідних форм сої обсівають сприйнятливим сортом. Інтенсивність розповсюдження хвороби визначають за площею плям на листках.

Рослини із симптомами фомопсису (*Phomopsis sojae* Zehman) в'януть, засихають і гинуть. Для створення штучного фону патогенні ізоляти збудника розмножують на стерильному насінні соняшнику, висушують і подрібнюють. Порошок наносять на насін-

ня сої, використовуючи клеючі речовини. За вирощування рослин в теплиці підтримують температуру 24-27 °С і відносну вологість повітря 80-90%.

За ураження білою гниллю досить часто у прикореневій зоні головного стебла та в основі гілок спостерігається утворення білого павутинистого нальоту грибниці. Потім в середині ураженої тканини стебла і бобів формуються різної форми і розмірів склероції, які використовують для створення штучного інфекційного фону. Їх замочують у воді протягом доби, подрібнюють, витримують 24 години в 20% розчині сахарози за температури 18-20 °С, віджимають і розкладають шаром 1,5-2,0 см в кювети, які ставлять у термостат за температури 17-18 °С. Потім насіння сої змішують із пророслими склероціями, висівають на глибину 4-5 см у заповнені ґрунтом вегетаційні ящики. У фазі утворення третьої пари справжніх листків підраховують кількість рослин, які загинули, і за цим показником оцінюють стійкість сортозразка до білої гнилі.

Кутаста плямистість (бактеріальний опік) спричинюється *Pseudomonas syringepv glycinea* і зустрічається на всіх надземних частинах рослин, але найчастіше уражує сім'ядолі та листки. Хвороба проявляється у вигляді дрібних кутастих плям, які з часом збільшуються, висихають і на листках випадають. Патоген уражує також боби і насіння.

Xanthomonas phaseoli var. sojense на листках проявляється у вигляді невеликих коричнево-зелених плям. Збудники бактеріозів передаються, головним чином, насінням і ураженими рештками рослин. Для створення штучного інфекційного фону пустульного бактеріозу використовують чисту культуру бактерій, виділену із різних частин рослини, яку одержують в чашках Петрі на картопляно-агаровому середовищі. З однодобової бактеріальної культури готують суспензію, якою інфікують насіння сої перед сівбою у чашки Петрі з ґрунтом.

Оцінювання стійкості сортозразків до вірусу мозаїки проводять у фазі бутонізації або на початку цвітіння за спеціальною шкалою.

Серед шкідників часто зустрічаються акацієва вогнівка, тютюновий трипс, клопи-сліпняки, щитники, павутинний кліщ.

Для оцінювання стійкості до акацієвої вогнівки експериментальні ділянки розміщують поблизу насаджень жовтої та білої акації. Для підвищення популяцій шкідника сівбу проводять на 2-3 тижні пізніше оптимальних строків. Для визначення рівня пошкодження аналізують 200-250 рослин.

Оцінювання стійкості сортів до павутинного кліща слід проводити в роки його інтенсивного розмноження. Перший облік проводять у разі появи другої генерації, другий – через 10 -14 діб після першого. На рослині оглядають по три листки в кожному ярусі.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. У чому полягає основна цінність насіння сої?
2. В яких країнах виробляють найбільшу кількість сої?
3. Коли розпочали інтенсивно вирощувати сою в Україні?
4. Опишіть особливості систематики сої.
5. Звідки походить культурна соя?
6. Які господарсько цінні ознаки несуть дикі форми сої?
7. Назвіть цитогенетичні особливості геному сої.
8. Якими типами росту різняться існуючі сорти сої?
9. Яка тривалість світлового періоду впливає на ріст і розвиток рослин сої?
10. Охарактеризуйте специфіку генетичного контролю кількісних ознак сої.
11. Який вихідний матеріал використовують у селекції сої?
12. Назвіть основну мету селекції сої.
13. Які Ви знаєте мутагени, що використовують для індукування експериментальних мутацій у сої?
14. Що таке комбінаційна мінливість?
15. Назвіть основні принципи добору пар для схрещування.
16. Які Ви знаєте основні методи селекції сої?
17. Назвіть основні схеми схрещувань.
18. Поясніть особливості селекційної роботи методом педігрі.
19. В чому полягають особливості штучної гібридизації сої?
20. Які Ви знаєте основні елементи продуктивності сої?
21. Викладіть методи оцінювання селекційного матеріалу сої.
22. Назвіть основні вимоги виробництва до сучасних сортів сої.
23. Які вимоги ставляться до випробування нових сортів сої?
24. Які особливості використання різних фонів за селекції сої.

Література

1. Лещенко А.К. Селекция, семеноведение и семеноводство сои / А.К. Лещенко, В.Г. Михайлов, В.И. Сичкарь. – Киев: Урожай, 1985.– 118 с.
2. Лещенко А.К. Соя (генетика, селекция, семеноводство) / А.К. Лещенко, В.И. Сичкарь, В.Г. Михайлов, В.Ф. Марьюшкин. – Киев: Наукова думка, 1987. – 255 с.
3. Адамень Ф.Ф. Соя: промышленная переработка, кормовые добавки, продукты питания / Ф.Ф. Адамень, В.И. Сичкарь, В.Н. Письменов, В.В. Шерстобитов. – Киев: Нора-Принт, 2003.– 475 с.
4. Бабич А.О. Селекция і виробництво сої в Україні. / А.О. Бабич, А.А. Бабич-Побережна. – Вінниця, 2008. – 215 с.
5. Сичкар В.О. Основні результати та напрямки селекції сої // У зб.: Генетика і селекція рослин в Україні на межі тисячоліть. – Т. 3. – К.: Логос, 2001. – С. 121-125.

9. СЕЛЕКЦІЯ ГРЕЧКИ

Яцишен О.Л. – кандидат с.-г. наук

9.1. Досягнення, завдання та напрями селекції гречки

Гречка – одна із цінних традиційних круп'яних культур України. Підвищений попит на її продукцію обумовлений унікальними харчовими та лікувально-дієтичними властивостями її крупи, здатністю знижувати радіаційне ураження, покращувати діяльність кровотворної, травної та кровоносно-судинної систем.

Сучасний рівень виробництва гречки в Україні не задовольняє зростаючих потреб для власного споживання та підвищеного попиту на експортному ринку.

Ця проблема може бути вирішена, в першу чергу, методом створення та впровадження у виробництво нового високопродуктивного, адаптивного покоління сортів та технологій, здатних реалізувати їх генетичний потенціал.

В Україні досягнуто значних успіхів у селекційній роботі з гречкою. Виведено і впроваджено у виробництво 17 сортів української селекції, серед яких провідне місце займають 6 сортів селекції ННЦ «Інститут землеробства НААНУ», 5 сортів Інституту круп'яних культур Кам'янець-Подільського агротехнічного університету та 4 сорти Сумського АПВ НААНУ.

Створені та широко впроваджені у виробництво сорти гречки – Українка, Антарія, Лілея, Оранта, Крупинка забезпечили істотні переваги над раніше створеними сортами за рівнем урожайності, якості зерна та крупи. Сорти Українка, Оранта, Антарія селекції ННЦ «Інститут землеробства НААНУ» визнані національними стандартами.

Досягнутий на сьогодні рівень потенційної врожайності цілком би задовольнив аграрне виробництво, якби зберігався в мінливих умовах вирощування. Але існуючі сорти не задовольняють цих вимог виробництва через значну недосконалість їх геномів, яка стосується архітектоніки органів рослин за елементами структури продуктивності, рівня адаптивності до несприятливих стресових абіотичних факторів середовища.

Тому науковий пошук направлений на створення генотипів гречки за ознаками, які найбільше обумовлюють врожайність та найменшою мірою залежать від умов середовища, тобто характеризуються невисоким коефіцієнтом мінливості та значним рівнем успадкування, а також встановленням характеру дії та взаємодії генів, які контролюють ці ознаки, з метою генетичного зміщення цільової ознаки – врожайності, в результаті селекції контролюючих генів.

Створювані таким методом генотипи повинні забезпечити найраціональніше співвідношення вегетативної та генеративної маси з

найефективнішим перерозподілом асимілятів на користь плодоутворення та повноцінного його завершення навіть у стресових умовах довкілля.

Підвищений попит на продукцію гречки, крім стабілізації виробництва зерна в основних посівах, може бути реалізований шляхом залучення його додаткового резерву – повторних (проміжних) посівів. Природно, що для повторних посівів потрібні ранньостиглі сорти з достатнім рівнем насінневої продуктивності та скоростиглості.

Необхідність створення скоростиглих сортів виникла також у зв'язку з тим, що в сучасних умовах вирощування гречки за весняних строків сівби, які для більшості років характеризуються стресовими умовами, необхідні сорти, які забезпечують основне плодоутворення і налив зерна раніше за початок стресових умов, а також можуть бути використані для пересіву у випадку загибелі основних посівів від пізніх весняних заморозків або інших стихійних явищ.

Цінність сортів за ознаками врожайності та адаптивності доповнюється високими вимогами до технологічних властивостей, які являють собою сукупність характеристик зерна в процесі його переробки та впливають на якість та кількість отримуваної продукції. До таких характеристик належать легкість оброблення, вихід крупи та ядриці, коефіцієнт виходу ядра і витрати енергії на переробку тонни зерна.

У селекційній практиці як основні показники технологічних властивостей зерна використовують вихід крупи та ядриці.

Виходячи із зазначеного, відмітимо, що напрямок селекції на високі показники технологічних властивостей зерна та якості продукції є необхідним для виробництва та переробної промисловості.

Значна увага в селекції гречки приділяється створенню сортів, стійких до осипання та вилягання. Тому для подальшого збільшення та стабілізації виробництва зерна гречки, покращення його якості необхідно створити та впровадити нове покоління високопродуктивних різних груп стиглості сортів гречки із підвищеною абіотичною стійкістю, високими технологічними властивостями зерна та якості продукції, стійких до осипання та вилягання, та технологій, здатних реалізувати їх генетичний потенціал.

9.2. Генетичні особливості культурного виду гречки

Каріологія. Гаплоїдне число хромосом у гречки звичайної дорівнює восьми. Згідно з дослідженнями В.В. Мансурової, в диплоїдному наборі міститься: одна пара більш довгих рівноплечих хромосом; аналогічна пара, але із вторинною перетяжкою на дистальному кінці більш короткого плеча; дві пари середніх рівноплечих хромосом; одна пара середніх нерівноплечих хромосом; одна пара середніх нерівноплечих супровідних хромосом і дві пари коротких рівноплечих хромосом. Шляхом кол-

хіщинування і виділення природних мутацій отримані аутотетраплоїдні форми гречки звичайної (Сахаров, Фролова, Мансурова, 1944; Дьякова, 1962) із подвоєним набором хромосом.

Гречка татарська має в диплоїдному наборі 16 хромосом. За спостереженнями Є.А. Голубевої та А.С. Кротова (1975), каріотиби *F. esculentum* і *F. tataricum* схожі за числом і формою великих, середніх і дрібних хромосом.

Отримана шляхом схрещування *F. tataricum* ($2n=32$) і *F. cymosum* ($2n=32$) видова форма *F. giganteum* містить по два геноми татарської і напівзонтчної гречки і є амфідиплоїдом.

Гетеростилія. Гречка – типовий представник диморфних рослин. Для одних рослин цього виду (форма *thrum* – короткостовпчасті) характерний крупний пилок в пиляках, дрібні сосочки приймочки, високі тичинки і низький стовпчик, для інших (форма *pin* – довгостовпчасті) – дрібний пилок, крупні сосочки приймочки, низькі тичинки і довгий стовпчик. Сумісні комбінації виникають за легітимного запилення, тобто у випадку реципрокних схрещувань рослин *pin* x *thrum*. Реакція несумісності у рослин контролюється *s*-геном. Генотип короткостовпчастих рослин *Ss*, довгостовпчастих – *ss*, сумісними є схрещування *Ss* x *ss* або *ss* x *Ss*. Пилок рослин *ss* успішно проростає на маточках рослин *Ss*. Пилкові ж зерна *S* і *s* несумісні зі стовпчиками *Ss*, але проростають у стовпчиках *ss*.

Із таблиці 4 видно, що поведінка пилку короткостовпчастої рослини з різними алелями несумісності *S* і *s* визначається тканинами маточки, тобто генотипом рослини *ss*. На відміну від диплоїда *Ss*, тетраплоїд *SSss* утворює три типи гамет, але поведінка кожного з них не відрізняється; всі вони сумісні з генотипом *ssss*, який і визначає реакцію пилку.

Таблиця 4 – Сумісні та несумісні комбінації генів у генотипах диплоїдів, тетраплоїдів та їх гамет

Генотип	Генотип диплоїда і гамет			Генотип тетраплоїда і гамет			
	Ss		ss	SSss			ssss
	S	s	s	Ss	4Ss	ss	ss
Ss	–	–	+				
ss	+	+	–				
SSss				–	–	–	+
ssss				+	+	+	–

Примітка: + сумісні, – несумісні комбінації.

Існує думка, що ген несумісності у гетероморфних рослин являє собою суперген, який складається з декількох субодиноць, що контролюють: *G* – довжину стовпчиків, *S* – розміри клітин приймочки, *I*₁ – реакцію несумісності стовпчика, *I*₂ – реакцію пилку, *P* – розміри пилкових зерен і *A* – висоту тичинок. Кожен елемент супергена представлений

двома алелями. В такому випадку короткостовпчасті рослини є гетерозиготами по декількох зчеплених факторах, маючи генотип $\frac{GSI_1I_2PA}{gsi_1i_2pa}$, а довгостовпчасті рослини є рецесивними гомозиготами $\frac{gsi_1i_2pa}{gsi_1i_2pa}$.

Варто відмітити, що у гречки зустрічаються гомостильні форми, інтерес до яких зріс в зв'язку з тим, що деякі з них володіють самофертильністю. Гомостильні форми виникають за рахунок зміни алелей *s* на *sf*, або в супергенах гетеростилії, або генів-модифікаторів. У випадку зміни *S*-гена гомостилія успадковується як рецесив щодо короткостовпчастої форми і домінант – до довгостовпчастої форми гетеростильних рослин. В другому поколінні гібридів розщеплення проходить за багатогенною схемою.

Успадкування кількісних та альтернативних ознак. У переважній більшості гібридів F_1 від схрещування сортів, які відрізняються за тривалістю вегетаційного періоду, виявлений проміжний характер успадкування ознаки з різним ступенем домінування пізньостиглості або ранньостиглості залежно від комбінацій схрещування, обумовлений адитивною дією неповністю домінантних алелей не менше 2-3 пар основних генів.

Доля генотипової мінливості за цією ознакою складає 51,6%, показники спадковості $H^2=51,6\%$, $h^2=18,6\%$.

Ознака «висота рослин» у більшості гібридів гречки контролюється адитивною дією неповністю домінантних алелей 1-2 основних генів, цитоплазматичними факторами материнських компонентів гібридів, а у окремих гібридів – також ефектами наддомінування. Частка генотипічної мінливості за цією ознакою складає в середньому 85%, в тому числі адитивна варіанса – близько 30%.

Ознака «кількість гілок I порядку» у більшості гібридів гречки контролюється дією домінантних алелей 1-2 генів, що обумовлюють підвищену кількість гілок на рослинах, а також ефектами наддомінування.

Ознака «кількість суцвіть на рослині» у гібридів гречки зумовлена адитивною дією напівдомінантних алелей ряду основних генів зі слабкою реакцією на зміну умов середовища і значною спадковістю, яка зумовлює досить високу ефективність добору.

Успадкування забарвлення оцвітини квітки вивчав А.В. Железнов. Він прийшов до висновку, що ця ознака контролюється двома полімерними генами Rc_1 і Rc_2 (*red corolla*). Генотип білокіткової форми – $rc_1rc_1rc_2rc_2$. Зеленокітковість контролюється одним рецесивним геном.

У зв'язку з високими ефектами гетерозису, виявленими у більшості гібридів F_1 гречки (від 104 до 223,7%) за ознаками маси плодів та

їх кількості з рослини і низькими показниками їх успадкування ($H^2=0,10$, $h^2=0,02$), фенотипічні показники цих ознак не можуть бути використані як критерії для добору за інтегральною ознакою насінневої продуктивності в селекційних цілях. Середньопопуляційні показники маси плодів та їх кількості у гібридів F_1 гречки слугують надійним критерієм для оцінювання комбінаційної здатності батьківських форм за насіннєвою продуктивністю.

Високі коефіцієнти успадкування, виявлені у гібридів гречки за індексними показниками озерненості: I ($H^2=0,38$), III ($H^2=0,85$, $h^2=0,25$), індексу індивідуальної насінневої продуктивності ($H^2=0,25$, $h^2=0,16$), індексу атракції ($H^2=0,82$, $h^2=0,32$), які контролюються адитивною дією напівдомінантних алелей, є досить надійними критеріями за використання їх для доборів на насіннєву продуктивність в селекційних цілях.

Детермінантність, що являє собою змінену архітектоніку генотипів гречки шляхом обмеження ростових процесів, контролюється моногенно рецесивним геном.

Самосумісність та ефект гетерозису. Високий рівень гетерозису за врожайністю, виявлений у 4 кращих міжсорткових та сортолінійних гібридів гречки, вказує на необхідність розробки селекційних програм з його використання в селекційно-насінницьких цілях.

Враховуючи біологічні особливості розмноження гречки, обумовлені чітко вираженою спорофітною диморфною системою самонесумісності, використання ефекту гетерозису в селекційних програмах можливо в двох основних напрямках: 1 – шляхом створення сортів-синтетиків з багаторазовим використанням гетерозису в ряду генерацій і 2 – шляхом створення сортолінійних і міжлінійних гетерозисних гібридів з одноразовим використанням гетерозису. Однак найперспективнішим напрямком селекції на гетерозис у гречки, як і у інших перекреснозапилених культур, є створення гібридів на лінійній основі.

Створення ліній гречки обмежується їх здатністю до самозапилення, тому вивченню ознаки самонесумісності різними авторами (Шубіна А.Ф., 1936; Железнов А.В., 1967, 1970; Анохіна Т.А., 1980; Бобер А.Ф., 1969; Тараненко Л.К., 1985, 1989) приділялось багато уваги. В результаті виявлені особливості панміктичних популяцій гречки за ступенем самосумісності.

Панміктичні популяції гречки гетерогенні за ступенем самосумісності рослин, яка обумовлена їх генотипом, умовами середовища і глибиною інбридингу. Частка самонесумісних, частково сумісних і самосумісних фенотипів складає в різних популяціях, відповідно 3,8-13,6; 69,2-81,6 та 6,6-27,0%.

З поглибленням ступеня інбридингу від I_1 до I_3 гомозиготацією популяцій доля самосумісних фенотипів гречки знижується з 19,2 до 2,5%, частково сумісних – з 61,6 до 45%, а частина самостерильних особин збільшується від 19,2 до 60%.

Однак у популяціях гречки виявлені самофертильні типи, які мають мутантне походження, де алель гену *S* (стерильності або самонесумісності) змушував у алель *st* (самосумісності), створюючи в гетерогенній популяції гречки самосумісні форми *stst*. Встановлені деякі їх генетичні особливості.

Властивість самосумісності у рослин гречки виражена високими показниками успадкування ($H^2=0,6-0,9$). Ступінь кросбридингу у самосумісних форм у разі сортолінійної гібридизації складає 3,8-87,5%, міжлінійної – 38,7-77,2%.

Виявлені самосумісні коротко- та довгостовпчасті гомостильні форми гречки, які проявляють високий ступінь кросбридингу у самосумісних форм, не пов'язані з комбінаційною здатністю за продуктивністю.

Створені експериментальні високогетерозиготні гібриди F_1 на основі самосумісних ліній із підвищеною здатністю до кросбридингу перевищують районовані сорти на 0,12-0,85 т/га (9,6-57-5%), що свідчить про перспективу селекції гречки на гетерозис з використанням самосумісних форм.

9.3. Вихідний матеріал

У селекційній роботі із гречкою велике значення має вихідний матеріал. Чим він багатший та різноманітніший, тим ефективніша робота селекціонера.

Вихідним матеріалом є місцеві, селекційні і зарубіжні сорти, мутанти. Колекція цих сортів зібрана у Всеросійському інституті рослинництва ім. М.І. Вавилова і нараховує більше 2 тисяч зразків, в тому числі понад 300 іноземного походження. Серед них зразки із Польщі, Канади, Франції, Індії, Китаю, Монголії та інших країн. Найбагатша ця колекція місцевими вітчизняними сортами.

А.С. Кротов (1975) розділяє видове різноманіття культурної гречки на два підвиди: звичайний (*ssp.vulgare Stol.*) та багатолістий (*ssp.multifolium Stol.*). Сорти першого підвиду він диференціює на 4 виробничо-зональні групи:

1. *Скоростигла північна група*. Сформувалась у районах з коротким періодом вегетації на малородючих ґрунтах. Рослини низкорослі, мають малу кількість листків та гілок, середньостиглі, зі зниженою вимогливістю до тепла.

2. *Середньостигла південна група*. Сформувалась в умовах достатньої забезпеченості поживними речовинами, теплом і вологою. Рослини середньої висоти, гіллястості та мають середню кількість листків, середньостиглі, вимогливі до тепла та вологи.

3. *Середньостигла прибайкальська група*. Сформувалась в умовах інтенсивного освітлення і континентального клімату за порівняно достатньої забезпеченості вологою. Рослини середньої висоти, гіллястості та мають значну кількість листків, вимогливі до вологи, відносно холодостійкі.

4. *Пізньостигла приморська група*. Сформувалась в умовах високої вологості і низької інтенсивності освітлення. Рослини пізньостиглі, мають потужне гілкування, велику кількість листків, вимогливі до вологи та тепла.

Підвид багатовистий відмічається високою чутливістю до тепла та вологи, потужним розвитком. Вирощується в Індії, Китаї, Японії.

У ННЦ «Інститут землеробства НААНУ» продовжуються дослідження із вдосконалення та використання способів та методів розширення поліморфізму наявного генофонду гречки.

Із чотирьох еколого-географічних груп розповсюдження гречки виявлені і представляють генетично-селекційну цінність:

– фасційовані форми із Татарстану, які характеризуються зменшенням як лінійних розмірів стебла (висоти рослин, довжини міжвузлів), так і кількісних (кількість вузлів у зоні гілкування, плодоношення), зменшенням кількості вузлів генеративної сфери. У разі призупинення вегетативного росту в рослинах проходить „зміщення” обмінних процесів на користь генеративних органів, що інтенсифікує темп формування врожайності. У виявленій формі із фасційованим стеблом та гілками, розміщеними у вигляді „ключок” до стебла, за перевірки за нащадками ознака успадковується, форма характеризується скоростиглістю.

Розширення генетичного різноманіття вихідного матеріалу шляхом включення таких новоутворень, як фасціації, сприяє селекції скоростиглих високопродуктивних сортів гречки:

– зеленоквіткові форми характеризуються високою стійкістю до осипання, низькими технологічними властивостями зерна: дрібноплідністю (маса 1000 зерен – 23-24 г), високою плівчастістю (27-28%), схильністю до самосумісності, а також зеленоквітковою формою з боковими циліндричними суцвіттями, в якій термінальні суцвіття стерильні, у вигляді зібраних мутовок. Крім того, виявлені самостерильні форми з частковим спонтанним вкрапленням яскраво-рожевого кольору бутонів та квітів. Продовження досліджень з цими формами передбачає вивчення генетичної природи типів зеленоквітковості з метою їх використання в селекційних програмах:

– густогіллясті, майже безлисті форми з інтенсивною генеративною масою, з великою кількістю вкорочених міжвузлів, з китицями циліндричної форми суцвіття та форми з інтенсивним антоціановим забарвленням стебла.

У результаті інбридингу генотипів гречки в посудинах під марлевими ізоляторами виявлені:

▪ напівкарликові форми, яким властиві вкорочене стебло і зменшена кількість та довжина міжвузлів, інтенсивність гілкування, що і забезпечує дружнє раннє плодоутворення та дозрівання;

▪ напівкарликові форми, які характеризуються супротивним симетричним розміщенням гілок, компактні, із фасціацією стебла і гілок, чорним зерном, а також з антоціановим стеблом та рожевим кольором квіток, що властиво посухостійким формам;

▪ форми з укороченим центральним стеблом, інтенсивно озерненим суцвіттям у вигляді щитків у виповненому краплеподібному зерні та зеленому листі, а також форми із суцвіттям циліндричної форми китиці на дуже довгих квітконіжках, інтенсивно озернені, з виповненим зерном за повного функціонування фотосинтетичного апарату;

▪ створені самосумісні форми гречки шляхом насичувальних схрещувань з джерелами, що мають високу комбінаційну здатність, самосумісними гомостильними формами з моногенним домінантним контролем гомостилії (Солянська 1).

Проведено серію конвергентних схрещувань, раніше отриманих генотипів, за індексними ознаками продуктивності, тривалості вегетаційного періоду, якістю зерна та адаптивністю для отримання нових рекомбінантів з подальшим вивченням їх за нащадками з метою виявлення та ідентифікації нових цінних форм за пошуковими ознаками.

Продовжуються розпочаті дослідження з інтрогресії ознаки самосумісності диких видів *F. homotropicum* та *F. esculentum ssp. ancestrale* формам культурного виду *F. esculentum Moench.* шляхом міжвидової гібридизації. Проведено схрещування 9 комбінацій форм культурного виду з дикими видами. Отримані продукти схрещування вивчаються за нащадками для подальшого використання.

Виявлені та ідентифіковані форми за ознаками карликовості, зеленквітковості, фасціації, „вкорочене центральне стебло”, безлисто-сті з інтенсивною генеративною масою, антоціанового забарвлення стебла, різної форми суцвіть та інших новоутворень розширюють поліморфізм генофонду культури, створюючи вихідний матеріал гречки у вигляді донорів та ген-джерел цих ознак.

Задіяний арсенал методик та способів (інбридинг, генетичний рекомбіногенез, індексна селекція, добір та ідентифікація цінних генотипів з еколого-географічних груп) забезпечує розширення генетичного різноманіття геному гречки з метою використання в практичній селекції.

9.4. Методи селекції

Методи добору в селекції гречки на врожайність і якість зерна.

На першому етапі селекції гречки найбільше уваги було приділено вивченню місцевих популяцій і виявленню найбільш урожайних з них. Вже до 1949 року в країні було районовано 30 кращих за врожайністю зерна місцевих сортів-популяцій. Деякі з них (Терехівська, Бурятська, Горношорська, Ольгинська та ін.) вирощуються і нині.

У багатьох селекційних установах почались роботи з покращення місцевих сортів з використанням масового і родинного добору за врожайністю. Цим методом створені сорти Большевик, Александровская 134, Красноуфимская 181, Красноуфимская 216, Радехівська покращена та інші. Однак ці сорти за врожайністю, якістю зерна та іншими біологічними особливостями мало відрізнялись від вихідних

місцевих популяцій (Чернявська З.С., 1959; Горіна Е.Д., 1964; Елентух М.Г., 1967), що вказує на невисоку ефективність масового і рідинного добору гречки в середині сорту. Досягнутий при цьому рівень підвищення врожайності склав близько 0,1-0,2 т/га.

Якщо розглядати врожайність як складну інтегровану ознаку, яка обумовлюється окремими елементами його структури, кожен з яких певною мірою бере участь в її формуванні протягом онтогенезу, природно, що селекціонери з початку зародження селекції гречки (перша половина ХХ століття) почали вивчення і використання в своїй роботі, можливо, найважливіших з них: висоту рослин, кількість міжвузлів, гілок і суцвіть, крупноплідність, індивідуальну продуктивність рослин і т.д.

Селекція на обмеження росту і гілкування гречки призвела до зниження фотосинтетичного потенціалу її рослин: більша частина обмежено ростучих сортів сформувала низький врожай біомаси – 52,6-82,9% до стандарту (Фесенко М.В.).

За селекції сортів інтенсивного типу не можна обмежуватись лише зміною габітусу рослин, необхідно також змінити характер внутрішніх фізіологічних взаємозв'язків так, щоб пригнічення ростових процесів слугувало резервом для посилення плодоутворення.

Недосконалість методів створення нового покоління високопродуктивних сортів гречки з широким адаптивним потенціалом обумовлені недостатньою вивченістю видової генетики культури.

Низька ефективність прямого добору за насінневою продуктивністю пов'язана з високим рівнем варіювання ознак її структури під впливом умов вирощування, який обумовлюється такими специфічними особливостями культури, як посилений ріст вегетативних органів, низька екологічна захищеність цвітіння та плодоутворення, пов'язана з реакцією гречки на порушення екологічного оптимуму.

Зміна такої складної ознаки, як врожайність, можлива через вплив побічних елементів її структури, які найменшою мірою залежать від умов навколишнього середовища та найбільшою мірою обумовлюють врожайність та її стабільність.

Тому в ННЦ «Інститут землеробства НААНУ» проводяться дослідження з вивчення генетичної природи цих ознак, рівня їх взаємозв'язків та обумовленості ознаки насінневої продуктивності, характеру дії та взаємодії генів, які їх контролюють, з метою зміни інтегрованої, цільової ознаки – продуктивності, в результаті селекції цих генів.

Крім отриманої та використаної в селекції гречки інформації про генетичні особливості, які визначають розвиток вегетативної та генеративної маси (висота рослин, інтенсивність гілкування, кількість міжвузлів, суцвіть, зерен, маса зерна), дослідження здійснюються в напрямку залучення індексних показників – індексів озерненості, атракції, гілкування, фотосинтетичної активності та інших.

Введення індексів передбачає зміну морфо-фізіологічної структури геному в напрямку вдосконалення його архітектоніки, яке б за-

безпечило найефективнішу мобілізацію фотосинтетичного процесу за «смістю» поглинання продуктів фотосинтезу та їх переміщення в генеративні органи з подальшим повноцінним завершенням формування врожаю, тобто забезпечується раціональне співвідношення вегетативної та генеративної маси з ефективним перерозподілом асимілятів на користь плодоутворення та його повноцінного завершення навіть у стресових умовах середовища.

У результаті використання цих особливостей вдосконалені методи селекції гречки, які забезпечують створення нового покоління сортів за програмованими ознаками. В такий спосіб створені сорти Антарія та Оранта, які забезпечили суттєві (0,38-1,02 т/га) переваги за врожайністю над національними стандартами.

У 50-60-х роках минулого століття багато уваги було звернено на створення сортів з високими технологічними якостями зерна. До показників якості зерна гречки належать: легкість лущення, вихід крупки і ядриці, коефіцієнт виходу ядра і витрата енергії на виробництво тонни зерна (Козьміна Є.П., Беліловська А.С.).

Дуже важливою характеристикою технологічних якостей зерна є його плівчастість. М.В. Фесенко вказує на суттєвий вплив плівки на вихід крупки ($r = -0,35 \pm 0,777$).

А.С. Беліловська рекомендує виводити тонкоплівчасті сорти і одночасно вказує на небезпеку лущення зерна таких сортів під час обмолоту. Плівчастість сортів, які знаходяться в Державному сортвипробуванні, коливається в межах 20-24%.

Селекція гречки на гетерозис. Перші дослідження з використання гетерозису у гречки проводили на міжсорткових гібридах. Ефект гетерозису при цьому складав в ряді випадків 10-40%. У зв'язку з цим, а також враховуючи відсутність методів масового одержання гібридного насіння гречки, основну увагу у розробці шляхів використання гетерозису в її селекції було приділено напрямку створення сортів-синтетиків по аналогії з роботами зі злаковими і бобовими травами. Найважливішою ланкою в селекції сортів-синтетиків є створення номерів з високою загальною комбінаційною здатністю і подальше об'єднання кращих із них в гетерозиготну популяцію.

Можливість використання багатократного гетерозису у культури шляхом створення сортів-синтетиків визначила життєвість методу, а його ефективність виявилась у практичних результатах – районуванні перших сортів-полісинтетиків: Київська, Орловчанка, Син-3/02.

Успіх гетерозисної селекції перехреснозапильних культур пов'язаний не із міжсортвою, а із сорто- та міжлінійною гібридизацією.

Судячи з досвіду селекції багатьох культур, успіх міжлінійної гетерозисної селекції можливий лише у разі освоєння методів і способів серійного створення і розмноження ліній, їх оцінки ЗКЗ та СКЗ, створення високогетерозисних простих і складних гібридів і організації промислового виробництва гібридного насіння. Важливо відмі-

тити, що використання за цим методом інбридингу відкриває можливість розширення генофонду культури як потужного формотворчого процесу з метою створення сортів з комплексом нових цінних ознак.

Методика серійного одержання інбредних ліній у гречки шляхом самозапилення, їх ізоляція і розмноження знаходяться в стадії розробки.

При цьому можливі два способи отримання ліній – способом інбредування селекційних номерів, або самозапиленням самофертильних гібридів, отриманих на основі гомостильних самосумісних форм. Обидва методи дозволяють отримувати лінії для їх подальшого використання в гетерозисній селекції, але вимагають серійного виробництва ліній, їх ізолюваного розмноження, оцінювання за комбінаційною здатністю, організації економічного насінництва гібридів на їх основі. Для реалізації вказаних способів необхідні подальші дослідження з розробки шляхів практичної селекції з використанням гетерозису.

Використання мутагенезу і поліплоїдії в селекції гречки. З 70-х років минулого століття розпочаті і успішно продовжуються дослідження з використання мутагенезу в селекції гречки.

Відносно різноманіття мутацій і генетичних механізмів їх прояву у гречки відомості до цього часу недостатні. У результаті інбридингу А.В. Железновим (1966) була одержана мутація в локусі *s*. О.С. Алексєвою та її співробітниками (1984) одержана колекція мутантів з ознаками карликовості, крупноплідності, зеленюквітковості, з червоним кольором стебла, зі зрослими сім'ядолями та ін.

Використовуючи метод експериментального мутагенезу, в Подільській державній аграрно-технічній академії під керівництвом О.С. Алексєвої створено 15 сортів гречки, з них радіаційним мутагенезом – 7, хімічним – 5 і сумісною дією радіації та хімічних мутагенів – 3 сорти.

Світовий генофонд гречки нині розширений шляхом спонтанного та індукованого мутагенезу. Однак переважна більшість індукованих мутацій представлена змінами не кількісних ознак структури продуктивності, а ряду морфологічних ознак і властивостей, які можуть бути використані як вихідний матеріал в генетичних і селекційних дослідженнях.

Особливої уваги в аспекті практичного використання заслуговують *геномні мутації гречки – автотетраплоїди* (Жебрак А.Р.; Сахаров В.В. та ін.; Жебрак Е.А.).

Проте, поліплоїдизація у гречки, як і у інших зернових культур, поряд з укрупненням плодів і покращенням якості зерна, призводить до суттєвого зниження фертильності рослин, що зумовлено порушеннями процесів у мейозі (Сахаров В.В.; Сахаров та ін.; Жебрак Е.А.).

Позитивним прикладом можуть слугувати тетраплоїдні сорти Мінчанка, Іскра, СІР-3. Характерною особливістю є реалізація їх потенційної продуктивності в умовах достатньої кількості вологи (Марьяхіна Н.Я.,

Атраф Д.). Тому можна вважати, що створення тетраплоїдних сортів гречки є перспективним для зон з достатнім зволоженням. Про це свідчать також створення і передача в Державну реєстрацію Японії сорту тетраплоїдної гречки Миязаки Ооцуби (Негатоми і Адачі). Цей сорт відселектований як гетероморфна лінія з індукованого автотетраплоїду з місцевої популяції „Миязакл-запрам”. Під час вивчення результатів мейотичних відхилень виявилось, що в 7-8-му поколінні частота анеуплоїдів склала лише 16%. У Польщі також вирощується тетраплоїдний сорт гречки Емка, а в Югославії – тетраплоїдний сорт Silva.

Селекція гречки на адаптивність. Гречка більше, ніж зернові культури, піддається впливу навколишнього середовища, їй властива гостра реакція на дефіцит вологи і тепла в період плодоутворення, яка виражається в масовому відмиранні сформованих зав'язей, з цим пов'язана низька стабільність її урожайності.

Підвищення рівня урожайності гречки може забезпечити оптимальне надходження до плодів асимілятів, з одного боку, і високу екологічну захищеність процесу утворення плоду – з іншого. Ці властивості в поєднанні з екологічною адаптивністю до місцевих умов, високим фотосинтетичним потенціалом, стійкістю до вилягання, осипання, хвороб і т.д. можуть забезпечити виведення стабільних за врожайністю сортів гречки.

У ННЦ «Інститут землеробства НААНУ» ведуться дослідження зі створення екологічно пластичних, адаптованих до різних умов середовища сортів, шляхом розширення запасу генетичної мінливості – створення складних сортів (сортів-популяцій і сортів-синтетиків). У гречки як перехреснозапильної культури, сорти-популяції, як і сорти-синтетики, поряд з гомозиготними генотипами постійно містять і гетерозиготні, тому їх адаптивність базується на генетичному гомеостазі, який включає не лише гетерогенність, але і гетерозиготність, яка має більший діапазон реагування, ніж у сортів самозапильних рослин.

На жаль, серед відомого різноманіття форм культурної гречки поки що не виявлені зразки з достатньо високою холодо-, морозо- та посухостійкістю. Такими властивостями володіють деякі дикі види, тому їх використання як донорів пошукових ознак, на наш погляд, перспективне в селекції культури.

Перші спроби схрещування культурного і деяких диких видів гречки не дали очікуваних селекційних результатів. У дослідженнях, проведених Є.Є. Гришиною, після схрещування татарської гречки зі звичайною зав'яз іноді починала розвиватися і досягала близько четвертої частини величини нормально дозрілого плоду, після чого вона частіше за все буріла і засихала.

Дослідження, проведені українськими вченими (Тараненко Л.К., 1989) на основі імуно-біохімічних аналізів та каріологічних характе-

ристик, виявили деяку генетичну близькість диких видів – *F. tataricum* і *F. cymosum* та їх амфідиплоїда *F. giganteum* з культурними видами. З використанням рістрегулюючих фізіологічно активних речовин – солей кадмію і нікотину та біотехнологічних методів (ембріокультура, культура тканин) були отримані перші в Україні міжвидові гібриди, істинна гібридність яких була підтверджена цитоембріологічними та морфологічними дослідженнями.

Створені міжвидові гібриди низькорослих, карликових форм з еректоїдним розміщенням гілок та листя, з різними типами суцвіть та плодовитості представляють новий вихідний матеріал для селекції гречки.

З японськими вченими продовжуються дослідження з інтрогресії ознак адаптивності, самосумісності та інших цінних ознак диких видів *F. homotropicum* та *F. esculentum ssp. ancestrale* культурному виду *F. esculentum Moench*.

Для адаптивної селекції гречки представляють цінність розробки О.Л. Яцишена та О.В. Трегуба, направлені на визначення критеріїв оцінювання адаптивності сортозразків гречки за ознаками посухо-, жаро- та холодостійкості і виявлення генотипів як генетичних джерел цих ознак з метою використання в практичній селекції гречки на адаптивність.

9.5. Методика і техніка селекційного процесу

У селекційній роботі з гречкою необхідно враховувати особливості її запилення. А тому з перших же етапів селекційного процесу слід застосовувати групову, індивідуальну просторову, екранну або каркасну ізоляцію. Схема селекційного процесу наведена на рис. 8.

Розсадник вихідного матеріалу. В селекційній роботі з гречкою використовують різні типи розсадників, в них створюється і вивчається вихідний матеріал. За вивчення кращих місцевих і селекційних сортів, зразків колекцій світового генофонду: мутантів, поліплоїдів, рекомбінантів виділено необхідний матеріал, який залучається до схрещування, з нього проводиться добір і формуються сортові популяції.

Колекційний розсадник. Як правило, це робочі колекції, які формують селекціонери з власного і світового генофонду. Такі колекції включають зразки з метою збереження колекційного матеріалу, їх висівають в цьому розсаднику через 3-4 роки. Сівба широкорядна, міжряддя 45 см, розмір ділянок від одного рядка довжиною 1,5 м і площею 50 кв. м залежно від наявності насіння. Стандарт – реестрований сорт (висівається через 10-20 сортозразків). Сортозразки розміщуються по групах залежно від походження і наявності насіння.

У цьому розсаднику проводяться фенологічні спостереження, дається оцінювання стану сівби в різні фази росту і розвитку рослин.

Продуктивність зразків з малих ділянок враховується в перерахунку на одну рослину, а з великих – в середньому з ділянки. За наявності необхідної кількості насіння проводиться повний біохімічний аналіз і визначаються технологічні якості зерна.

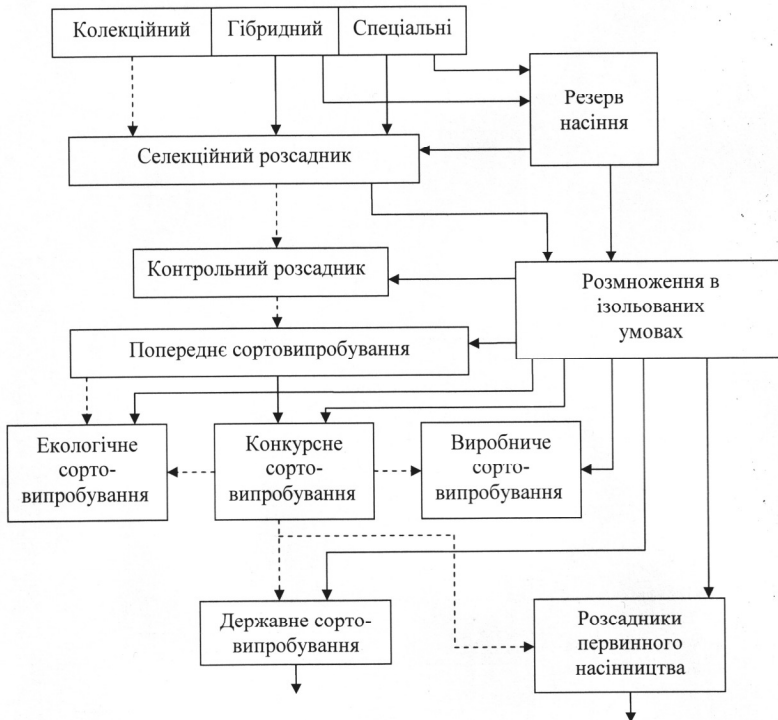


Рис. 8. Схема селекційного процесу гречки

Розсадник гібридизації. Гібридизація здійснюється шляхом примусового схрещування і вільного запилення. Ділянки гібридизації закладають на ізолюваних площадках. Для здійснення гібридизації в широких масштабах рекомендовані такі способи:

- 1) черезрядний посів сортів з бракуванням однієї з гетеростильних форм у материнського або обох батьків (Котуков, Соловійов);
- 2) черезрядний посів сортів без використання гетеростилії (Немлієнко);
- 3) посів сортів смугами по черзі шириною в захват сівалки (Слагін);
- 4) змішування насіння батьківських форм (Кротов).

Примусове схрещування проводять під марлевими або комбінованими ізоляторами, добираючи одну рослину, окремі суцвіття або декілька материнських і батьківських рослин. У всіх випадках варто враховувати гетеростилію гречки. Для кращого запилення під ізолятори впускають бджіл, мух та інших комах, а на ділянках за вільного запилення застосовують додаткове запилення.

Контрольний розсадник. Ізольовані групи номерів висівають на ділянках з обліковою площею 5-10 м² у трьох повтореннях. Метод порівняння зі стандартом – частий стандарт через 9 сортозразків, залежно від наявності насіння. Тут проводять фенологічні спостереження, оцінювання і обліки – стійкість до поширених хвороб, вилягання, осипання та інші показники. За сукупністю негативних ознак малоцінні сортозразки вибраковуюють до збирання. Сортозразки, що залишилися, оцінюють на врожайність зерна, визначають його якість (маса 1000 зерен, натуру, плівчастість, вирівняність), а в окремих кращих сортозразків – білок і жир. Оцінюють матеріал 1-2 роки. Кращі сортозразки передають для вивчення в попередньому сортовипробуванні і паралельно розмножують.

Попереднє сортовипробування. В цьому розсаднику проходять подальше випробування кращі сортозразки з контрольного розсадника. Облікова площа ділянок складає 25-30 м². Розміщення ділянок – у рендомізованих блоках в чотирикратній повторності. Для кожного сортозразка норму висіву насіння встановлюють залежно від їх крупності і схожості. Вивчають 2-3 роки. Кращі з них розмножують і передають в наступний розсадник.

Конкурсне сортовипробування. Тут сортозразок отримує кінцеве оцінювання за всіма господарсько цінними ознаками. Кожен сортозразок проходить випробування протягом 3 років за розміщення у рендомізованих блоках в шестикратній повторності. Одночасно кращі з них розмножуються у виробничих умовах. Випробування проводять за методикою Державної служби з охорони прав на сорти рослин. Найбільш цінні сортозразки в попередньому і конкурсному сортовипробуваннях ізолюють методом екранної ізоляції, висіваючи їх в оточенні тетраплоїдної гречки.

У попередньому і конкурсному сортовипробуваннях всі спостереження і оцінювання мають бути особливо ретельними. Протягом вегетаційного періоду проводять фенологічні спостереження, виявляють хвороби, стан посівів у різні фази росту і розвитку. Врожай обраховують методом суцільного обмолоту. Одержані показники піддають дисперсійному аналізу. Проводять біохімічні аналізи рослин і визначають технологічні якості зерна.

Структуру врожаю встановлюють за середніми пробами. Для цього на кожній ділянці виділяють 3-4 спеціальних площадки і відбирають по 25-30 рослин. У структурний аналіз рослин включають: довжину стебла, кількість вузлів на ньому, кількість гілок (в тому числі першого порядку), кількість суцвіть та їх озерненість, масу зерна з однієї рослини.

Кращі за комплексом господарсько-цінних ознак номери попередньо розмножують, присвоюють їм назву, під якою передають в Державне сортовипробування.

9.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу

1. *Польовий метод* передбачає фенологічні спостереження, оцінювання фенотипів за пошуковими ознаками, стійкість до вилягання, осипання, ураження хворобами і шкідниками та інші.

2. *Гібридологічний аналіз* – оцінювання прояву експериментальних ознак в гібридах F1, F2, F3 і т.д. для генетичного аналізу.

3. *Метод оцінювання за технологічними властивостями* включає легкість обрушення зерна, вихід крупи та ядриці, вихід ядра, плівчастість, масу 1000 зерен, вирівняність зерна.

4. *Лабораторний (структурний) метод* – аналіз за елементами структури продуктивності, ознаками крупноплідності, іншими специфічними морфологічними ознаками індивідуальних генотипів гречки, за фізіологічними (параметри фотосинтезу) та біохімічними (вміст білка, жирів, рутину), ідентифікація генотипів методами PCR, PDAF.

5. *Біометричні методи* (за Рокицьким, Райтом, Пірсоном, В.П. Вольфом, Алгардом, Доспеховим та ін.).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які основні завдання стоять перед селекцією гречки як науки?
2. Назвіть особливості успадкування деяких кількісних та альтернативних ознак культурного виду гречки.
3. Що таке гетеростилія та гомостилія гречки? Їх роль за перехресного та самозапилення гречки.
4. Каріологія культурного та диких видів гречки.
5. Викладіть класифікацію вихідного матеріалу гречки та його використання в практичній селекції за напрямками.
6. Назвіть пріоритетні методи селекції і обґрунтуйте їх. У чому полягає складність методів добору за кількісними ознаками і можливості їх вдосконалення?
7. Яка роль мутагенезу і поліплоїдії в селекції гречки, позитивні та негативні сторони процесу?
8. Яка роль інбридингу в селекції гречки на гетерозис? Принципи створення інбредних ліній гречки та їх використання в селекції.
9. Викладіть схему селекційного процесу гречки, перспективи її вдосконалення залежно від поставлених задач.
10. За якими основними параметрами проводиться оцінювання селекційного матеріалу гречки?

Література

1. Алексеева Е.С. Генетика, селекция и семеноводство гречихи / Е.С. Алексеева, З.П. Паушева. – Киев: Вища школа, 1979. – 195 с.
2. Кротов А.С. Гречиха / А.С. Кротов. – М.-Л.: Издательство сельскохозяйственной литературы, журналов и пакетов, 1963. – 252с.
3. Палилов А.И. и др. Полиморфизм растений по степени перекрестно-опыляемости / А.И. Палилов. – Минск: Наука и техника, 1981. – 248 с.
4. Тараненко Л.К. Генетическое обоснование совершенствования методов селекции гречихи *Fagopyrum esculentum Moench.* – Диссертация на соиск. уч. степ. д-ра биол. наук. – Харьков, 1989. – 383 с.
5. Фесенко Н.В. Селекция и семеноводство гречихи / Н.В. Фесенко. – М.: Колос, 1983. – 189 с.

10. СЕЛЕКЦІЯ ПРОСА

Перевертун Л.І. – кандидат с.-г. наук

10.1. Досягнення, завдання і напрями селекції проса

Просо – одна з основних круп'яних культур, яка вирощується в нашій країні з глибокої давнини. Пшоно, яке отримують з нього, за харчовою цінністю не поступається багатьом іншим крупам і містить 12% білка, 81 – крохмалю, 3,5 – жиру і 0,15% цукрів, а за вмістом вітамінів В₁ і В₂, амінокислот, у тому числі, незамінних, пшоно переважає всі крупи. Воно багате на мінеральні речовини, особливо кремній, фосфор, калій, магній, залізо та інші мікроелементи.

Цінність проса полягає не тільки в різнобічному його використанні у народному господарстві, але і в здатності забезпечувати високі врожаї в зонах та умовах, у яких інші зернові культури ростуть погано і дають низькі врожаї. Завдяки своїй скоростиглості, посухостійкості та солевитривалості просо більше, ніж будь-яка інша зернова культура придатне для вирощування у посушливих регіонах і в районах солонцюватих ґрунтів.

Надзвичайно цінна біологічна особливість – здатність забезпечувати хороші врожаї за пізніх строків сівби – дозволяє використовувати його для пересіву озимих і ярих культур, а через відносно повільний ріст у перший період вегетації просо – хороша покривна культура для люцерни.

Для проса є великі перспективи щодо збільшення валових зборів зерна з гектара за рахунок повторних посівів – післяукісних і пожнивних, перш за все у південних регіонах. Ці перспективи можуть значно збільшитись із створенням та впровадженням у виробництво скоростиглих сортів з високими харчовими і кормовими якостями зерна, придатних для таких посівів.

Враховуючи велику потребу народного господарства країни у високоякісному амілопектиновому крохмалі для багатьох галузей промисловості (харчової – виробництво напівфабрикатів, текстильної, паперової, сталеливарної, нафто- і газодобувної тощо) та обмежену кількість рослинних джерел для його виробництва, дуже перспективним є створення і вирощування в усіх зонах країни сортів проса з амілопектиновим типом крохмалю зерна для промисловості.

В Україні просо посівне вирощується на площі 90-100 тис. га. Посіви проса зустрічаються на всіх материках земної кулі, але найпоширенішими є в азіатській частині Північної півкулі у зонах з теплим і помірним кліматом. Великі площі посівів проса в Російській Федерації (південний схід у степовій і лісостеповій зонах), Китаї (переважно в північній його частині), Індії, на південному заході Монголії, у Пакистані. Вирощують просо в Японії, Афганістані, Ірані, Лівані, Канаді а останніми десятиліттями розширено його посівні

площі в США. У країнах Західної Європи просо поширене мало, однак у деяких країнах з'явився інтерес до цієї культури.

Просо, завдяки своїм біологічним особливостям, що визначають його високу потенційну продуктивність та інші господарсько цінні властивості, до яких належать здатність здійснювати процеси фотосинтезу за типом C4 та винятково високий коефіцієнт розмноження, може давати високі врожаї зерна. Прикладом високої потенційної продуктивності є результати виробничих випробувань сорту Омріяне селекції ННЦ «Інститут землеробства НААНУ», проведених у 2008 році в Англії на площі 10 га, який сформував по 10 т зерна з гектара. Високі врожаї цієї культури отримують в окремих господарствах нашої країни, особливо в науково-дослідних закладах. Так, у конкурсних сортовипробуваннях відділу селекції круп'яних культур ННЦ «Інститут землеробства НААНУ» щороку 30-50% досліджуваних сортозразків дають урожай зерна понад 5 т/га.

Проте врожайність проса в нашій країні залишається невисокою – у 2007 році його середня врожайність становила всього 1,04 т/га. Низькі врожаї зерна проса – наслідок недостатньої уваги до цієї культури та низького рівня агротехніки вирощування. Здебільшого його висівають поза сівозміною, на гірших ґрунтах, не застосовуючи добрив та засобів захисту рослин, часто застарілими сортами.

Виробництво проса в нашій країні базується на 18 сортах вітчизняної селекції, занесених у Реєстр сортів рослин України, з них 5 створені в ННЦ «Інститут землеробства НААНУ», 5 – Інституті рослинництва ім. В.Я.Юр'єва НААНУ, 3 – у Веселоподолянській селекційній станції Інституту цукрових буряків НААНУ.

Основним завданням селекції проса є створення і широке впровадження у виробництво нових високоврожайних сортів з високою якістю зерна, стійких до біотичних і абіотичних несприятливих факторів середовища, пристосованих до відповідних ґрунтово-кліматичних зон з метою збільшення валових зборів зерна та покращення якості крупи.

Селекційні програми із створення нових високопродуктивних, з комплексом господарсько цінних ознак сортів проса розробляються в *таких напрямках:*

1. Селекція на високу продуктивність, одночасну стійкість до більшості рас сажки, високу стійкість до вилягання, меланозу, високу технологічну якість зерна (низька плівчастість, крупність і вирівняність зерна, його кулястість), підвищений вміст білка.

2. Селекція проса із амілопектиновим типом крохмалю зерна і комплексом господарсько цінних ознак.

3. Селекція ранньостиглих високопродуктивних сортів для післяживного і післяукісного використання.

4. Селекція сортів проса, що витримують засолення ґрунтів.

Швидке і планомірне здійснення науково обґрунтованих селекційних програм із створення нових поколінь сортів, які відповідають

вимогам виробництва, можливе лише на основі комплексного використання досягнень селекції, генетики, біотехнології, фізіології, фітопатології, біохімії та інших наук. Процес створення нових сортів проса є складним і багатоетапним.

10.2. Генетика

Успішне створення сортів, що мають необхідні ознаки і властивості, які відповідають вимогам розроблених моделей, можливе лише на основі знань про генетичні особливості успадкування і генетичні механізми взаємодії та взаємозв'язків цих ознак та властивостей. Відомо, що успадкування і прояв ознак і властивостей живих організмів визначається структурою їх геномів, які склались у процесі філогенезу, цитогенетичними та іншими механізмами розмноження, особливостями дії та взаємодії окремих генів і реакції продуктів їх синтезу на зміни середовища існування.

Рід *Panicum L.* – поліморфний і включає більше 400 видів, поширених переважно в тропічних, субтропічних та частково помірних зонах всіх континентів.

Загальне число хромосом у проса посівного (*Panicum miliaceum L.*) ($2n=36$) встановлене вперше М.П. Авдуловим у 1928 р. Оскільки в роді *Panicum* є групи 18-хромосомних видів (*P.antidotale*, *P.capillare*, *P.commutatum* та інші), 36-хромосомних (*P. miliaceum*, *P.miliare*, *P.fasticulatum* та інші), 54-хромосомних (*P.texanum*, *P.dichotomiflorum* та інші), а також 72-хромосомний вид (*P.vigatum*), можна вважати, що в філогенезі проса істотну роль відіграла природна поліплоїдія на основі базового числа хромосом, що дорівнює 9. Результати аналізу гібридів проса на природному рівні плоїдності свідчать про те, що розщеплення за всіма досліджуваними ознаками відбувається у співвідношеннях, притаманних тільки диплоїдним організмам. Однак кількість хромосом у проса, його положення в поліплоїдному ряду роду *Panicum*, наявність за низкою ознак дуплікатних генів свідчить про те, що воно є тетраплоїдом з цитологічно функціональною диплоїдією.

Просо виділяється серед інших злакових рослин винятковою різноманітністю форм за багатьма ознаками – типом волоті, забарвленням зернівки, висотою рослин, довжиною волоті, її щільності й озерненості, тривалістю окремих фаз вегетації і всього вегетаційного періоду, крупністю та формою зернівки, її пливчастості, реакцією рослин на окремі фактори середовища, екологічною пристосованістю і продуктивністю. Відомі спадкові відмінності проса за технологічними якостями, біохімічним складом, стійкістю до хвороб і шкідників, а також за багатьма іншими ознаками та властивостями.

Вся різноманітність форм проса зосереджена у світовій колекції ВІР (Росія), яка складає 9 тис. зразків. Велика генетична колекція

проса в Національному центрі генетичних ресурсів України, яка налічує понад 5 тис. зразків, інтродукованих із 35 країн світу.

Все це повинно бути ефективно використано у практичній роботі зі створення нових сортів, які поєднують у своєму генотипі цінні ознаки і властивості, розосереджені в різних формах. Успішне вирішення таких завдань можливе лише на основі знання особливостей успадкування кожної з ознак.

З селекційної точки зору такі знання необхідні, перш за все, відносно найбільш важливих кількісних ознак. Однак вивчення особливостей їх успадкування має певні труднощі через значну модифікаційну мінливість під впливом умов вирощування. Більш доступні для генетичного вивчення такі досить прості (альтернативні) ознаки, як забарвлення зерна, тип волоті, тип крохмалю зернівки та деякі інші.

Дослідження із спеціальної генетики проса розпочалося пізніше, ніж інших рослин через недостатню увагу до цієї культури і труднощі в отриманні гібридів шляхом використання штучного схрещування, які зумовлені деякими особливостями будови квітки проса та біологією її цвітіння. Перші експериментальні дослідження з генетики проса були проведені в 1929 р. Геймером на Іванівській дослідній станції в Сумській області. У подальшому, із розвитком селекції, були нагромаджені обширні дані про особливості успадкування багатьох якісних, а також кількісних ознак.

Успадкування забарвлення зерна. Забарвлення зернівки – одна з найбільш зручних ознак для його класифікації. Ним деякою мірою зумовлені технологічні якості зерна і багато біологічних особливостей рослини, а також особливості будови тканин зернової оболонки. У колекціях вихідного матеріалу багатьох науково-дослідних установ представлена велика різноманітність забарвлення зернівки: каштанова (від світло-каштанової до чорної), коричнева, сіра, червона, жовта (від світло- до золотисто-жовтої), бронзова, кремова і біла, а також з неоднорідною (мозаїчною) пігментацією – смугасто-сірою, кремово- або біло-червоноплямистою, каштаново- і жовтоплямистою. Зустрічаються різноманітні проміжні тони забарвлення квіткових плівок.

Встановлено, що забарвлення квіткових плівок у проса зумовлене наявністю пігменту в зовнішньому або внутрішньому епідермісі клітин. У форм із світлими (червоним і жовтим) тонами пігменти відкладаються в оболонках зовнішніх клітин, а в темнозерних – у клітинах внутрішнього шару. Форми тонкоплівчастого проса з напівпрозорими плівками завжди білозерні.

Механізм успадкування забарвлення зернівки досить складний: встановлено 17 генів, які контролюють цю ознаку. Синтез темно-каштанового, жовтого і червоного пігментів контролюється домінантними неалельними генами D, Y і R відповідно, з епістатично-гіпостатичним характером взаємодії: D>Y>R. Інтенсивність прояву забарвлення залежить від наявності генів-інгібіторів забарвлення. У

форм з кофейним і коричневим забарвленням ступінь забарвленості визначається серією множинних алелів локуса D з напівдомінантним характером взаємодії.

Наявність темних смуг на плівках зернівок різної пігментації контролюється домінантним геном St незалежно від генів забарвлення зернівки, які взаємодіють між собою. Водночас, домінантний алель гена гіпостатичний відносно генів, які пригнічують синтез пігментів. До генотипів гомозиготних форм з каштановою, жовтою і червоною зернівками (без урахування інтенсивності забарвлення) належать DDYYRR, ddYYRR і dduyRR відповідно. У різних форм з рецесивними алелями гена d синтез темного пігменту не завжди блокується. Про це свідчить різноманітність за ступенем затемненості основного пігменту і його інтенсивність серед червоно- та жовтозерних форм. Затемненість залежить від кількості темного пігменту в нижніх шарах клітин плівки, а інтенсивність забарвлення – від кількості пігменту у верхніх шарах. Це може бути зумовлено різницею в товщині клітин.

Світле забарвлення зернівки контролюється домінантними алелями генів C1 та C2, які у процесі взаємодії з домінантними алелями третього незалежного і комплементарного до них інгібіторного гена C^{fc} здатні пригнічувати синтез пігментів на всій поверхні плівок. Взаємодія домінантних алелів всіх трьох генів (C1, C2 і C^{fc}) забезпечує найбільш повне пригнічення пігментації, аж до білої. Наявність домінантних алелів тільки одного з генів C1, або C2 і гена C^{fc} зумовлює прояв кремового (але пригнічення жовтого) забарвлення та інших висвітлених забарвлень. За наявності домінантних алелів генів C1 і C2, але в разі відсутності домінантного гена C^{fc} синтез пігментів не пригнічується. Аналогічна ситуація складається і в результаті дії домінантного гена C^{fc} та рецесивних генів C1 і C2.

Плямисте забарвлення зернівки контролюється взаємодією домінантного мутантного алеля C1, одного із описаних раніше генів C1. Інші гени – C2 і C^{fc} контролюють пригнічення синтезу кольорових пігментів у плівках зернівки.

Біле забарвлення тонкоплівчастих форм контролюється домінантним алелем гена I^{PL}, що пригнічує не синтез пігментів, а утворення тих шарів плівки зернівки, в яких здатні відкладатися пігменти. Тому білозерні тонкоплівчасті форми проса за генотипами кольорового забарвлення можуть бути різними.

Зразки генетичної колекції з генами різного забарвлення зернівки:

- біла (W, I^{PL}) – кат.ВІР 8767, Тургайське біле, кат.ВІР 8469, Уільське біле, кат.ВІР 9626, Тонкоплівчасте 413, кат.ВІР 9526, Веселоподолянське 1202;

- кремова (C1, C2 і C^{fc}) – кат.ВІР 3344, Веселоподолянське 1296, кат.ВІР 9497, Веселоподолянське 828, Омріяне;

- жовта (Y) – кат.ВІР 8645, Веселоподолянське 38, Миронівське 51, Сонячне, Імунне 366, Радуга, Київське 7;

- червона (R) – кат.ВІР 9531, Рубін 2, Саратовське 853, Волжське 3, кат.ВІР 2187, Київське 96;

- каштанова (B) – кат.ВІР 8787, кат.ВІР 1169, Блестящее, Харківське кормове;

- сіра (G) – кат.ВІР 8522, кат.ВІР 3095 (Чехія), кат.ВІР 8222, місцевий (Бурятія);

- смугаста (St) – кат.ВІР 8763, л.1843, кат.ВІР 1469, місцевий (Саратов);

- плямиста (C I^{PL}) – кат.ВІР 2900, м-331, кат.ВІР 9465, Уральське тонкоплівчате.

Тип волоті – у проса друга за значимістю класифікаційна ознака. Основні ознаки, що зумовлюють тип розвитку волоті: довжина волоті і наявність подушечок біля основи гілочок волоті, або кут їх відхилення від головної осі. За типом волоті виділяють 5 основних груп (підвидів) – з розкидистим (*patentissimum*), розлогим (*effusum*), стислим (*contractum*), овальним (*ovatum*) і кім'ястим (*compactum*). Відомі мутантні форми з могароподібним типом волоті.

У ході гібридизації сортозразків з різним типом волоті спостерігається велика різноманітність, що охоплює всілякі переходи між основними групами. У F₁ повністю домінують наявність подушечок біля основи волоті, подовжені волоть і гілочки. За цими ознаками спостерігають моно- і дигібридне розщеплення. Вважається, що тип волоті контролюють 3 неповністю домінантні гени: L – довжина волоті й гілочок, D – великий кут відхилення у верхній і нижній частинах волоті, O – кут відхилення гілочок приблизно на 30° у нижній частині волоті та відсутність їх відхилення у верхній. Наявність подушечок біля основи гілочок зумовлена домінантним алелем 2-х комплементарних генів Pw₁ і Pw₂ – кат.ВІР 9525. Велика різноманітність форм проса за ступенем розвитку подушечок передбачає наявність або кількох адитивних генів, які контролюють цю ознаку, або серії алелів малого числа генів. Ознака «подовжені гілочки» контролюється взаємодією домінантних алелів двох комплементарних генів Br₁ і Br₂

У генетичну колекцію включені зразки з розкидистим (кат.ВІР 2825, Омське 9, Київське 87, кат.ВІР 8763), розлогим (кат.ВІР 9525, Веселоподольнське 403, Сонячне, Подольнське 24/273, Зоряне), стислим (кат.ВІР 3007, Саратовське 853, Київське 96, Омріяне), кім'ястим (кат.ВІР 3008, Краснокутське, Кінельське 2462) і овальним (кат.ВІР 65, місцевий (Узбекистан), кат.ВІР 1462) типом волоті.

Антоціанове забарвлення у рослин проса зумовлене дією домінантних алелів 2-х комплементарних генів Pr₁ і Pr₂. Прояв антоціанового забарвлення по-різному може бути зумовлений дією одного інгібіторного гена I^{PR} або кількох генів, домінантні алелі яких здатні послаблювати прояв антоціану.

Висота рослин проса контролюється двома парами алелів основних генів H₁ і H₂, із збільшенням дози домінантних алелів цих генів,

які діють адитивно, висота рослин збільшується. За цими ознаками спостерігаються високі показники успадкування і генетичного ефекту добору.

Тривалість вегетаційного періоду. За тривалістю вегетаційного періоду все різноманіття проса розділено умовно на 5 груп (дні): дуже ранню – від сходів до достигання – 60 днів, ранньостиглу – 61-80, середньостиглу 81-100, пізньостиглу 101-120 і дуже пізньостиглу – понад 121 день.

Тривалість періоду сходів – викидання волотей і всього вегетаційного періоду у просі контролюють гени, що визначають реакцію рослин на температуру та фотоперіод. Вважають, ця ознака контролюється взаємодією генів E_1 і E_2 , які діють кумулятивно, а також гена-послаблувача IE , або групи генів з його участю. Батьківські форми багатьох гібридів розрізняються за невеликою кількістю генів, що контролюють цю ознаку. Встановлено, що ранньостиглість частково домінує над середньостиглістю, або успадковується за проміжним типом, іноді пізньостиглість по-різному домінує над ранньо- або середньостиглістю.

Крупність зерна контролюється взаємодією групи домінантних і рецесивних генів, причому домінантні гени впливають на зменшення, а рецесивні – на збільшення зернівки. У результаті проведеного гібридологічного аналізу гібридів від схрещування дрібнозерних з крупнозерними формами І.В. Яшовським був зроблений висновок, що величина зернівки у проса контролюється принаймні трьома генами – Gr_1 , Gr_2 і Gr_3 .

Плівчастість – одна з важливих технологічних ознак проса, яка в основному визначає вихід крупи. Сорти проса розділяються за цією ознакою на низькоплівчасті з плівчастістю до 15,0%, середньоплівчасті – 15,1-20,0 і високоплівчасті – понад 20%. Як було зазначено вище, тонкоплівчастість контролюється домінантним станом алелів гена I^{PL} , у грубоплівчастих форм зниження плівчастості контролюється взаємодією домінантних алелів генів $C1$, $C2$, C^{fc} і Cf^c , які висвітлюють кольорове забарвлення плівок зерна. Слід відзначити одночасну дію цих генів і на структуру ендосперму зернівок, у всіх вивчених форм низькоплівчастого проса натура зерна істотно нижча, ніж у грубоплівчастих.

Тип крохмалю. У сортів проса із звичайним ендоспермом, як і деяких інших культур, крохмаль складається з амілопектину (75-78%) та амілози (22-25%), а в сортів з воскоподібним ендоспермом крохмаль повністю складається з амілопектину. Амілопектин відрізняється від амілози клейкістю й підвищеним умістом фосфору, а також водо- і лугорозчинних фракцій білка та меншою кількістю спирторозчинних його фракцій, які важче засвоюються організмом.

Ознака воскоподібності у проса контролюється рецесивним станом двох генів Wx_1 і Wx_2 , а формування звичайного ендосперму –

домінантними алелями цих генів. На прояв ознаки значно впливають інші фактори, з яких найбільш вірогідним є знижена конкурентоспроможність пилоквих зерен, які несуть рецесивні алелі генів Wx. Механізм формування воскоподібного типу крохмалю пояснюється тим, що домінантні алелі гена (або генів) Wx на певному етапі формування ендосперму пригнічують синтез амілопектину, рецесивні алелі – забезпечують його синтез. Функції гена Wx, очевидно, пов'язані з дією або синтезом ферменту ізофосфорилази і коензиму Q, які беруть участь у синтезі амілопектину.

Стійкість до сажки. Сажка [*Sporisorium destruens* (Schlecht) Yanku, раніше *Sphaceotehca panicimiliacei* (Pers.) Bub] – найбільш шкодочинна і поширена хвороба проса. Генетичний контроль ознаки «стійкість до сажки проса» вивчений ще не повністю. Перші комплексні генетичні і фітопатологічні дослідження із стійкості до сажки почали проводити в НДІСГ Південного Сходу (Саратов) та в НЦ «Інститут землеробства НААНУ». Було виділено 12 рас сажки, створений набір сортів-диференціаторів для ідентифікації расоспецифічної стійкості у сортів проса. Дослідженнями встановлено, що генетично зумовлена стійкість проса до різних груп патотипів сажки визначається коепістатичною та кодомінантною дією домінантних алелів блоку низки генів з дуплікатним або комплементарним характером взаємодії.

Генотипи проса, вивчені в НЦ «Інститут землеробства НААНУ», за расоспецифічною стійкістю до сажки можна класифікувати на 5 основних груп:

1. Сприйнятливі одночасно до всіх відомих патотипів сажки – Миронівське, Харківське 57, Слобожанське, сорти селекції інших країн та колекційні зразки.

2. Стійкі до ураження лише окремими расами сажки – Веселоподолянське 16, Веселоподолянське 38, Золотисте, Райдуга, Харківське кормове, Благодатне (стійкі до патотипів Rs1 і Rs10), Лілове і Орловське 92 (до Rs8), але ці сорти дуже сприйнятливі до ураження всіма іншими патотипами сажки.

3. Стійкі до ураження одночасно невеликою кількістю рас (3-5) у специфічних їх поєднаннях, але таких, що забезпечують істотну специфічність стійкості. До цієї групи належать колекційні зразки, стійкість яких зумовлена домінантними алелями умовного блоку генів Sp2 (кат.ВІР 241, кат.ВІР 1456, стійкі одночасно до патотипів Rs1 і Rs 2), або блоку генів Sp4 (кат.ВІР 8751 та Ільїновське, стійкі одночасно до Rs5 і Rs 6).

4. З досить чіткою різницею за стійкістю до рас 2 і 12, або одночасною стійкістю чи сприйнятливістю до цих двох, очевидно, генотипно близьких патотипів. Особливо контрастними за стійкістю до цих двох рас є кат.ВІР 1646 та Острогожське 9. До цієї групи належать генотипи з умовним блоком генів Sp3 (Харківське 56, Масловське 3 і Пікуловичське, стійкі одночасно до рас 3,6,7,8).

5. З досить специфічною груповою стійкістю до 9 патотипів сажки (1,4,5,6,7,8,9,1,11), яка контролюється домінантними алелями умовного блоку генів Sp1 (Київське 87, Сяйво, Харківське 86, Імунне 366, Горлінка, Константинівське, Чарівне, деякі сорти з Російської Федерації та колекційні зразки). Однак всі ці сорти сприйнятливі до патотипів сажки 2 і 3 через відсутність у їх геномах домінантних генів Sp2 та Sp3.

У ННЦ «Інститут землеробства НААНУ» створений високоурожайний сорт проса Омріяне, який має расоспецифічну стійкість до 11 з 12 відомих рас сажки.

Типи дії та взаємодії генів, що контролюють успадкування ознак. У ході гібридологічного аналізу проса за різними ознаками часто виникають труднощі під час вирішення питання про типи дії та взаємодії алелів і генів, які контролюють не тільки складні кількісні, але й чітко марковані прості альтернативні ознаки. Навіть за простого моногібридного розщеплення часто невідомо, чи маємо справу із взаємодією алелів, чи неалельною дією генів. Ще складніша ситуація виникає у випадку дії серії множинних алелів. Для вирішення таких питань необхідно проводити аналіз гібридів від серії схрещувань із залученням форм, які розрізняються між собою за певною ознакою. При цьому слід враховувати чотири основні типи алельної і відповідно чотири типи неалельної взаємодії (табл. 5).

Таблиця 5 – Розрахункові фенотипічні співвідношення під час розщеплення гібридів F₂ за різних типів дії алелів і взаємодії генів

Дія алелів	Неалельна взаємодія двох генів	Прояв дії
Домінантна і рецесивна $A > A_1$ 3:1	Епістатична і гіпостатична $A > B$ 12:3:1; 9:7; 9:3:4; 13:3; 15:1	Маскувальна дія одного над іншим
Кодомінантна $A \neq A_1$ 1:2:1	Коепістатична $A \neq B$ 9:3:3:1	Дія різна
Напівдомінантна $A + A_1$	Коепістатична $A + B$ 9:6:1	Дія сумарна
Ізодомінантна $A = A_1$ 4:0	Ізоепістатична $A = B$ 15:1	Дія аналогічна

Домінантно-рецесивна дія алелів у проса найбільш чітко проявляється у процесі моногібридного розщеплення за ознаками стійкості – сприйнятливості до сажки, наявності – відсутності антоціану, за основними типами плівчастості (тонкоплівчастість – грубоплівчастість), за наявністю – відсутністю смуг на жилках квіткових плівок.

Більш складні різні типи неалельної взаємодії генів, наприклад, забарвлення зернівки; так, у разі успадкування кольорового фону забарв-

лення зерна і наявності темних смуг проявляється коепістатична взаємодія генів. Прикладом класичної епістатично-гіпостатичної взаємодії двох генів може бути характер взаємодії генів D і Y, які контролюють відмінності за темнокаштановим і червоним забарвленням зерна.

Тип домінантного епістазу характерний для домінантних алелів тонкоплівчастості (I^{PL}), які блокують утворення нормальних шарів клітин у плівках, внаслідок чого не може проявитися генотип за забарвленням зерна.

Яскравим прикладом прихованої епістатичної дії генів є дія рецесивних алелів гена wx, які дозволяють іншим генам закінчити синтез амілопектинового крохмалю із більш простих молекул амілози, домінантні ж алелі цього гена епістатичні до генів, які контролюють синтез амілопектину. Ізоепістаз можна спостерігати за наявністю – відсутністю затемненості кольорової жовтої та червоної пігментації плівок зернівки, а також за довжиною гілочок у розлогих і кім'ястих типів волоті. Компліментарність як тип епістазу чітко спостерігається за наявності – відсутності антоціану і особливо часто за інгібування кольорових забарвлень зерна.

10.3. Вихідний матеріал для селекції проса

На сучасному етапі розвитку селекції проса основним джерелом створення вихідного матеріалу є гібридизація із застосуванням внутрішньовидових і складних схрещувань, які дозволяють поєднувати в новому генотипі ознаки й властивості, розосереджені в різних сортах, формах і зразках, а також створювати генотипи з новими цінними ознаками та властивостями за рахунок перекомбінації існуючих наборів генів і їх мутантних алелів.

Залученню сортів і зразків до схрещування передують детальне вивчення кожного з них у колекційному розсаднику і, якщо потрібно, у сортовипробуванні.

Як показує досвід роботи з просом та іншими культурами, реалізація селекційних програм залежить від підбору батьківських компонентів, типу схрещувань, обсягу отриманих гібридних популяцій, способів добору бажаних генотипів, передбачених моделями сортів, а також від методів оцінювання продуктів добору.

Складність добору батьківських форм зумовлена генетичними факторами успадкування, фізіолого-біохімічними механізмами прояву і взаємозв'язків ознак, що визначають пристосування генотипів до певних умов середовища, рівень і стабільність урожаїв, якість продукції та придатність до певних технологій вирощування.

Всі можливі принципи підбору батьківських форм у процесі створення сортів зводяться до концепції сорту, ознаки та генів і визначаються станом спеціальної генетики виду, глибиною розробки

програми й моделі сорту, який планується створити (Бороевич, 1984). Підбір батьківських форм на основі сорту найчастіше здійснюють за відсутності або обмеженості знань про особливості успадкування і прояву ознак, які селектуються. При цьому виходять з того, що доцільніше схрещувати кращі сорти, які мають різні позитивні ознаки. Часто одним із батьків використовуються форми, що належать до віддалених еколого-географічних груп. Такий підхід не дозволяє з достатнім рівнем достовірності прогнозувати утворення у поколіннях, що розщеплюються, потрібних генотипів і тому, як правило, вимагає багатьох комбінацій схрещування й великого обсягу пророблення селекційного матеріалу.

Концепція ознаки дає можливість більш цілеспрямовано вирішувати завдання селекційної програми. При цьому із сортів і колекційних зразків відбирають форми, які мають бажані ознаки, для того щоб шляхом гібридизації й добору поєднати їх в одному генотипі. При цьому важливе значення приділяється загальній оцінці батьків.

Концепція генів враховує наявність тієї чи іншої бажаної ознаки або властивості та особливості її успадкування і прояву. Особливо важливо враховувати при цьому кількість генів, які контролюють цю ознаку, характер їх алейної і неалельної взаємодії, а також ступінь зчеплення з іншими ознаками та властивостями.

10.4. Методи селекції

Внаслідок природного мутагенезу й гібридизації, а також природного і штучного добору протягом тривалого періоду вирощування проса в різних країнах, шляхом стихійної інтродукції та народної селекції була створена велика кількість місцевих сортів-популяцій, пристосованих до умов окремих ґрунтово-кліматичних зон. Місцеві сорти були неоднорідними за різними морфологічними ознаками, але за тривалістю вегетаційного періоду та деякими іншими господарсько цінними ознаками вони є відносно вирівняними, пластичними і добре пристосованими до місцевих умов завдяки тривалому природному добору.

Індивідуальним доббором із місцевих популяцій ще на початку 20-х років ХХ ст. були створені сорти проса Саратовське 853, Подолянське 23/273, Сибірське жовтозерне і Веселоподолянське 367, три останні вирощували ще до недавнього часу.

Звичайними міжсортними схрещуваннями в перші 20 післявоєнних років були створені і районовані сорти Скороспіле 66, Казахстанське 61, Харківське 25, Веселоподолянське 375, Рубін 2, Миронівське 51 та інші. Після виведення перших селекційних сортів результативність індивідуального добору із місцевих форм різко знизилась.

У наступний період, у зв'язку з подальшим удосконаленням способів штучного схрещування проса, гібридизація стала основним методом селекційної роботи. При цьому використовуються не тільки звичайні міжсортові, але й насичувальні та інші складні схрещування.

Селекція шляхом гібридизації. Гібридизація – основний та найбільш надійний шлях створення нових сортів, який дозволяє поєднувати в новому генотипі ознаки і властивості, розосереджені в різних сортах, формах та зразках, а також створювати генотипи з новими цінними ознаками і властивостями за рахунок перекомбінації існуючих наборів генів та їх мутантних алелів.

Малі розміри квітки проса, особливості її будови і біологія цвітіння не дозволяють застосовувати прийоми кастрації та запилення, звичайні за схрещування інших злакових культур. Розроблений І.В. Яшовським водний спосіб штучного схрещування проса дозволив спростити цей процес, значно підвищити продуктивність праці і вихід істинних гібридів. Цей спосіб штучного схрещування застосовують у багатьох селекційних установах.

Типи схрещувань залежать від селекційних програм, кількості батьківських компонентів, порядку їх залучення в гібрид. Умовно їх можна розділити на ті, що використовують за *трансгресивної* і *конвергентної* селекції.

Типи схрещувань за трансгресивної селекції. Основним завданням у процесі трансгресивних схрещувань є створення шляхом гібридизації і добору гібридних нащадків, які за продуктивністю або іншими цінними ознаками переважають батьківські форми в тривалому ряду поколінь. Чим складніші ознаки, тобто чим більшою кількістю генів і алелів вони зумовлені, тим важче поєднувати їх у новому гібридному поколінні під час гібридизації. При цьому слід зазначити, що бажані ознаки найчастіше розосереджені в кількох вихідних формах.

У більш простих випадках, коли поставлене завдання може бути вирішене за допомогою двох батьківських форм, використовують звичайні парні схрещування. Коли використовують три вихідні форми, проводять потрійні схрещування, в інших випадках комбінаційної селекції використовують східчасті схрещування або подвійні і більш складні.

Найбільш повна реалізація генетичного потенціалу вихідних батьківських форм досягається у випадках, коли в повторні схрещування залучаються гібриди F_1 від попередніх схрещувань, оскільки тільки в першому поколінні гібридів представлені в найбільш повному обсязі гени обох батьків.

Головне і найбільш складне завдання селекційної роботи – ідентифікація і добір генотипів, які мають найбільш вдалу комбінацію ознак і властивостей. Обсяг схрещування з кожної комбінації визначається вірогідністю виникнення генотипів, які володіють поєднанням бажаних ознак, вірогідність такого поєднання визначається чис-

лом генів, за якими відрізняються батьки, наявністю і ступенем генетичного зчеплення цих генів між собою з іншими генами, які контролюють бажані ознаки, а також можливостями виявлення потрібних генотипів із гібридної популяції.

Так, у разі відмінності батьків за однією парою алелів мінімальна чисельність популяції F_2 буде складати всього 4 особини. У разі відмінності за двома, трьома і чотирма парами алелів, які незалежно успадковуються, мінімальна чисельність популяції F_2 повинна збільшуватися до 16, 64 і 256 особин. Однак за мінімальної чисельності популяції гібридів F_2 вірогідність появи однієї бажаної особини складає тільки 50%. Для того, щоб вірогідність становила 95%, чисельність популяції повинна бути збільшена в 1,9 раза. У разі відмінностей батьків за аелями тільки 10 генів мінімальна чисельність популяції гібридів F_2 повинна складати теоретично більше 10 млн особин, а практично – більше 20 млн.

Враховуючи досвід селекційної роботи з просом, а також з іншими самоzapильниками (Бороевич), можна вважати, що в разі залучення у схрещування для трансгресивної селекції більше 50 пар батьківських форм чисельність F_2 із кожної з них повинна складати більше 5-8 тис., за більшої кількості комбінацій – не менше 3 тис. Це співвідношення буде складати 7/8.

Типи схрещувань за конвергентної селекції. За конвергентної селекції основне завдання полягає у поєднанні в одному сорті бажаних генетично зумовлених, які чітко проявляються, ознак і властивостей, що розосереджені у двох або кількох батьківських формах. Найчастіше метою конвергентних схрещувань є усунення явних недоліків існуючих сортів.

Слід підкреслити, що вирішення завдань конвергентної селекції шляхом звичайних парних схрещувань практично неможливе через виняткову трудність отримання нащадків, які поєднують всі бажані ознаки і властивості одного батька з однією або кількома ознаками іншого батька. Такі завдання можуть бути вирішені більш надійно і за достатньо невеликих обсягів роботи за допомогою насичувальних або зворотних схрещувань (BC).

Основні генетичні наслідки насичувальних схрещувань полягають у наступному: перше покоління від першого насичувального схрещування $(AxB)xB$ або $(AxB)xA$ ($F_1 BC_1$) навіть за моногібридного неоднорідне, а популяція гібридів від такого схрещування в F_1 за відсутності добору несе в собі біля 3/4 ядерних незалежних факторів від батька, який повторюється; у $F_1 BC_2$ це співвідношення буде складати 7/8:1/8, в $F_1 BC_3$ – 15/16:1/16 і т.д.

У селекційній роботі з просом насичувальні схрещування вперше почали застосовувати в ННЦ «Інститут землеробства НААНУ», а потім і в інших установах, особливо ефективними вони виявились в селекції проса на стійкість до сажки. І.В. Яшовським була розроблена методика східчастих насичувальних схрещувань.

Виявились також високоефективними поєднання трансгресивної і конвергентної селекції шляхом проведення паралельних схрещувань, за яких як основний компонент трансгресивної селекції (наприклад, за продуктивністю) можуть використовуватися дві батьківські форми, але які не несуть інших бажаних ознак, тоді гібрид F_1 від основного схрещується з третім компонентом (наприклад, донором стійкості). У наступних поколіннях гетерозиготні за стійкістю рослини F_1 повторно схрещуються з кращими трансгресивними нащадками, виділеними із гібридів другого і наступних поколінь гібридів від основного схрещування.

У разі поєднання трансгресивної і конвергентної селекції досить ефективними є 1-2-кратні насичувальні схрещування. Так, наприклад, у результаті трьохразових насичувальних схрещувань стійкого до місцевої сажки, але малопродуктивного зразка К-8763 з сортом Веселоподлянське 38 виведений сорт Імунне 366, який був використаний як донор стійкості до сажки для наступних насичувальних схрещувань, внаслідок чого були створені сорти Сонячне, Зоряне та інші.

10.5 Методика і техніка селекційного процесу

Селекційна робота з просом проводиться за повною схемою селекційного процесу і включає в себе такі розсадники: вихідного матеріалу, гібридний, селекційний, а також сортовипробування: контрольне, попереднє, конкурсне (може бути екологічне) й державне сортовипробування. Починаючи з селекційного розсадника, селекційні номери оцінюються також за штучного зараження расами сажки.

У *розсаднику вихідного матеріалу* розмішують колекцію сортів селекції інших наукових установ як нашої, так і зарубіжних країн, а також генетичну колекцію донорів (ГКД), створену селекціонером упродовж його роботи.

У *гібридному розсаднику* проводять гібридизацію та висівають гібриди від штучного схрещування, а також проводиться оцінювання їх на істинність та добір вихідних рослин.

Техніка штучного схрещування така: його розпочинають за 2-3 год до початку природного цвітіння, вибирають волоті материнської рослини, в яких 1/3 квіток відцвіла. Розкриття квіток, фізіологічно готових до цвітіння, викликають шляхом легкого потирання рукою. Через 1-3 хв після того, як почнуть розкриватись квітки, але до того, як почнуть розтріскуватись пиляки, волоті занурюють у посудину з водою на 1-2 хв, вода запобігає розтріскуванню пиляків. Потім видаляють пиляки легкими ударами намоченої волоті об долоню. Видаляють також квітки, які відцвіли і які ще не розкрились. До кінця кастрації квітки добре розкриті і їх рильця доступні для запилення. Таким способом на одній волоті можна отримати до

50-150 кастрованих квіток, які заплінують батьківською формою тоді, коли її пиляки почнуть розтріскуватись природним шляхом. Запилену волоть материнської форми поміщають в ізолятор, на якому пишуть комбінацію схрещування.

У *селекційному розсаднику* висівають гібридні популяції F_2 - F_5 . Гібриди F_2 мають високу гетерозиготність, тому добір гомозиготних рослин за кількісними ознаками неможливий, однак він необхідний за якісними ознаками (тип волоті, забарвлення зерна, тип плівчастості, наявність антоціану, тип крохмалю, стійкість до сажки). За продуктивністю відібрані рослини оцінюють в F_3 - F_5 , тому що в старших поколіннях підвищується рівень гомозиготації всіх локусів генів. За індивідуального добору гібридів у старших поколіннях різко збільшується кількість селекційних зразків, що вимагає збільшення посівних площ і затрат праці, тому такий метод неефективний, особливо з використанням теплиць або клімокамер. Для подолання цих недоліків в селекції самозапилюючих Гоуденом (1939) був запропонований, а Грефіусом (1965) і Бримом (1966) удосконалений метод ОНП (одна насіннина з потомства). Цей метод вдало об'єднав випадковий масовий добір і метод пересіву в ранніх поколіннях, що розщеплюються, гібридів F_2 - F_4 з індивідуальним лінійним доббором у практично гомозиготних поколіннях гібридів F_6 - F_8 . Він полягає в багаторазовому пересіві однієї насіннини з кожної відібраної рослини F_2 до бажаного рівня гомозиготації, при цьому послаблюються ефекти природного добору, стабілізуються частоти генів, що сприяє збереженню генетичної мінливості F_2 у наступних поколіннях.

У *розсадниках сортовипробування* оцінюють лінії за продуктивністю і комплексом господарсько цінних ознак та проводиться технологічна оцінка зерна і кулінарна оцінка крупи.

У *контрольному розсаднику* вивчають гомозиготні (вирівняні за всіма візуальними ознаками) лінії проса в 3-разовій повторності, облікова площа ділянки – 2,5 м², розміщення ділянок систематичне, через 10-15 номерів – стандарти.

У *попередньому сортовипробуванні* висівають кращі лінії, що виділились у контрольному розсаднику в 3-разовій повторності з обліковою площею ділянки 5 м², розміщення ділянок рендомізоване, стандарти через 10-15 номерів.

У *конкурсному, а по можливості, і в екологічному сортовипробуванні* вивчають найкращі лінії з попереднього сортовипробування в 4-5-кратній повторності, облікова площа ділянки – 10 м², розміщення ділянок рендомізоване або «латинський прямокутник», через 10-15 номерів висівають 2-3 стандарти – сорти, визначені Державною службою з сортовипробування рослин України, а також сорти, які мають ознаки, бажані для майбутнього сорту, наприклад, високу масу 1000 зерен, низьку плівчастість тощо. Кращу лінію з конкурсного сортовипробування готують до передачі на державне сортовипробування.

Оцінювання ліній у конкурсному, попередньому і контрольному сортовипробуваннях та селекційному розсаднику за расоспецифічною стійкістю до патотипів сажки (РССПС) здійснюють на однорядкових ділянках на фонах штучного зараження шляхом роздільної інокуляції насіння кожного з патотипів сажки, зібраних та ідентифікованих в селекційній установі. Збудники патотипів сажки розмножують та підтримують у генетичній чистоті за відповідними методичними рекомендаціями з використанням спеціально підібраних генотипів рослин проса – диференціаторів. Такими диференціаторами в ННЦ «Інститут землеробства НААНУ» слугують сорти проса – Радуга, Лілове, л.1245, Київське 87, Масловське 3, Саратовське 2, Благодатне, колекційні зразки ВР: К-1456, К-8751 та л. 832 (виділена із сорту Ільїновське).

У розсадниках сортовипробування проводять фенологічні спостереження (відмічають фази сходів, початку (25%) і повного (75%) викидання волотей, початку і повного досягання), облики – стійкості до вилягання й осипання, виміри висоти рослин, довжини волоті, кількості міжвузлів.

У лабораторних умовах визначають масу 1000 зерен, плівчастість, ураження ядер меланозом, тип крохмалю, вміст білка тощо.

Дослідження з вивчення особливостей успадкування та прояву окремих ознак здійснюють на гібридах F_2 і F_3 спеціально підібраних комбінацій схрещувань. Результати гібридологічного аналізу статистично опрацьовують за методикою багатоелементного генетичного аналізу за критерієм Пірсона – χ^2 (хі-квадрат).

10.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу

Результативність селекційної роботи значною мірою залежить від правильного оцінювання селекційного матеріалу, який отримують для створення нових сортів відповідно до селекційних програм, а також продуктів добору. Відбирати, оцінювати і випробовувати весь селекційний матеріал необхідно в тих ґрунтово-кліматичних умовах, для яких створюються сорти проса.

Оцінювання урожайності селекційного матеріалу. Урожайність з одиниці площі визначається середньою продуктивністю однієї рослини, яка, у свою чергу, складається з кількості стебел, що сформували волоть, середньої кількості зерен з однієї волоті й маси 1000 зерен, і середньої кількості рослин. На ранніх етапах селекційного процесу, коли добирають кращі рослини, оцінювати майбутні сорти можна тільки за продуктивністю вихідного матеріалу. Пізніше селекційний матеріал за врожайністю оцінюють в розсадниках сортовипробування – контрольному, попередньому і конкурсному. Оцінювання за урожайністю в польових умовах значно ускладнюється модифікаційним впливом умов вирощування, який можна значно нівелювати шляхом закладання дослідів

у кількох повтореннях та схемою розміщення ділянок (решотковане, латинський прямокутник тощо). У розсадниках сортопробування зразу ж після збирання урожаю проводять зважування зерна проса з кожної ділянки, перерахунок на урожай з гектара і отримані дані з урожайності піддають дисперсійному аналізу для визначення найменшої істотної різниці та точності досліду.

Оцінювання стійкості проса до рас сажки. Створення сортів проса, стійких до всіх відомих рас сажки, є одним із найбільш важливих завдань селекції. Оцінювання расоспецифічної стійкості селекційного матеріалу до сажки проводять у польових умовах на штучному інфекційному фоні, створеному шляхом заспорювання селекційного матеріалу чистими расами сажки до посіву з розрахунку 0,3-0,7% від маси насіння. Генетичну чистоту 12 рас сажки підтримують за відповідними методичними рекомендаціями з використанням спеціально підібраних генотипів рослин проса – диференціаторів.

Ступінь стійкості до відповідних рас сажки оцінюють шляхом обліку уражених рослин у фазі початку стиглості проса (25%).

Оцінювання стійкості до меланозу. Меланоз – хвороба ядра проса, яка значною мірою знижує якість крупи. Оцінювання стійкості до меланозу проводять на штучному фоні, створеному за методикою НДІСГ Центрально-Чорноземної смуги ім. В.В. Докучаєва, що дає змогу збільшувати ураження проса цією хворобою в 2-2,5 рази (Сурков, 1982).

Оцінюють селекційний матеріал за стійкістю до меланозу обрушуванням квіткових плівок шляхом підрахунку уражених ядер.

Методи оцінювання на стійкість до несприятливих абіотичних факторів середовища. Оцінювання рослин проса за *холодостійкістю* проводять шляхом виділення проростків з прискореними темпами проростання за штучного зниження температури до 7° С, а також за стійкістю до знижених температур вночі та під час початку цвітіння вранці. Більш холодостійкі лінії і сорти зацвітають на 15-30 хв раніше.

Ступінь *посухостійкості* оцінюють за темпами росту кореневої системи в період кущення, характером і швидкістю в'янення листків за нестачі вологи в ґрунті, за показниками інтенсивності транспірації, кількістю продихів на одиницю площі листків, за кількістю пасоки, що виділяється кореневою системою рослин із зрізаними стеблами, за озерненістю волоті і ступенем зниження крупності зерна. У більшості випадків таке оцінювання проводиться візуально.

Методи оцінювання якості зерна і крупи. Крупність зерна оцінюється масою 1000 зерен, вирівняність – часткою фракцій, які зішли з двох суміжних сит з отворами довжиною 20 мм і шириною 2,0; 1,9; 1,8; 1,7; 1,5; 1,4; 1,2 мм.

Плівчастість визначається зважуванням 50 зерен у 2-х повтореннях, обрушуванням їх і зважуванням ядер.

Оцінювання за типом крохмалю зернівок здійснюють у лабораторних умовах за забарвленням борошністої частини зернівок розчином

Люголю. Вміст сирого протеїну в зерні проса визначають загально-прийнятими методами.

Оцінювання якості крупи проводять шляхом органолептичної оцінки каші, звареної з пшона різних ліній і сортів проса, порівнюючи із стандартами.

Біометричні методи оцінювання селекційного матеріалу полягають у математичній обробці отриманих результатів досліджень (дисперсійний аналіз урожайних даних, діалельний аналіз за Гріфінгом, тестерний аналіз, багатоелементний генетичний аналіз за критерієм Пірсона – χ^2 (хі-квадрат) тощо.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. У яких напрямках розробляються селекційні програми із створення сортів проса?
2. Які цитогенетичні особливості проса ?
3. Як у проса успадковуються ознаки: забарвлення зернівки, тип волоті, антоціанове забарвлення, висота рослин, тривалість вегетаційного періоду, крупність зерна, плівчастість, тип крохмалю, стійкість до сажки?
4. Назвіть типи дії і взаємодії генів у проса.
5. Які принципи підбору батьківських форм для схрещування?
6. Які методи селекції використовують у процесі створення сортів проса?
7. Назвіть типи схрещувань за трансгресивної селекції проса?
8. Які типи схрещувань за конвергентної селекції?
9. Назвіть ланки селекційного процесу з просом і особливості закладки різних розсадників.

Література

1. Агафонов Н.П. Изучение мировой коллекции проса: Методические указания / Н.П. Агафонов, А.Ф. Курцева. – Л.: ВИР, 1988. – 30 с.
2. Широкий уніфікований класифікатор проса (*Panicum miliaceum L.*) / Л.В. Григорашенко, С.Г. Холод, О.І. Рудник та ін. – Харків, 2009. – 61 с.
3. Яшовский И.В. Селекция и семеноводство проса / И.В. Яшовский. – М.: Агропромиздат, 1987. – 268 с.

11. СЕЛЕКЦІЯ СОНЯШНИКУ

Кириченко В.В. – академік НААНУ

11.1. Історія виникнення соняшнику

Олійний соняшник – достатньо нова технічна культура. Він створений руками російських і українських селекціонерів. Площі посіву у світі складають більше 18 млн га. В Україні соняшник висівають на площі більш як 3,8 млн га. Порівняно з багатьма сільськогосподарськими культурами, історія селекції яких простежується в глибину сторіч, свідчення про селекцію соняшнику зовсім обмежені. За даними С.В. Хайзера, індіанці, які мешкали на Американському континенті, вирощували соняшник поруч з кукурудзою і картоплею. Насіння диких видів, крупу і муку з соняшнику використовували в їжу, з них готували фарби та ліки. Широко використовували квітки соняшника в ритуалах. Індіанським народностям було відомо про вміст жиру в насінні, його використовували для змачення волосся.

У Європу соняшник був завезений з Нової Мексики приблизно в 1510 році до Іспанії. Тільки у 1568 році бельгійський ботанік Р.Додоней дав характеристику соняшника, виконав гравюру одностеблової рослини лузального типу. Ботанік Монард (1582) дав назву соняшнику "трава сонця". І лише у 1654 році Титчас розмістив соняшник у каталозі рослин Кенігсберзького ботанічного саду під назвою "Перувіанська квітка сонця". У період 1568-1570 рр. в Падуанському ботанічному саду (Італія) вирощували гігантський одностебловий соняшник під назвою *Planta Massima*.

У 1686 році було надруковано повідомлення щодо соняшнику меншої висоти з мілким насінням, тонким лушпинням і виповненим ядром. Ця форма, яка має назву *Helianthemum perusicenum*, через Німеччину і Польщу розповсюдилась у західні райони України.

Але окультурений індіанцями соняшник, який опинився в Європі, довгий час залишався декоративною рослиною.

З 1510 р. з'явилися перші повідомлення щодо утилітарного значення соняшнику. Ні в Німеччині, ні в Португалії, ні в будь-якій іншій державі не знайшлося такого застосування цієї культури, як у Росії та Україні.

Перші згадування щодо культури соняшнику в Росії знайдені в матеріалах з історії заснування міста Валуйки (1599 р.). Свідчення щодо вирощування цієї культури в Україні знаходимо в травнику Д. С. Сиренія за 1613 р.

Наприкінці 60-х років XVIII сторіччя в наукових виданнях висловлено думку щодо розведення соняшнику з використанням сім'янок на олію, а стебла на паливо. В 1780 р. газета "Экономический магазин" розмістила дві статті: "О масле особого ряда" і "О подсолнечнике", в яких

автор відмічав, що йому пощастило куштувати олію "...в одном знатном доме...", після чого висловив думку про видобуток такої олії з соняшнику, що дасть можливість скоротити витрати на закупівлю імпортованої прованської олії. Вільне Економічне Товариство в 1791 р. зробило заяву про нагородження того "...кто масло из рыжечного семени и подсолнечных семян во множестве приготовит...".

У 1816-1817 рр. Харківське філотехнічне товариство розглянуло питання щодо вирощування соняшнику в південних губерніях з метою отримання олії і використання стебел на паливо.

Подальша історія соняшнику і його селекція в Росії та Україні пов'язана з його використанням для отримання олії. Пріоритет у цій справі належить слобожанському майстру зі слободи Олексіївка Бірючинського повіту Воронежської губернії, який сконструював ручний прес і вперше зробив вижимку олії. В 1833 р. з'явилася перша олійниця на кінному приводі, а в 1865 р. – перший паровий олійно-переробний завод. У період з 1864 по 1867 рр. добувалося до 920 тис. пудів соняшникової олії.

11.2. Емпірична селекція соняшнику

У створенні олійного соняшнику важливе значення відіграла народна селекція, підсумком якої були створені нерозгалужені форми зі значно підвищеним вмістом олії. 1853 року вміст олії у соняшника складав лише 15 %, що у 2-4 рази менше порівняно з іншими олійними культурами. Широкий поліморфізм привів до великого різноманіття соняшнику. У формуванні культурного соняшнику відбувалися мутації, які на фоні добору за 250 років сприяли створенню нового вихідного матеріалу для наступної селекції. Після того, як було зроблено перший крок до свідомого поліпшення шляхом добору кращих біотипів, відкрився шлях для емпіричної селекції. Інтуїція, художній смак, цікавість до справи стали мірою селекційного успіху.

Незважаючи на те, що соняшник вже висівали на площі 136 тисяч десятин, культура стала занепадати, тому що розповсюдження соняшникової вогнівки і вовчка повністю знищувало врожай. У зв'язку з повільним перебігом природного процесу удосконалення, який лише за довгий строк викликає помітні зміни і знаходиться за межами прямих спостережень, людина давно почала впливати на формування соняшнику, надаючи перевагу кращим рослинам і насінню. Добір за зовнішніми ознаками за довгий термін привів до поліпшення рослин. У 1910 році були створені панцирні популяції соняшнику, який також був стійким до соняшникової вогнівки. Невідомий господар-дослідник вдало відібрав панцирний зразок соняшника і назвав його "Зеленка". У цей час відомий селекціонер Карзін створив панцирний сорт. Впровадження нових сортів-популяцій забезпечило в 1913 році поширення посівів соняшнику до 982 тис. гектарів.

На початку ХХ сторіччя в Україні вирощували низьковрожайні морфологічно невіривняні популяції, у складі яких перевершували розгалужені лузальні та межеумочні типи. Рослини пошкоджувалися вовчком, іржею, соняшниковою вогнівкою.

Вміст олії місцевих популяцій (Американка, Зеленка, Зеленка Карбутовського) складав 26-31 % у перерахунку на абсолютно сухе насіння. Кількість розгалужених рослин у популяціях складала від 18,6 до 41,1 %.

Народною селекцією були створені форми соняшнику під назвами: Зеленок, Фуксинок, Пузанків та інші, які широко використовувались господарями і залишаються до цього часу для сівби на присадибних ділянках.

11.3. Основні етапи наукової селекції соняшнику

Планомірні роботи щодо вивчення і розвитку наукової селекції соняшнику були розпочаті трьома дослідними установами: у 1910 році – Харківською дослідною станцією (сучасна назва – Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ), у 1912 – дослідним селекційним полем "Круглик" (ВНДЮК ім. В.С. Пустовойта, Росія), у 1913 році – Саратовською дослідною станцією (НДІ СГПС, Росія). У 20-ті роки було розпочато масштабні роботи з вивчення біології соняшнику, що стало фундаментом наукової селекції. Зібрано і вивчено величезну колекцію зразків, з яких методом індивідуального та масового доборів були створені високопродуктивні селекційні номери. Внаслідок проведеної наукової роботи професор Б. К. Єнкен створив перший в Україні сорт соняшнику Зеленка Харківська 76, а у 1929 році на Харківській дослідній станції – сорт-популяцію Харківський 22-82. У період з 1920 по 1929 рр. на приватних полях вирощували селекційні сорти, такі як Саратовський 169, Фуксинка воронезька, Круглик А41, Зеленка Харківська 76 та інші, які не вражались вовчком (*Orobanche cumana* Walr.). Перші селекційні сорти перевищували місцеві популяції за врожаєм на 0,2-0,5 т/га, вмістом олії на 3-5%. Вони були вже стійкими до існуючих рас вовчка, іржі та проти соняшникової вогнівки.

У 1925-1929 рр. було відмічено значне зараження соняшнику на Дону, Північному Кавказі, в Україні. Досліди з вивчення вірулентності і агресивності вовчка виявили появу нової раси.

Завдяки зусиллям селекціонерів, до 1934 року вже було створено сорти Жданівський 8281, Жданівський 6432, Вейделевський 61, Вейделевський 62, Армавірський 762, Армавірський 768, які значно менше вражались вовчком раси Б. За недовготривалий термін сорт соняшнику, створений академіком Л.А. Ждановим, Жданівський 8281, зайняв понад 1 млн га. Впровадження у сільськогосподарське вироб-

ництво України жданівських сортів відіграло значну роль у збільшенні виробництва олії у передвоєнні роки.

Але великим недоліком перших сортів, стійких до вовчка, була їх низька олійність, яка складала 28-33 % на абсолютно суху сім'янку. Таким чином, перед селекціонерами постало завдання підвищення рівня олійності. На початку 50-х років у Росії та Україні почали вирощувати високоолійні сорти соняшнику селекції ВНДЮК, створені під керівництвом академіка В.С. Пустовойта, а також селекціонерами: В.І. Щербіною, Г.Р. Романюком, К.І. Прохоровим. Сорти Армавірський 3497, ВНДЮК 1646, ВНДЮК 6540, Передовик, Зеленка 368, Восход, Заря мали вміст олії 49-55 %. До 1970 року вони зайняли основні площі посіву соняшнику в Україні, що складало більше 1,7 млн га.

Використовуючи класичний метод, який було розроблено академіком В.С. Пустовойтом, заснований на індивідуальному доборі рослин із сортів та гібридних популяцій, індивідуального оцінювання за нащадками і наступним направленим перезапиленням кращих сімей за вільного цвітіння на ізольованих ділянках, в Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва УААН було створено і впроваджено у виробництво сорти-популяції: Харківський 100, Харківський 50, Харківський 101, Харківський скоростиглий.

Особливий період у селекції соняшнику відведено на пряму підвищення стійкості рослин до різного роду патогенів. Селекція на груповий імунітет – одне з важливих завдань покращення цієї олійної культури. Вона будувалась на штучно виниклих мутаціях в генофонді, які присутні в промислових сортах, дикорослих формах, а зараз – у гібридах соняшнику.

1950 року прийшов час використання міжвидових гібридів для отримання селекційно цінного матеріалу, який мав груповий імунітет. У Краснодарі – Г.В. Пустовойт, у Харкові – І.І. Марченко, В.Г. Вольф, М.С. Ситник, в Одесі – Б.К. Погорлецький взяли за створення міжвидових гібридів соняшнику з використанням віддалених однорічних і багаторічних видів.

Створення міжвидових гібридів типу культурного соняшнику, які мали імунітет до вовчка, іржі, несправжньої борошнистої роси, у поєднанні з високою продуктивністю, відкрило шлях до нових сортів-популяцій: Лідер, Конкурент, Березанський, Одеський 63, Родник, Харківський 3, Харківський 7 та інші, а найголовніше – підготувало підґрунтя для створення лінійного матеріалу, який у наш час використовується в гетерозисній селекції.

Зміни клімату, активне впровадження пізньостиглих сортів, збільшення площ посіву з порушенням чергування культур у сівозміні призвело до накопичення збудників білої та сірої гнилей, що збільшило вірогідність виникнення епіфітотій некротрофних патогенів.

Розпочався новий етап у боротьбі за існування соняшнику. В 1984 році були створені в Одесі, Харкові, Краснодарі і Бельцах нау-

кові лабораторії з вивчення гнилей. Завданням цих лабораторій була також оцінка селекційного матеріалу соняшнику на стійкість до сірої і білої гнилей. Одним з важливих напрямів у боротьбі проти гнилей була селекція на скоростиглість і особливий тип архітекτονіки рослин. За порівняно короткий період селекціонерами були створені спочатку сорти-популяції: Кавказець, Саратовський скоростиглий, Родник, а потім гібриди першого покоління (F₁): Одеський 149, Харківський 49, Світоч, Донський 22 та інші, які мали захист проти патогенів сірої і білої гнилей.

Особливе місце в історії становлення науково обгрунтованої селекції відведено вивченню явища гетерозису і використанню цитоплазматичної чоловічої стерильності. До створення промислових гібридів соняшнику був період планомірного вивчення гібридних комбінацій, які отримували завдяки вільному запиленню на основі вибіркового запліднення.

Використанню гетерозису у соняшнику, як резерву підвищення врожайності цієї культури, приділяв значну увагу академік В.С. Пустовойт, але його рекомендації з отримання міжсорткових гібридів не знайшли широкого розповсюдження. Навіть сортолінійні гібриди, створені в Селекційно-генетичному інституті (м. Одеса) В.В. Бурловим (Одеський 91, Одеський 96) недовго трималися в промисловому виробництві.

Суттєві зміни в наукових селекційних програмах сталися в результаті використання ЦЧС, відкритої П. Леклерком у 1969 році та активного залучення лінійного матеріалу, стійкого до небезпечних хвороб соняшнику.

За період з 1985 по 1995 рр. Державна комісія по сортовивченню і охороні сортів рослин України внесла в Реєстр значну кількість гібридів вітчизняної та закордонної селекції. На 2009 рік в Реєстрі сортів рослин України налічується 271 гібрид. Кожен рік Реєстр поповнюється новими гібридами, потенціал урожайності яких складає від 4,2 до 5,0 т/га. Це відомі гібриди: Ясон, Оскіл, Дарій, Зорепад, Капрал, Квін, Босець, Кий, Максимус, Етюд, Еней та інші харківської селекції; Згода, Злива, Одеський 122, Одол, Сонячний одеської селекції; Запорізький 28, Запорізький 32, Рябота, Надійний запорізької селекції; Титанік, Імператор, Президент, Гена та ін. селекції ШІОК (Нові Сад) та багато інших.

Селекціонерами Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва УААН, Селекційно-генетичного інституту УААН, Інституту олійних культур УААН були започатковані нові напрями селекції, які пов'язані з поліпшенням жирокислотного складу олії, а також зі стійкістю гібридів до гербіцидів імадозолової групи.

Сучасні напрями селекції соняшнику будуть розглянуті нами в наступних розділах.

11.4. Походження роду *Helianthus L.*, його класифікація та ботанічна характеристика

Все різноманіття дикорослих видів роду *Helianthus L.* зосереджено у Новому світі. Центром походження видів роду *Helianthus L.* є Північна та Південна Америка. За ареалом однорічні види перевершують багаторічні, а за кількістю видів набагато більше багаторічних. Між північноамериканськими та південноамериканськими дикорослими видами існує генетична ізоляція. Між собою як ті, так і інші – самосумісні.

Північноамериканські дикорослі види соняшнику завжди трав'янисті і в більшості (85 %) багаторічні. Особливою їх ознакою є відсутність центрального кошика, сильне галуження (гілки 1-4-го порядків). Нижні гілки довші за верхні. Стебло дуже шорстке, густо опушене жорсткими волосками, що сидять на невеликих виступах, плямисте від наявності антоціану. Існують форми без антоціану, яскраво-зелені, але зубчики трубчастих квіток, а часто і черешки листків, антоціанові. Кількість суцвіть, що зацвітають одночасно, може сягати 200 (*H. nuttallii T. d G.*), кількість листків – від 160 до 1057 (*H. microcephalus T.&G.*), висота рослин – від 100 см (*H. petiolaris Nutt.*) до 260-300 см (*H. salicifolius Pigr.*), кількість трубчастих квіток у суцвітті коливається від 72 (*H. tuberosus L.*) до 797 (*H. bolanderi A. Gray*), на одне суцвіття зав'язується від 1-3 сім'янок (*H. salicifolius Dictr.*) до 520 (*H. annuus var. lenticularis, Dougl. Skll.*), діаметр кошика – від 1,3 до 6,7 см (*H. annuus var. Lenticularis*).

Південноамериканські дикорослі види *Helianthus L.* – високогірні рослини 4 м заввишки, відрізняються дуже щільним опушенням верхньої частини стебла та черешків листків. Листки дуже великі. Листки обгортки кошика – трирядні.

У однорічних дикорослих видів з диплоїдним набором хромосом ($2n=2x=34$) коріння звичайно стрижневе, як і у культурного соняшнику. Багаторічні диплоїдні види, яких найбільше, мають кореневу систему у вигляді кореневищ з ризомами, що зумовлює їх багаторічність. У тетраплоїдних видів ($2n=4x=68$) коренева система з невеликою кількістю дрібних бульб – середне між ризомами та бульбами. Коріння гексаплоїдних видів ($2n=6x=102$) з потовщеними столонами, на яких утворюється багато справжніх бульб, під час висмикування рослини бульби залишаються в ґрунті.

За ботанічним складом рід *Helianthus L.* родини *Asteraceae L.* підтриби *Helianthinae* нараховує від 10 видів за систематикою О.В. Анащенко (1979) до 256 видів за систематикою Ф.А. Сациперова (1913). На сьогодні у світовій практиці найбільш поширеною є класифікація роду *Helianthus L.* за Шилінгом та Хейзером. Відповідно до неї рід *Helianthus L.* містить 49 видів, з яких 12 однорічні та 37 – багаторічні, об'єднані у три великі секції (групи).

1. *Annui* – багаторічні та однорічні види, які мають стрижневе коріння та диплоїдний набір хромосом.

2. *Ciliares* – багаторічні види заходу Північної Америки з диплоїдним, тетраплоїдним і гексаплоїдним набором хромосом.

3. *Atrorubentes* – багаторічні види сходу та центру Північної Америки з диплоїдним, тетраплоїдним і гексаплоїдним набором хромосом.

У систему Хейзера увійшли також природні міжвидові гібриди, такі як *H. laetiflorus Pers.* (*H. tuberosus L.* x *H. rigidus (Cass.) D.C.*) та *H. multiflorus (H. decapetalus L. x H. annuus L.)*.

Увесь культурний соняшник за класифікацією О.В. Анащенко (1987) належить до виду *Helianthus annuus L.* та підвиду *annuus*. У межах підвиду проведено такий розподіл на різновиди і форми.

Різновид *annuus* – проміжні форми між дикорослим та олійним соняшником. Характерне сильне (7-9 балів) галуження домінантного типу:

- форма *annuus*;
- форма *ornamentalis (Wensl.) Anaschcz.* – декоративний соняшник

(у тому числі й селекційні сорти).

Різновид *australis Anaschcz.* – рослини пізньостиглі, високорослі з великими листками, головним чином кормового та силосного напрямку. Кількість листків велика (до 40 штук):

- форма *australis*;
- форма *intermedius* – рослини в основному гібридного походження між формами *australis* та *annuus* або формою *primigenius*.

За габітусом проміжного типу – з великими відхиленнями до типової форми *australis*.

Різновид *armeniacus (Wensl.) Anaschcz.* – рослини міцні, добре розвинені, культурного типу. Характерними особливостями є крупний листок, що поникає за умов низької вологості повітря, сім'янки великі, видовжені (до 25-28 мм) з співвідношенням ширини до довжини як 1:3:

- форма *armeniacus*;
- форма *hibridis Anaschcz.* – гібридні рослини між формами *armeniacus* та *primigenius* або *pustovojtii*.

Зберігається габітус культурної рослини (іноді з слабким верхнім галуженням). Листки великі, сім'янки зі співвідношенням ширини до довжини як 1:2.

Різновид *pustovojtii Anaschcz.* – олійний соняшник:

- форма *ruralis Anaschcz.* – слабокультурні вихідні форми культурного соняшнику. За габітусом рослини розгалужені (переважно верхній тип галуження), але значно менше, ніж у форми *annuus*. Популяції не вирівняні за морфологічними ознаками. Сім'янки невеликі, здебільшого смугасті або різнокольорові, не осипаються;

- форма *primigenius Anaschcz.* – культурний олійний соняшник, переважно однокошикового типу. До цієї форми віднесено місцеві сорти народної селекції, перші селекційні сорти СРСР, майже усі сорти закордонної селекції;

- форма *pustovojtii* – висококультурні сорти (вміст олії в ядрах сім'янок більше 58%, лущиння – менше 28%).

В.Ф. Венцлавович (1962) розподілила однорічний соняшник за забарвленням і наявністю панцирного шару клітин сім'янок на 10 типів. Найголовніші з них наведені в таблиці 6.

Таблиця 6 – Типи сім'янок культурного соняшнику

Номер типу	Назва типу	Забарвлення сім'янок (фон)	Наявність і забарвлення смужок	Панцирність
I	білий	біле	без смужок	безпанцирні
II	сіро-сріблястий	сіро-сріблясте	те саме	панцирні
VI	біло-смугастий	сіре	біле	безпанцирні
VII	сіро-смугастий	темно-сіре	свинцеве (грифельне)	панцирні
VIII	сіро-смугастий	сіре	сріблясте	панцирні
IX	чорно-вугільний	чорне	без смужок	панцирні і безпанцирні
X	чорно-фіолетовий	чорне	те саме	те саме

Насіння найбільш поширених сортів-популяцій належить до VII типу.

H. annuus L. – соняшник культурний олійний ($2n=2x=34$) – однорічна рослина від 0,4 до 3 і більше метрів заввишки з сильно розвинутим стрижневим коренем. Стебло у висококультурних форм нерозгалужене з кінцевим великим кошиком до 40 см у діаметрі.

11.5. Морфологічна характеристика культурного соняшнику

Коренева система. Основа кореневої системи – стрижневий головний корінь, який розвивається з первинного зародкового коріння (гіпокотилія) і проникає вертикально в ґрунт на глибину 2-3 м. Від стрижневого відходять досить міцні і сильно розгалужені бічні корінці, які утворюють 2-3 яруси. Перший ярус розміщується близько від поверхні ґрунту (нижче кореневої шийки), спочатку горизонтально, а на відстані 10-40 см від головного кореня заглиблюється і йде майже паралельно йому на глибину до 50-70 см.

Другий ярус бічних, дуже розгалужених коренів відходить від стрижневого кореня на відстані 30-50 см від поверхні ґрунту. Вони заглиблюються у ґрунт під кутом і утворюють міцне сплетіння великої кількості дрібних корінців на глибині 90-100 см і більше.

Крім стрижневого кореня і його розгалужень соняшник утворює стеблові корінці, які відростають від підсім'ядольного коліна у вологому шарі ґрунту. Вони ростуть спочатку горизонтально і під не-

ликим кутом до вертикальної осі рослини, а на відстані 15-40 см заглиблюються та сильно розгалужуються. В суху погоду вони відми-рають, а після навіть невеликих дощів знову відростають.

Ріст коренів у глибину і в ширину йде нерівномірно. Пророс-тання сім'янки починається з інтенсивного росту первинного корін-ня і у фазі розкриття сім'ядольних листків головний корінь вже у 1,5-2,5 рази перевищує довжину гіпокотила та має 10-12 бічних кор-інців. У період від 12-14 листків до формування кошика приріст головного кореня за 5 діб сягає 44 см; від фази формування кошика до цвітіння – 48 см, коли значно зростає потреба рослин у воді і поживних речовинах.

У період цвітіння ріст коріння уповільнюється. У фазі дозрівання насіння головний корінь і кінці його розгалужень починають відми-рати. Коренева система соняшнику дуже "мобільна" і добре присто-сована до використання вологи та поживних речовин з глибоких шарів ґрунту (150-250 см). На будь-яке поліпшення агротехніки, зокре-ма внесення добрив, розпушення міжрядь, зрошення тощо, він реагує збільшенням бічних коренів.

Стебло. Культурні форми соняшнику мають пряме, дерев'янисте, нерозгалужене, зелене, кругле або ребристе стебло, вкрите жорсткими волосками. Висота стебла є сортовою ознакою, здебільшого 1,2-1,5 м, хоча може коливатись від 0,4 до 3,0 м і більше (у сортів силос-ного типу). Середина його виповнена губчастою тканиною. Товщина стебла біля поверхні ґрунту найбільша (від 1,0 до 7,0 см залежно від сортових особливостей) і поступово зменшується вгору (у 2 та біль-ше разів порівняно з основою).

Росте стебло нерівномірно. За перші 15-23 діб до утворення 2-3 пар справжніх листків середня висота рослин становить 10-12 см. У цей час рослини інтенсивно формують кореневу систему, а добовий приріст стебла не перевищує 0,5-0,7 см. До формування кошиків (35-55 діб від появи сходів) рослини досягають приблизно 40-50% своєї максимальної висоти. Добовий приріст становить 1-1,5 см. Найбільш інтенсивно росте стебло від початку формування кошиків до цвітін-ня, а це складає 15-25 діб. Стебло щодоби збільшується на 4-5 см і наприкінці цвітіння досягає 95-98% своєї висоти. Щодо накопичення сухої речовини стебло у цей час займає перше місце.

У молодих рослин дуже чітко виражена геліотропічна реакція, тобто верхівка стебла, з фази "зірочки" і до появи перших язичкових квіток у кошика, повертається впродовж доби за сонцем. Ця реакція зберігається і в похмурі дні. З початком цвітіння геліотропічна реакція зникає, але майже усі квітучі рослини орієнтовані на схід.

У більшості сортів під час досягання верхня частина стебла ра-зом з кошиком нахилиється, проте в міру висихання насіння стебло частково розпрямляється.

Листки у соняшнику прості, черешкові без прилистків. Нижні 2-3 пари листків розташовані супротивно, решта – почергово. У межах одного сорту зустрічаються листки різні за характером поверхні листової пластинки, конструкцією і навіть формою.

Пластинки листків цілокраї у нижніх та із зубчастими або пильчастими краями у решти листків. Жилкування листка перисто-петлеподібне з трьома головними жилками.

Черешки більшості листків за довжиною приблизно дорівнюють довжині листової пластинки. Усі листки вкриті короткими жорсткими волосками.

Перша пара листків утворюється на 2-4 добу після виходу сім'ядолей на поверхню, наступні – через кожні 2-3 доби. Ріст листових пластинок триває до початку досягання сім'янок, коли листовою поверхнею набуває максимуму. У посушливі роки темпи утворення листків зростають.

Фізіологічне значення листків різних ярусів щодо постачання проростаючого насіння асимілятами неоднакове. Провідну роль в інтенсивності наливу відіграють листки середнього і верхнього ярусів. Нижні листки швидко "старіють", а верхні частково споживають поживні речовини, що надходять з середніх листків. За даними В.К. Морозова (1959), відповідно до наростання площі листової поверхні відбувається нагромадження сухої речовини рослинами; воно поступово збільшується і набуває максимуму, коли утворюються кошики та під час цвітіння.

Суцвіття соняшнику – багатоквітковий кошик у вигляді плескато-го, випуклого або ввігнутого диска з обгорткою із декількох рядів змінених верхівкових листочків. Діаметр кошика від 10 до 20 см у олійних сортів і до 40 см та більше – у лузальних. Ріст кошика триває до фізіологічної стиглості рослини.

Суцвіття починає формуватися, коли рослини утворюють 5-6 (середньоранні) – 7-8 (середньопізні) пар листків. Кількість квіток, що закладається в суцвіттях у цей час, варіює у широких межах і залежить, значною мірою, від агроекологічних умов вже у перші 2-3 тижні після з'явлення сходів. За сприятливих умов закладається 1500-3000 квіток.

На спільному плоскому квітколожі, вкритому зубчастими приквітками, які під час досягання стають колючими, формуються квітки двох типів: крайові – язичкові та серединні – трубчасті.

Язичкові квітки безстатеві, рідко маточкові неплідні, з малим або досить великим (до 10 см завдовжки) різнозбарвленим, на верхівці тризубчастим віночком, який являє собою одну велику пелюстку.

Трубчасті квіти двостатеві з приквітками, які утворюють пухкість кошика і утримують сім'янки в їх гніздах. Чашечка складається з двох сильно редукованих чашелистиків у вигляді двох ріжків, віночок актиноморфний, зрослопелюстковий, п'ятизубчастий, як правило

має кільцеподібне здуття, всередині якого розміщені нектарники. Квітки запилюються за допомогою бджіл та інших комах, рідше вітром. Тичинок 5 зрослих у трубочку; зав'язь нижня одногніздна; стовпчик 1, на верхівці 2-роздільний. Тип розвитку статевих органів протерандричний, пиляки досягають раніше за приймочку, це унеможлиблює самозапилення квіток.

Пилок відносно великий (35-37 мкм у діаметрі), округлої форми з шипиками, жовтого або оранжевого кольору. За зволоження пилкові зерна швидко набухають. Стерильний пилок різко відрізняється від фертильного: він значно менший за розміром (23-27 мкм), у деяких стерильних форм пилок має кутасту форму, у інших – немає шипиків.

Кошик цвіте 7-10 діб. У суцвітті спочатку розпускаються язичкові квітки, це відбувається рано вранці. Наступного дня починають цвісти трубчасті квітки першого периферійного ряду, потім щодня зацвітають від периферії до центру квітки двох-трьох рядів. Розвиток однієї фертильної квітки від розкриття бутона до втягування приймочки після запліднення триває 28-36, а стерильної – 10-16 годин, проходячи за цей час кілька послідовних етапів (табл. 7).

Таблиця 7 – Динаміка розвитку квіток соняшнику

Фаза розвитку квітки	Доба і години цвітіння																		
	перша									друга						третя			
	4	6	8	10	12	14	16	18	20	24	4	8	12	16	20	24	4	8	12
1	—	—	—																
2		—	—	—	—														
3					—	—	—										
4						—	—	—									
5						—	—	—	—								
6						—	—			—	—						
7										—	—			—	—

— - фертильна квітка

..... - стерильна квітка

Приймочки зберігають здатність до запліднення до 10 діб. За умови зберігання зерен пилку у вологій камері вони проростають на приймочках і запліднюють насінний зачаток навіть на 15 добу.

З наведеного опису послідовності цвітіння видно, що чоловічі та жіночі статеві органи однієї квітки соняшнику визрівають неодноразово. Жіночі органи визрівають, як правило, до прийняття пилку на другу добу після того, як пиляки тієї самої квітки вже розкрились і з них висипались пилкові зерна. Тому приймочка, зазвичай, не може бути запліднена пилом цієї квітки. Як правило, квітка соняшнику запліднюється пилом інших квіток тієї ж або інших рослин.

Важливою особливістю будови квітки соняшнику є наявність спеціальних органів – нектарників, які виділяють нектар. Виділення нектару залежить здебільшого від погодних умов: максимальне виділення його під час цвітіння буває за температури повітря 20-25°C та оптимальної вологості ґрунту.

Плід соняшнику – сім'янка зі шкірястим оплоднем (лушпиння), який не зростається з насінною. Ядро сім'янки займає від 70 до 90% внутрішньої порожнини сформованого оплодня і складається з двох сім'ядолей із запасом живильних речовин та зародка.

Співвідношення ядра та лушпиння (за масою) має велике господарське значення – за однакового вмісту олії в ядрі більший її вихід дають тонколушпинні форми. До реєстрування допускають сорти та гібриди, які мають лушпинність до 22%.

Лушпиння складається з трьох основних шарів клітин: поверхнього – епідермісу, середнього – гіподермальної паренхіми або пробкової тканини і внутрішнього – склеренхіми. У більшості сім'янок між гіподермою та склеренхімою розташований панцирний (фітомелановий) шар темнозабарвленої тканини від 10 до 42 мкм завтовшки. Клітини цього шару містять до 70% вуглецю і досить міцні, не пошкоджуються личинками соняшникової молі.

У тонколушпинних сортах спостерігається зменшення, а іноді втрата гіподермального шару. Це зумовлює переривчастість, а іноді і втрату панцирності. Таке явище відбувається тоді, коли рослини соняшнику ростуть у надміру посушливих умовах.

За формою сім'янки бувають двох основних типів: олійні, з щільно вповненим ядром та лузальні – ядро заповнює близько 2/3 сім'янки і становить приблизно 50% її маси. Проміжне місце між основними типами займає межеумок.

11.6. Органогенез соняшнику

Органогенез або процес формування органів рослин соняшнику проходить як і в інших покритонасінних рослин дванадцять послідовних етапів (табл. 8).

Найважливішими етапами є VI і VII, коли формуються пилки і приймочки, відбувається запилення квіток. Неприятливі умови в цей час, зокрема похмура, прохолодна погода, недостатнє водопостачання ведуть до утворення значної кількості стерильного пилку, що збільшує пустозерність. За даними П. Іконнікова (1967), від запилення соняшнику пилком рослин, які перенесли посуху, зав'язали насіння лише 24,6% квіток, тоді як пилком рослин, що розвивалися за нормальних умов, забезпечив зав'язування 76,2% квіток.

Таблиця 8 – Органогенез соняшнику (за Куперман Ф.М. і Подольним В.В., 1963)

Номер етапу	Характеристика етапу	Зовнішні ознаки
I	Конус наростання ще не диференційований, слабо помітний, має плоску форму	Проростання, поява сім'ядолей
II	Утворюються зачатки всіх листків і стебла. У одностеблових форм редуують пазушні бруньки. Конус наростання збільшується, набуває напівкулеподібної форми	Поява 1-2-ї пари листків
III	Утворюється майбутнє квітколоже	Підсилений ріст нижніх листків, які мають найдовші черешки
IV	Закладаються квіткові горбики	Поява 5-8 листків
V	Формуються покривні і генеративні органи квіток. Квітковий горбик поділяється на нижню частину, з якої утворюється зав'язь, і верхню майбутню оцвітину. У цей час зачатковий кошик (суцвіття) має вигляд фасетки. Наприкінці періоду квітки майже повністю сформовані	Листки нижнього ярусу (з 4-го по 11-13-й) набувають максимальної величини
VI	У пиляках формується пилок, у зав'язі – зародковий мішечок	19-20-й листки мають найбільші розміри
VII	Підсилений ріст язичкових і трубчастих квіток. Разом з оплоднем ростуть тичинкові нитки і приймочка, пиляки жовтіють	Язичкові квітки набувають жовтого забарвлення
VIII	Ріст частин віночка, що зрослися, язичкові квітки подовжуються, обгортка кошика розгортається, з віночка виходять пиляки	Розгортання язичкових квіток, вихід пилку
IX	Цвітіння і запліднення	Інтенсивне цвітіння
X	Формується сім'янка	Лузга сім'янок біла і м'яка
XI	Відкладання запасних речовин. Сім'ядолі вже сформовані, але відрізняються від стиглого насіння за конституцією і невеликим вмістом олії	Молочна стиглість насіння, яке набуває властивого для сорту кольору
XII	Перехід нагромаджених речовин у запасні, збільшується вміст олії. Закінчується повною стиглістю насіння	Кошик жовтіє

11.7. Стадії розвитку рослин соняшнику (за методикою Уров)

Стадії розвитку рослин соняшнику наведені на рисунку 9.

ПРОРОСТАННЯ - ПОЯВА СХОДІВ (А)

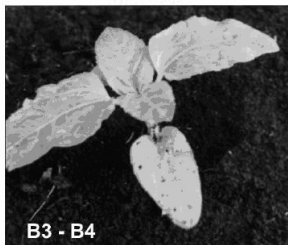
РІСТ (В)



A1
Поява
гіпокотилія

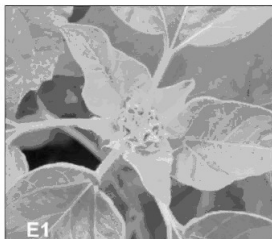


A2
Поява сім'ядолей та перших справжніх
листочків

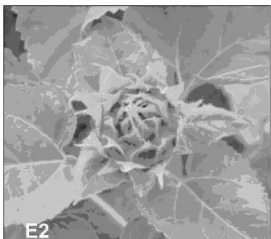


B3 - B4
Поява другої пари справжніх
супротивних листків, довжиною
близько 4 см

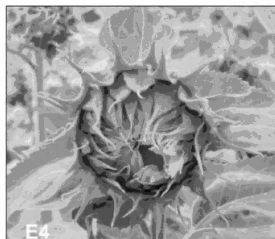
РОЗКРИТТЯ БУТОНА (Е)



E1
Квіткова брунька у стадії "зірочки"



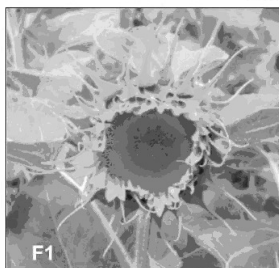
E2
Брунька чітко виражена, оцвітину
явно вирізняється, діаметр її
збільшується
від 0,2 до 2 см



E4
Брунька повністю відокремлюється
від листків, діаметр її збільшується
від 5 до 8 см, залишається
горизонтальною. Одна частина
оцвітини розгорнута

ЦВІТІННЯ (F)

ДОСТИГАННЯ (M)



F1
Квіткова брунька нахиляється;
язичкові квітки виходять за межі
диска



F3.2
Три зовнішні рядки трубчастих
квіток з розгорнутими пиляками та
приймочками



M0
Язичкові квітки відпадають.
З тильного боку кошик має
зелене забарвлення

Рис. 9. Стадії розвитку рослин соняшнику

Формування і наливання насіння. Формування насіння починається відразу ж після запліднення і триває 35-38 діб, залежно від умов зволоження і температури повітря в цей період. У посушливі роки період формування насіння прискорюється, проте насіння нагрома-

джує менше сухої речовини. У перші дні після запліднення відбувається інтенсивний ріст сім'янок і формування їх оболонки – лушпиння. Пізніше, на 8-12-у добу, починає збільшуватись ядро, воно нагромаджує суху речовину впродовж трьох тижнів, поки його вологість не набуде критичного стану (близько 40 %). За цей час насіння нагромаджує від 70 до 80 % загальної кількості сухої речовини.

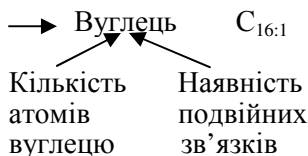
11.8. Хімічний склад сім'янок

Хімічний склад сім'янок соняшнику і окремих їх елементів значною мірою залежить від сортових особливостей, ґрунтово-кліматичних та агротехнічних заходів вирощування культури. До складу ядра сім'янки входять жири, білки, вуглеводи, фітін, дубильні речовини, стеарини, фосфоліпіди, каротиноїди, органічні кислоти.

Жири. Сучасні високоолійні гібриди соняшнику за сприятливих умов вирощування накопичують в сім'янці жиру до 65-68% в ядрі та 48-56 – у сім'янці (в перерахунку на абсолютно суху речовину).

Соняшникова олія – вторинна органічна речовина, яка утворюється в рослині з вуглеводів (цукрів) і являє собою суміш гліцеридів жирних кислот, основним структурним компонентом яких є залишок гліцерину та жирні кислоти – одноосновні карбонові кислоти аліфатичного ряду, переважно з парним числом атомів вуглецю (C_{14} - C_{24}): ненасичених з 1-3 подвійними зв'язками – лінолевої ($C_{18:2}$), олеїнової ($C_{18:1}$), пальмітолеїнової ($C_{16:1}$), ліноленої ($C_{18:3}$) та насичених без подвійних зв'язків – пальмітинової ($C_{16:0}$), стеаринової ($C_{18:0}$).

Для позначення структури жирних кислот загальноприйняте кодування:



Порівняння жирнокислотного складу найбільш поширених рослинних олій наведено в табл. 9.

Таблиця 9 – Жирнокислотний склад найбільш поширених рослинних олій, %

Олія	Ненасичені кислоти					Насичені кислоти		
	лінолева	олеїнова	пальмітолеїнова	ліноленова	ерукова	пальмітинова	стеаринова	міритинова
Соняшникова	52-64	32-36	0-1,4	0,2-1	-	5-6	4-8	-
Ріпакова	11-15	32-39	-	1-3	44-55	1	-	-
Соева	50-57	16-28	-	5-14	-	10-16	4-8	-
Льонова	16-36	6-18	-	36-50	-	6-7	3	-
Оливкова	2-24	53-80	1-4	1-2	-	8-21	1-6	-
Арахісова	14-41	35-66	0-0,3	0-0,3	-	8-13	1-4	-
Пальмова	2-20	36-68	0-2,5	0-1	-	22-46	0,5-5	0-15
Какао	2-5	31-37	-	-	-	24-30	32-37	-

Основними жирними ненасиченими кислотами в олії соняшнику є олеїнова та лінолева, на долю яких припадає 87-92% від сумарного вмісту кислот. Співвідношення лінолевої та олеїнової кислот змінюється в широких межах залежно від сортових особливостей, погодних і ґрунтових умов. З насичених завжди присутні пальмітинова та стеаринова кислоти, які складають 8-13% від суми кислот. Окрім вищезазначених кислот в олії соняшнику в невеликій кількості присутні ліноленова, пальмітолеїнова та інші кислоти.

З використанням природного різноманіття культури та шляхом хімічного мутагенезу науковцям вдалося значно розширити генетичне різноманіття соняшнику й отримати на цій основі надійний вихідний матеріал для селекції за основними компонентами жирнокислотного складу олії.

У результаті гібридизації кращих високоолеїнових ліній в Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва УААН було створено конкурентоспроможні гібриди соняшнику з олією мононенасиченого типу Еней, Ант, Дарій. За вмістом олеїнової кислоти олія цих гібридів перевищує оливкову і може розглядатися як економічно вигідне імпортозамінне джерело харчових та технічних олій. Селекціонерами інституту за участю кращих високопальмітинових ліній створено вперше в Україні гібрид соняшнику Капрал з високим вмістом пальмітинової кислоти (20-22%).

На основі олій соняшнику насиченого типу цілком можливе і створення заміників бобів какао.

В Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва УААН створено вихідний матеріал соняшнику, жирнокислотний склад олії якого містить:

- пальмітинової кислоти – у 5,2 рази більше норми;
- пальмітоолеїнової кислоти – у 29 разів більше;
- стеаринової кислоти – у 2,3 рази більше;
- олеїнової кислоти – у 4,7 рази більше;
- лінолевої кислоти – у 100 разів менше, а у окремих рослин – у 1,3 рази більше;
- ліноленової кислоти – у 8,7 рази менше.

Максимальний вміст пальмітинової кислоти сягає у окремих форм 41,2%, що на 35% вище, ніж у пальмовій олії.

Максимальний вміст олеїнової кислоти у окремих форм сягає 96,4 %, що на 10 % більше, ніж в оливковій (70-85 %) та на 20 – ніж у мигдалевій олії.

До складу жирової частини сім'янки соняшнику входить низка супутніх олій речовин (неомильна фракція) – різні за своїм хімічним складом: фітостероли, токофероли, каротиноїди, вуглеводи, віск та речовини, що визначають ароматичні і смакові якості олії, а також усі відомі жиророзчинні вітаміни та провітаміни: А, Д, Е, К.

Важливою особливістю соняшникової олії сучасних сортів є високий вміст токоферолів, серед яких вітамін Е становить 45-56 мг. На

1 г лінолевої кислоти його припадає не менш як 0,6 мг, що відповідає дієтичному рівневі поліненасичених кислот у харчуванні людини.

Фізичні властивості олії визначаються показниками, з яких найважливішими є кислотність і йодне число. *Кислотність* характеризує наявність в олії вільних кислот, від чого залежить її харчова цінність. Олія з кислотним числом більш як 2,25 мг КОН у кілограмі олії непридатна для вживання людиною і використовується лише для технічних цілей.

Йодне число характеризує здатність олії до висихання на повітрі. Чим воно більше, тим швидше висихає олія і тим міцнішою утворюється плівка. Соняшникова олія належить до напівнасичених жирів, її йодне число в середньому варіює від 100 до 130.

Через стрімке зменшення запасів природної нафти і катастрофічне забруднення навколишнього середовища продуктами згоряння актуальною стала проблема пошуку альтернативних видів палива. Одним з них є виробництво біодизельного палива шляхом екстракції з рослинних жирів.

Білок (протеїн). Соняшник здатен накопичувати у ядрі сім'янки до 21-47% загального білка. У високоолійних сортів сумарна кількість речовин (жир + білок) складає 80-85 % до маси сухого насіння. Білковий комплекс складається з псевдоглобулінів (44,9-58,1%) – водорозчинних білків, еуглобулінів (26,3-29,1%) – солерозчинних білків, глутелінів (15,6-17,6%) – лугорозчинних і, найменше, альбумінів (4-6%).

Біологічна цінність білка визначається його амінокислотним складом – умістом незамінних амінокислот (лізин, триптофан та метіонін). Усі вони за кількісним складом не поступаються білку сої і перевищують такі культури, як горох, пшениця, кукурудза і навіть мигдаль, грецький та лісовий (фундук) горіхи, кеш'ю.

До складу нежирової частини сім'янки соняшнику входять водорозчинні вітаміни групи В: тіамін (В₁), рибофлавін (В₂), а також нікотинава кислота (вітамін РР), біотин (В₃), пантотенова кислота.

Крім того, у сім'янці соняшнику знаходяться хлорогенова, лимонна, винна кислоти, у листках та квітках – солантова.

Зольні речовини. До складу сім'янки соняшнику входить велика кількість мінеральних речовин, як за їх загальним умістом (від 2,82 до 3,50 % сирової маси), так і за складом різних макро- та мікроелементів. Мінеральні речовини беруть участь у біосинтезі ліпідів, білків, вуглеводів та впливають на утворення біологічно активних речовин (входять до складу ферментів і є їх активаторами).

11.9. Особливості селекції сортів-популяцій соняшнику

Селекція сортів-популяцій на високу врожайність і скоростиглість. Академіки Л.А. Жданов і В.С. Пустовойт заклали фундамент у

селекції врожайних сортів з високим умістом олії, стійкістю до вовчка, іржі та інших небезпечних хвороб і паразитів.

Використовуючи їх величезний досвід, селекціонери Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва (Вольф В.Г., Гуменюк А.Д.), Селекційно-генетичного інституту (Погорлецький Б.К.) досягли значних успіхів у створенні сортів-популяцій.

У 1974 році по Харківській області був розповсюджений середньостиглий сорт Харківський 100 з вегетаційним періодом 105-110 діб, урожаєм насіння 2,17-2,55 т/га, збором олії 1040-1170 кг/га, вмістом олії 53-54 %.

Значний прогрес харківських селекціонерів було закладено в сорті соняшнику Харківський 50, який вирощувався з 1989 р. у Дніпропетровській, Донецькій і Харківській областях. Особливістю сорту була висока олійність насіння (до 59,5%) і скоростиглість (95-100 діб). У сорті Харківський 101, який було занесено до Реєстру сортів рослин України у 1980 р. по Луганській і Харківській областях, було також поєднано високу врожайність, скоростиглість і олійність, а також крупність насіння.

Селекція сортів-популяцій здійснювалася за схемою академіка В.С. Пустовойта, яка представлена на рис. 10.



Рис. 10. Схема селекції соняшнику академіка В. С. Пустовойта

Селекція сортів-популяцій, стійких до вовчка і несправжньої борошнистої роси. Селекційна робота щодо створення високоврожайних, стійких до основних патогенів сортів-популяцій соняшнику, повинна проводитися постійно, тому що внаслідок еволюції виникають нові вірулентні раси збудників хвороб.

Починаючи з 1982 року, в Інституті рослинництва ім. В. Я. Юр'єва УААН було розпочато реалізацію селекційної програми зі створення сортів соняшнику з груповою стійкістю до різних рас вовчка і несправжньої борошнистої роси. З метою швидкого виконання програми було залучено вихідний матеріал, отриманий за участю міжвидової гібридизації між дикими видами і культурним *Helianthus annuus*, створення якого почали з 1966 року В.Г. Вольф і М.С. Ситник.

Донорами стійкості використали гексаплоїдні і тетраплоїдні дикі види. Особливо цінними виявилися гексаплоїдні види, які відрізнялись груповим імунитетом до *Orobanche cumana* Wallr., *Plasmopara helianti* Novot., *Puccinia helianti* Szhw. Дикі види, за оригінального схемою Г. В. Пустовойт, схрещували з кращими культурними сортами соняшнику ВНДЮК 6540 пол., Передовик, Старт, Харківський 100. В результаті насичувальних і парних схрещувань з багаторазовим індивідуальним добором, перевіркою нащадків на штучному фоні, інфікованому вовчком, було виділено велике різноманіття нових форм з різним ступенем стійкості (рис. 11).

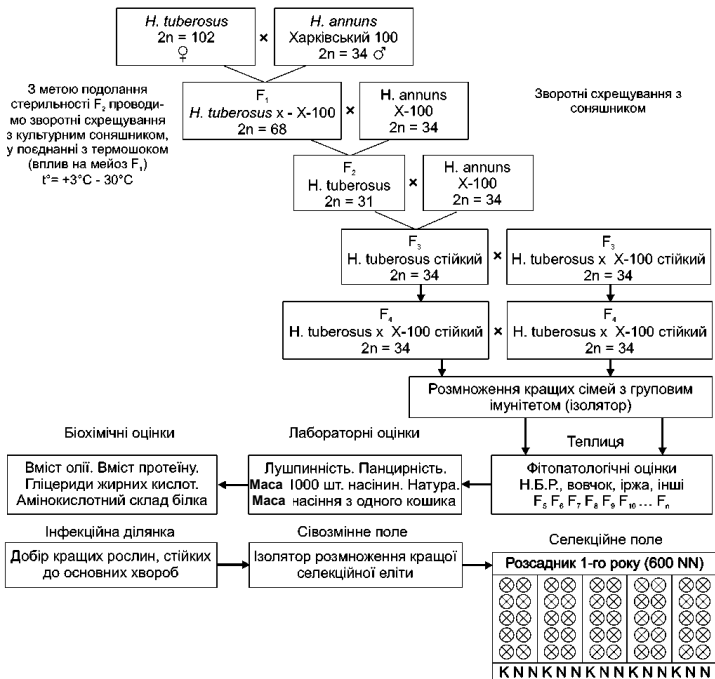


Рис. 11. Схема селекції вихідного матеріалу – міжвидові гібриди

М.С. Ситник, А.Д. Гуменюк виділили декілька середньостиглих (МВГ-75, МВГ-136, МВГ-441, МВГ-755, МВГ-772); ранньостиглих (МВГ-551, МВГ-559, МВГ-762, МВГ-10) селекційних номерів з груповою стійкістю до основних хвороб і вовчка, які забезпечили створення сортів та ліній соняшнику.

11.10. Гетерозис і його практичне використання у соняшнику

Аналіз існуючих гіпотез і методологічної проблеми гетерозисної селекції. Проблеми теорії селекції на сьогодні мають актуальність, а їх вирішення залежить від розробки методологічних питань. Це викликано, у першу чергу, вимогами до біологічних засобів виробництва, тобто сортів і гібридів сільськогосподарських культур.

Гетерозис – одне з імовірних явищ, притаманне багатоклітинним організмам, інтерес до якого проявляється сотні років. Прагнення до практичного використання його можна порівняти за часом з історією виникнення людської діяльності. Але, незважаючи на величезну зацікавленість з боку практичної селекції в необхідності теоретичного пояснення мікроеволюційних процесів у природних і експериментальних популяціях, все ж таки відсутня загальна теорія гетерозису.

Термін "гетерозис", введений Г. Шеллом, означає відхилення від адитивного ефекту батьків. Існуючі моделі (теорії) гетерозису пояснюють його природу з погляду знань, накопичених класичною генетикою на різних етапах її розвитку. Осмислювання природи гетерозису з позицій сучасного рівня знань біології щодо багатоклітинності організмів приводить до висновку про об'єктивну складність цього явища, неможливість пояснення його в термінах класичної дії і взаємодії генів.

Перше наукове пояснення гетерозису дав Ч. Дарвін, який розглядав статевий процес у рослин з погляду зміни організації принципів системних процесів на рівні макросистеми. Гетерозис він відносив до комплементарного прояву епігенетичних систем батьків у гібридах першого покоління.

В основу всіх моделей закладені дві концептуальні передумови. Перша полягає в постулюванні можливості пояснення природи гетерозису на основі закономірностей класичної дії і взаємодії генів. Друга – у тому, що акцентується увага на фактах щодо механізмів функціональної реалізації різноякісності і фізіологічній диференційованості батьківських форм.

Теорія генного балансу, теорія генетичного гомеостазу, теорія з погляду фізіологічних, біофізичних, біохімічних і молекулярно-генетичних процесів повно представлені в роботах відомих вчених: К.Мазера, М.Lernera, Ц.М. Шерешевської, В.Г. Шахбазова, П.П. Літуна, М.П. Дубініна. В останній період широку популярність набула гіпотеза збалансованого метаболізму. Ця гіпотеза орієнтує на вивчення ферментних систем у батьківських форм і прогнозування на цій основі гетерозисних комбінацій. Одним із варіантів була гіпотеза доукомплектування ферментів Ф.Ф. Мацкова. В основу молекулярно-генетичних гіпотез гетерозису покладені експериментальні факти міжжалельної комплементатії, що виявляється на рівні ізоферментів і біосинтезу інших речовин. В останнє десятиліття з'явилася можливість вивчення мінливості вихідного матеріалу і оцінювання генетичної близькості за допомогою генетичних маркерів (RFLP, AFLP, SSR).

Методи вивчення генетичної цінності батьківських форм і прогнозування гетерозисних комбінацій. Оцінка генетичної і селекційної цінності батьківських форм соняшнику має принципове значення для практичної селекції. При цьому результат залежить від вихідної теоретичної моделі гетерозису, на підвалинах якої розроблені конкретні методи оцінювання. Для практичної селекції важлива оптимальність оцінювання селекційної значимості вихідної форми і ефективність вибору гетерозисної комбінації.

Найбільш детальну розробку отримали методи оцінювання, які базуються на постулатах моделі полігенного контролю кількісних ознак. В їх основу покладено уявлення щодо можливості експериментального оцінювання двох компонентів генетичної цінності і загальної (ЗКЗ), і специфічної (СКЗ) комбінаційної здатності.

Розподіл поняття комбінаційної здатності на загальну і специфічну запропонували Г.Спрег та Л.Тетум. Вони розробили математичну модель оцінювання комбінаційної здатності. Удосконалення прийомів математичної моделі провів Б.Гріфінг.

Завдання оцінювання ліній на ЗКЗ складається з виявлення таких ліній, у яких під час схрещування спостерігається виділення переважних гібридних комбінацій над батьківськими формами і кращими гібридами. Оцінка на СКЗ проводиться з метою виділення конкретних пар ліній соняшнику, які забезпечують прояв гетерозису. Загальну комбінаційну здатність можна оцінити в різних системах схрещування: вільного запилення, полікросу, топкросу, діалельного схрещування. Специфічна здатність оцінюється лише в топкросних і діалельних схрещуваннях. Причому в топкрос для цих цілей застосовуються як тестери інбредні лінії соняшнику або прості гібриди з широкою генетичною основою.

За даними Л.В. Бондаренка, використання методу вільного запилення соняшнику давало кращі результати, ніж полікрос, і дозволило бракувати більше 40% досліджуваних ліній, які мали низьку ЗКЗ.

Вперше у 1932 році діалельні схрещування ліній соняшнику були проведені на Саратовській дослідній станції, у 1935 році – на Армавірському опорному пункті. Вивчення цього методу показало придатність його для селекційного оцінювання ліній соняшнику і виявлення високогетерозисних комбінацій.

Гетерозисна селекція соняшнику на якість продукції шляхом поліпшення складу жирних кислот. Молекулярна біологія, завдяки удосконаленню біохімічних лабораторій, зробила можливим вивчення процесів метаболізму – однієї з фундаментальних властивостей живих істот як відкритих систем.

У селекції соняшнику цікавими є знання щодо організації біогенезу сполук, які зумовлюють якість продукції. При цьому увага акцентується на інформації про місце і час біосинтезу вихідних продуктів у рослині, довжині окремих етапів, транспортуванні у місця біосинтезу запасних речовин у насіння, генетичній організації вторинного синтезу, а в цілому – на узгодженості всіх етапів і можливостях їх контролю.

Водночас біосинтез усього комплексу біохімічних компонентів, які беруть участь у синтезі жирних кислот на організмовому рівні, вивчено недостатньо. Можна з упевненістю засвідчити наступне:

- біосинтез пальмітинової кислоти (16:0) являє собою багатоступінчастий процес на базі вихідних сполук ацетил – КоА, який каталізується багатоферментним комплексом, детермінованим блоком структурних генів і здійснюється в пластидах клітини у рослин соняшнику;

- біосинтез стеаринової кислоти (18:0), як процесу перетворення 16:0 у 18:0, завдяки дії багатоферментного комплексу лігаз, що здійснює подовження вуглеводного ланцюга;

- біосинтез олеїнової кислоти, як процесу перетворення насиченої кислоти 18:0 у ненасичену багатоферментним комплексом десатураз $\Delta 9$;

- біосинтезу лінолевої кислоти, як перетворення мононасиченої кислоти 18:1 у поліненасичену 18:2 багатоферментним комплексом десатураз $\Delta 12$;

- біосинтезу ліноленової кислоти як перетворення полінасиченої 18:2 у 18:3 багатоферментним комплексом десатураз $\Delta 15$.

Сьогодні вже відомо, що завдяки використанню мутагенів отримані форми соняшнику з умістом олеїнової кислоти 88-93 %, пальмітинової – 20-32, стеаринової – 8-12, лінолевої – 60-75 %. Вперше в Україні зареєстровані гібриди соняшнику з високим умістом олеїнової кислоти: Слав'янин, Дарій, Еней, Квін, Богун, Одол, і перший у світі пальмітиновий гібрид Капрал. Проводиться селекційна робота і випробування ліній та гібридів стеаринового, а також проміжних типів. Створення ліній і гібридів проводиться за схемою, яка представлена на рис. 12.

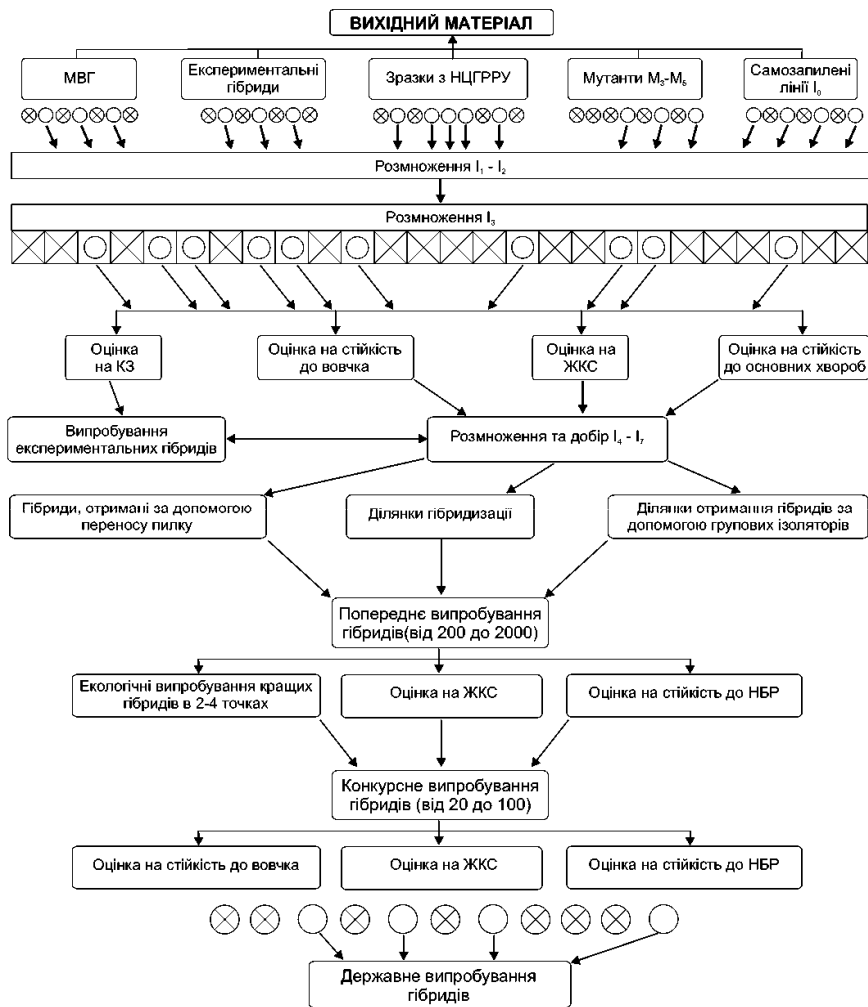


Рис. 12. Схема створення ліній та гібридів зі змінним складом жирних кислот (Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ)

11.11. Інбридинг в селекції соняшнику

Методи створення самоzapилених (інбредних) ліній соняшнику. У соняшнику інбредні лінії отримують внаслідок примусового самоzapилення окремих рослин сортів-популяцій, гібридів першого покоління, мутантів, синтетичних популяцій, міжвидових гібридів тощо.

У період на початку цвітіння селекціонери надівають на кращі корзинки пергаментні або тканинні ізолятори.

Після дозрівання насіння з кожної рослини збирають окремо. Як правило, з одного кошика можна отримати від 10 до 500 насінин залежно від вихідного матеріалу. Після досушування в сушарках за температур від 32 до 54°C насіння пакують.

Насіння з рослини першого самозапилення (I_0) висівають в окремі рядки або на окремих ділянках. Самозапилення повторюють вибірково, залежно від завдань, які стоять перед селекціонером.

Рослини I_1 відрізняються одна від одної тому, що відбувається розщеплення морфологічних і кількісних ознак батьків, які мають більшу гетерозиготність.

У подальшому насіння соняшнику висівають індивідуально за потомствами. В I_2 помітна диференціація на окремі групи схожих рослин. В окремих потомствах виявляються слаборозвинуті рослини, які більш сприйнятливі до основних хвороб. Помітна різниця за висотою. Виявляються рослини з різним забарвленням язичкових квіток з їх різною щільністю, розміром тощо. Окремі рослини не здатні продукувати пилок, особливо з F_1 , які створені з участю цитоплазматично-стерильних форм.

В I_2 виявляються рослини соняшнику з різним типом галузження стебла, типом кошика, забарвленням листя. Всі рослини з ознаками депресії вибраковуються. З кращих нащадків добирають кращі рослини, які самозапилюють. Отримане насіння висівають індивідуально на окремих рядках (ділянках).

В I_3 ще помітна диференціація, але є можливість відібрати однотипні рослини. В цьому поколінні інбридингу селекціонер має можливість відібрати велику колекцію ліній, які різняться окремими ознаками. Окремі лінії в I_3 мають стан стабілізації ознак, особливо з тих гібридних комбінацій, які мають однотипних батьків. Велика кількість інбридинг-поколінь бракується через сильну депресію. Чим більш гетерогенний вихідний матеріал, тим більше можна отримати різноманітних ліній. Потомства I_3 починають всебічно вивчати на комбінаційну здатність і стійкість до небезпечних хвороб та паразитів.

У подальших поколіннях проводять постійний добір кращих рослин шляхом самозапилювання. Після 6-9 поколінь самозапилення і доборів лінії стають гомозиготними, вони відрізняються від вихідного матеріалу практично за всіма ознаками.

Оцінювання інбредних ліній на комбінаційну здатність. Новостворені лінії соняшнику в першу чергу необхідно перевірити на комбінаційну здатність. Визначити кращі лінії щодо загальної і специфічної комбінаційної здатності з урахуванням інших якісних гос-

подарсько-корисних ознак. Теоретично кожна лінія соняшника в схрещуваннях з іншими повинна показати ефект гетерозису. Перевага використання інбредних ліній у гетерозисній селекції в тому, що селекціонер має всі позитивні і негативні показники за ознаками в базі даних. Лінії можна отримувати безперервно в будь-якій кількості, з бажаними для гібриду F_1 корисними ознаками. Але це не означає, що в практичній селекції всі гібридні комбінації є корисними у промислового виробництва. Після ретельної перевірки по багатьох напрямках (прояв гетерозису, стійкість до основних хвороб, уміст олії, якість олії, толерантність до загущення, стійкість до гербіцидів, висота рослини, продуктивність пилку у відновників фертильності та її життєздатність, урожайність материнських форм, стійкість до вилягання та ін.) приймається рішення про подальшу стратегію використання створених інбредних ліній.

Комбінаційну здатність (КЗ) неможливо оцінювати візуально або непрямими методами у зв'язку з тим, що ефекти її коливаються залежно від пар схрещування, місця вирощування, року та ін. Існує єдиний шлях перевірки ліній стосовно КЗ – це схрещування з наступним оцінюванням F_1 , як правило, впродовж 3-х років, бажано в декількох географічних зонах за єдиною технологією і методикою випробування.

КЗ ліній соняшника вивчають методами топкросу, полікросу, вільного запилення та в системі діалельних схрещувань як по повній, так і неповній схемах. У практичній селекції використовують метод топкросів, у генетичних дослідженнях – повні діалельні схрещування, які вимагають величезного обсягу робіт. Селекціонера насамперед цікавлять можливості використання материнських ліній та їх стерильних аналогів у промислового виробництва. Материнським формам, перш за все, пред'являють вимоги щодо високого рівня ефектів специфічної комбінаційної здатності, тобто прояву ефекта гетерозису в конкретній комбінації. Крім того, існує великий перелік інших вимог, які будуть розглянуті в наступних розділах.

Основною вимогою з боку КЗ до відновників фертильності є високий рівень ефектів загальної комбінаційної здатності через те, що окремі лінії-відновники фертильності використовують у промислового насінництва з багатьма материнськими формами. Наприклад, гібриди Еней, Квін, Дарій, Богун, Ант, Зорепад мають різні материнські форми і одну лінію-відновника фертильності пилку X-526В; Оскіл, Романс, Ясон, Босць - X720В; гібриди Харківський 49, Світоч, Погляд, Харківський 58 – лінію X711В.

Для оцінювання ефектів КЗ використовують математичні програми обчислювання, які представлені в спеціальній літературі. Система селекції гібридів соняшнику в Інституті рослинництва представлена на рис. 13.

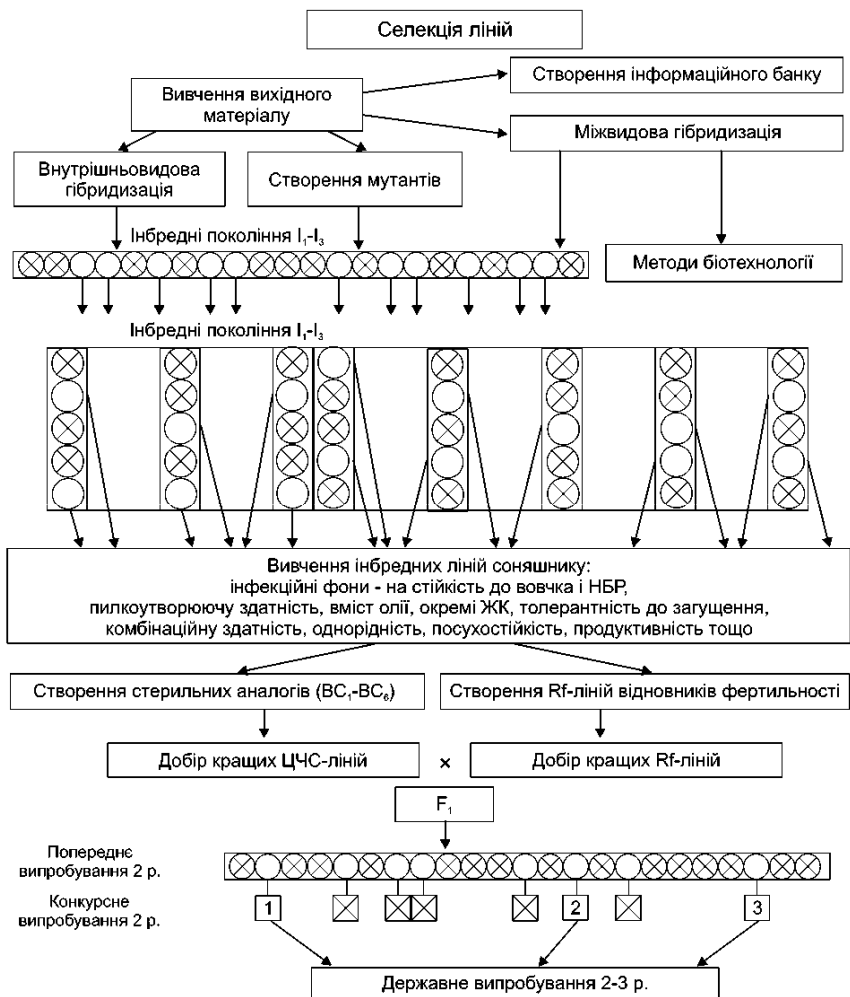


Рис. 13. Науково обґрунтована система селекції гібридів соняшнику (Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ)

Таким чином, з величезного матеріалу десятки тисяч гібридів першого покоління селекціонер відбирає близько 10 гібридних комбінацій для подальшого вивчення і впровадження у сільськогосподарське виробництво.

Оцінювання інбредних ліній на стійкість до вовчка. Небезпечний супутник соняшнику –вовчок (*Orobanche cumana* W.) – рослина-паразит, яка розмножується дрібним насінням, що утворюється на квітоніжці після перехресного запилення. Вовчок прижився на великій території Середземномор'я та Причорномор'я, але повністю від-

сутній на Американському континенті. За короткий час вовчок перетворився з раси А на расу Н, яка лютує в Іспанії, Туреччині і Болгарії. В Україні вовчок добре пристосувався до кліматичних умов Одеської, Херсонської Запорізької, Донецької і Харківської областей (південні регіони). Таким чином, одним із завдань селекції соняшнику є постійний моніторинг розповсюдження вовчка та створення нових ліній, стійких до існуючих і нових рас паразита.

Оцінювання нового селекційного матеріалу здійснюється як у кліматичній камері (взимку), так і в польових умовах за штучного зараження (рис. 14). Внесення насіння вовчка здійснюється як у вазони, так і в кожне гніздо разом з посівом соняшнику по 2 г на одну рослину.



Рис. 14. Лабораторний (а, б) та польовий (в) методи випробування стійкості сортозразків соняшнику до вовчка

Оцінювання інбредних ліній на стійкість до несправжньої борошністої роси. Збудник несправжньої борошністої роси (*Plasmopara helianthi* Novot.) є облигатним паразитом і розвивається тільки на живих рослинах. На сьогодні селекціонерам відомо 12 фізіологічних рас. Несправжня борошніста роса зустрічається в усіх зонах вирощування соняшнику, але найбільш поширена в Лісостепу і північній частині Степу. Недобір урожаю від шкоди цього патогена може складати до 50 %.

Хвороба діагностується впродовж всієї вегетації рослин – від сходів до повної стиглості і проявляється у двох формах залежно від періоду зараження і фази розвитку соняшнику:

- за первинного ураження – у вигляді загального пригнічення (дифузне ураження);
- за вторинного ураження з'являються плямистості листя (локальне або місцеве ураження).

Первинне враження рослин відбувається через кореневі волоски внаслідок проникнення в них гриба під час проростання зооспор у кореневу систему проростків. Далі гриб розвивається всередині рослини міжклітинно, піднімається за точкою росту вгору до наземних органів (дифузне враження). Критичним періодом для цього є фаза від проростання насіння до першої пари справжніх листків.

У фазах сходів – 3-6 пар листків на сім'ядольних, а особливо на справжніх листках на верхньому боці спостерігаються хлоротичні плями уздовж середньої жилки. Уражені рослини відстають у рості, мають тонке стебло і дрібні листки. Такі рослини, як правило, гинуть.

Після утворення 6-ї пари листків до формування насіння можливе проявлення хвороби у формі карликовості – стебло вкорочене і потовщене внаслідок недорозвинених міжвузлів. На верхньому боці листків помітна кутаста світло-зелена плямистість, що розповсюджується від основи листка вздовж головної і бічних жилок (рис. 15). Іноді на хворій рослині утворюється кошик з насінням, яке несе інфекційне начало і є джерелом розповсюдження хвороби.



Рис. 15. Симптоми враження соняшнику несправжньою борошнистою росю: а – загальне пригнічення рослин; б – карликовість; в – наліт спороношення на нижньому боці листка

Вторинне враження можливе тільки за умови високої вологості повітря в період вегетації рослин і здійснюється шляхом перенесення зооспор, які в масі утворюються на вражених рослинах, дощем, вітром, комахами і стічними водами на великій відстані. Зооспори проникають в здорові рослини через продири листків, спричинюючи локальне (місцеве) враження. На верхньому боці листків з'являються кутасті розпливчасті плями світло-зеленого кольору. Такий тип ураження спостерігається переважно у другій половині вегетації.

Характерною ознакою пероноспорозних плям на листках за обох типів ураження є те, що з верхнього боку вони хлоротичні, світло-зелені, а з нижнього – утворюється добре помітний світло-сірий борошністий наліт спороношення гриба, який складається з конідієносців з конідіями (зооспорангіями).

Таким чином, боротьба шляхом селекції здійснюється постійно. Розроблені ефективні методики зараження і оцінювання в штучних умовах. Щорічно установами УААН у штучних умовах здійснюється оцінювання близько 10 тис. зразків соняшнику.

Створення стерильних аналогів і відновлювачів фертильності пилку. Згідно з науково обґрунтованою системою селекції соняшнику селекціонери значну увагу приділяють створенню стерильних аналогів та R_f -ліній.

Запровадити таку систему можна було тільки після того, як П.Леклерк (Франція) у 1969 році відкрив джерела ЦЧС, а у 1970 році М.Кінману вдалося відновити фертильність пилку стерильних форм. Це стало відправним пунктом для бурхливого розвитку гетерозисної селекції соняшнику.

Першим в Україні, до кого потрапили джерела ЦЧС і Rf, став відомий селекціонер СГІ (Одеса) В.В. Бурлов, який швидко оволодів методикою переведення сортів-популяцій на стерильну основу. І хоча сортолінійні гібриди ще не були широко розповсюджені, користь від використання була помітною. Сортолінійні гібриди Одеський 91 і Одеський 96 переважали сорти-популяції за врожайністю від 0,4 до 1,0 т/га.

Методика переведу ліній соняшнику на стерильну основу полягає у наступному:

Джерело ЦЧС (*Helianthus lenticularis* L.) схрещується із закріплювачем стерильності rfrf (сорти-популяції, інбредні лінії, отримані на основі сортів та міжвидових і міжлінійних гібридів).

Гібрид F_1 від такого схрещування насичують повторно, тобто $(ЦЧС \times rfrf) = F_1 \times rfrf = BC_1 \times rfrf = BC_2 \times rfrf = BC_3$, і таким чином до BC_6 .

Джерелом rfrf повинна бути відселектована інбредна лінія (I_{6-7}) з усіма позитивними ознаками і високою продуктивністю (не менше, ніж 1 т/га), комбінаційною здатністю, оптимальною висотою (1,2-1,5 м), стійкістю до основних небезпечних хвороб і вовчка, толерантністю до загущення (50-70 тис. рослин), з відповідною довжиною вегетаційного періоду (105-112 діб), крупним насінням (маса 1000 насінин 50-60 г), високим умістом олії (46-48 %), з відповідним умістом жирних кислот (олеїнова – 85-88 %, лінолева – 65-75, пальмітинова – 18-22 %), високою стійкістю до посухи. Це ідеальний тип, якому відповідають 2-3 лінії у світі. За ці показники йде велика конкурентна боротьба селекціонерів усіх провідних установ і компаній.

Без відновників фертильності пилку неможливо здійснити програму гібридного насінництва. До відновників фертильності можна віднести гібриди F_1 , які отримані на основі відновлення пилку домінантними генами RfRf, міжвидові гібриди окремих схрещувань з дикими однорічними та багаторічними видами, мутантні форми і готові лінії, які отримують на основі інбридингу з постійним тестуванням на відновлення фертильності та комбінаційну здатність.

Крім цих особливостей, лінії RfRf повинні мати контрольовані генетичні детермінанти стійкості до вовчка (OrOr), несправжньої борошністої роси PIP1, іржі (SmSm), домінантні детермінанти вмісту окремих жирних кислот, домінантні алелі одностебловості, добру пилкоутворювальну здатність, життєздатність пилку, оптимальну висоту (0,9-1,4 м), володіти добрими ефектами ЗКЗ і СКЗ, а також мати довжину періоду від сходів до цвітіння 55-70 діб.

11.12. Випробування гібридів соняшнику

Методи отримання експериментальних гібридів. З метою організації широкого попереднього, екологічного, конкурсного і державного випробувань проводиться розмноження експериментальних гібридів першого покоління.

Перший метод. Розмноження здійснюється на ділянках з ізоляцією від 1,5 до 2 км з великим набором материнських форм (стерильних аналогів ліній) і однією лінією-відновником стерильності. Як правило, достатньо 0,5 га у польовій сівозміні для отримання від 20 до 150 гібридів.

Другий метод. Розмноження здійснюється в групових ізоляторах (рис. 16), де залежно від селекційної програми і можливостей селекційної установи можна отримати від 10 до 50 гібридів.



Рис. 16. Групові ізолятори

Третій метод. Розмноження насіння відбувається шляхом перенесення пилку з відновників фертильності до рослин стерильних аналогів.

Четвертий метод. Насіння перших поколінь отримують шляхом використання рукавних ізоляторів на рослинах стерильних аналогів і rf-ліній, розташованих на суміжних рядках, які заздалегідь висівають за спеціальною схемою.

Після обмолоту рослин стерильного аналога ліній (А), їх досушування та видалення домішок, насіння з різних кошиків об'єднують.

Попереднє випробування гібридів першого покоління соняшнику. Попередньому випробуванню селекціонери приділяють особливу

увагу, тому воно повинно бути правильно організоване. Як правило, випробування гібридів проводиться на 2-3-рядних ділянках у 3-кратній повторності. Посівна програма передбачає використання комбайнів фірми Winterstaige, обладнаних комп'ютерною програмою для оцінювання на вологість та масу з однієї ділянки.

З метою всебічного оцінювання на врожайні властивості у схемі сівби передбачено відомі стандарти (це гібриди соняшнику, узгоджені зі Службою по випробуванню і охороні сортів України), які розміщують на кожній 10-й ділянці. Довгий час за стандарти були прийняті такі гібриди, як Оскіл, Дарій, Кий, Псьол, Згода, Хортиця та ін. Сучасні селекційні установи мають пакет математичних методів обчислювання даних з кожної ділянки.

За результатами попередніх випробувань селекціонери зі 100 номерів, як правило, відбирають один для подальшого вивчення в конкурсному випробуванні.

Конкурсне і державне випробування. Конкурсне випробування гібридів соняшнику відрізняється від попереднього кількістю гібридів. Якщо в попередньому випробується більше 2000 гібридів, то в конкурсному, як правило, 20-40 номерів. Стандарти – загальноприйняті для кожної групи стиглості. Різноманіття варіантів досліджень здійснюється рендомізовано у 4-кратній повторності на 4-6-рядкових ділянках з обліковою площею 14-28 м². Щільність рослин – з розрахунку 55-65 тис. рослин/га.

Згідно з вимогами і нормативно-правовими актами оригінатори щорічно передають до Державної служби з охорони прав на сорти рослин України нові гібриди соняшнику разом з вихідними формами з метою проведення експертизи і вивчення у різних ґрунтово-кліматичних умовах країни.

Державне випробування гібридів соняшнику проводиться на 20 сортостанціях, які підпорядковані Державній службі по сортостанціях і охороні прав на сорти рослин України. Методика випробування гібридів не відрізняється від методики конкурсного випробування наукових установ. Після отримання від оригінатора гібридів соняшнику Держслужба кодує зразки, і в такому вигляді їх висівають рендомізовано блоками на ділянках.

Державна служба та Український інститут експертизи проводять разом з державною лабораторією аналітичне оцінювання на визначення якості продукції.

Крім обліку вологості, врожаю з ділянки, у всіх видах випробувань досліджується довжина вегетаційного періоду, вміст олії, вміст окремих жирних кислот, стійкість до вовчка, несправжньої борошністої роси, фомопсису, вилягання тощо.

За результатами всіх видів випробувань складаються протоколи досліджень. Наприкінці кожного року проводиться обговорення ре-

зультатів випробувань на засіданні ради експертів, які погоджують рішення технічної ради державної служби.

Після прийняття рішення на заключних засіданнях Ради державної служби селекційна установа і селекціонери отримують Свідоцтво, яке засвідчує право інтелектуальної власності на гібрид і його компоненти.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що Ви знаєте про історію виникнення соняшнику та його розповсюдження в Україні?
2. У чому полягає сутність емпіричної селекції?
3. Розкажіть про етапи наукової селекції соняшнику в Україні.
4. Викладіть відомості про походження соняшника.
5. Викладіть відомості про класифікацію соняшника.
6. Викладіть відомості про ботанічну характеристику соняшника.
7. Дайте морфологічну характеристику соняшника.
8. Які Ви знаєте етапи розвитку рослин?
9. Назвіть хімічний склад сім'янок.
10. Як характеризують ознаки за стадіями розвитку рослин?
11. Викладіть особливості селекції сортів-популяцій соняшнику.
12. Що Ви знаєте про гетерозис та його практичне використання у соняшнику?
13. Як створюються стерильні аналоги і відновники фертильності?
14. Назвіть методи випробування створених гібридів соняшнику.

Література

1. Пустовойт В.С. Подсолнечник / В.С. Пустовойт. – М.: Колос, 1975. – 591 с.
2. Пустовойт В.С. Селекция и семеноводство подсолнечника / В.С. Пустовойт // Наука и человечество. – М.: Знание, 1964. – С. 19-21.
3. Кириченко В.В. Мікроеволюційні процеси і еволюційні методи в селекції гібридного соняшнику / В.В. Кириченко, П.П. Літун, В.П. Петренкова // Вісник аграрної науки. – 2004. – № 1. – С. 42-46.
4. Сытник М.С. Перспективы селекции подсолнечника на раннеспелость, продуктивность и устойчивость против болезней / М.С. Сытник, А.Д. Гуменюк // Селекция и семеноводство. – К.: Урожай, 1982. – Вып. 52. – С. 17-20.
5. Хотылева Л.В. Методы селекции и оценки самоопыленных линий на комбинационную способность / Л.В. Хотылева // Основы селекции и семеноводства гибридной кукурузы. – М., 1968. – С. 124-152.
6. Кириченко В.В. Селекция и семеноводство подсолнечника (*Helianthus annuus L.*) / В.В. Кириченко. – Х., 2005. – 385 с.

12. СЕЛЕКЦІЯ РІПАКУ

Васильківський С.П. – доктор с.-г. наук, професор

Ріпак є однією з прадавніх культур. За даними Декандоля, культура ріпаку була відома за 4000 років до нашої ери. Однак щодо місця його походження досі існують суперечливі погляди. Одні дослідники вважають батьківщиною ріпаку північно-західне узбережжя Європи, інші – Середземномор'я.

У Європі батьківщиною ріпаку вважають Голландію й Англію, звідки він розповсюдився у XVI-XVII ст. по європейському континенту та в країни Азії.

Нині ріпак вирощують більше 50 країн світу. Основні його площі зосереджені в Китаї, Індії, Канаді, країнах Євросоюзу, Америці, Північній Африці. Посівна площа ріпаку у світі сягає 25 млн га. Середня врожайність становить 1,3-1,5 т/га. Найвища врожайність насіння ріпаку в країнах ЄС – понад 3 т/га. За даними ФАО, валовий світовий збір насіння його в 2008 р. склав понад 57,6 млн тонн. За виробництвом рослинної олії ріпак посідає третє місце у світі після сої та бавовнику.

Ріпак є культурою широкого спектру використання. Значно зріс інтерес до нього в багатьох країнах світу, починаючи з 1997 р., що зумовлено зростаючою потребою в рослинних оліях як основній сировині для виробництва продукції широкого споживання. Особливий інтерес становить ріпакова олія як альтернативне джерело енергії для виробництва екологічно чистого біодизельного пального.

12.1. Систематика та походження ріпаку

Ріпак (рід *Brassica* L.) належить до родини капустових (*Brassicaceae*). Рід *Brassica* дуже поліморфний, він об'єднує понад 100 диких і культурних видів. За П.М. Жуковським культурні представники роду *Brassica* мають різноманітне походження. Алоплоїдія й анеуплоїдія є основними факторами видоутворення роду *Brassica* (рис. 17).

Від поєднання за спонтанної гібридизації геномів *B. nigra* ($n=8$), *B. oleracea* ($n=9$), *B. campestris* ($n=10$) з наступним подвоєнням хромосом виникли: гірчиця жовта (*B. juncea*); ріпак (*B. napus*) та ін.

Ріпак *B. napus* L. ($2n=38$) включає два підвиди: *B. napus* L. ssp. *oleifera* Metz. і *B. napus* L. ssp. *rapifera* Metz. До підвиду *oleifera* належать всі олійні форми, у тому числі озимий і ярий ріпак, а до підвиду *rapifera* – коренеплодні форми.

У культурі існує озима (*biennis*) і яра (*annua*) форми, які в основному різняться між собою за тривалістю проходження стадії яровизації, морфологічними ознаками вони не відрізняються.

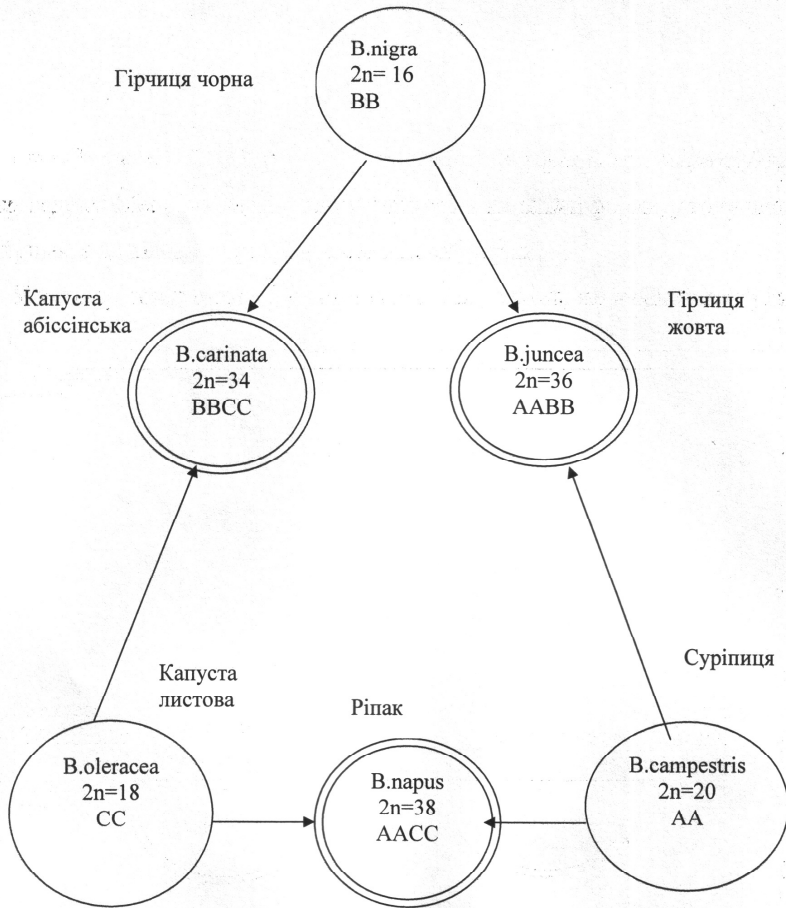


Рис. 17. Походження ріпаку, гірчиці та абіссінської капусти (класичний "трикутник Brassica")

12.2. Завдання й основні напрями селекції ріпаку

Завдання і напрями селекції ріпаку зумовлюються всезростаючими вимогами виробництва, які визначаються попитом ринку, економічною доцільністю та, певною мірою, різноманітністю ґрунтово-кліматичних умов України. Виходячи з цього, селекційні програми визначають конкретні завдання створення сортів для певного напрямку використання.

Селекція ріпаку ведеться на створення сортів трьох основних напрямів використання: харчового, технічного й кормового. Однак для

всіх напрямів використання ріпаку можна виділити низку спільних завдань. Це підвищення врожайності та якості продукції, стійкість проти хвороб і шкідників та дії інших несприятливих чинників довкілля (посухостійкість, зимостійкість, стійкість проти вилягання, розтріскування стручків та осипання насіння), створення сортів інтенсивного типу, адаптованих до вирощування в конкретній агроекологічній зоні. Розглянемо детальніше кожний із зазначених напрямів.

Селекція на продуктивність є одним з найважливіших і найскладніших завдань. Продуктивність зумовлюється комплексом біологічних, морфологічних та інших властивостей і ознак. Зокрема це: висота стебла, кількість стручків на рослині, кількість насінин у стручку, маса 1000 насінин, тривалість періоду наливання зерна та ін.

За останні тридцять років внесок селекції у підвищення продуктивності ріпаку був значним. Так, у багатьох країнах Європи врожайність насіння його з 2,5 т/га в 1980 р. зросла до 5,5 т/га у 2008 р. Середня врожайність насіння в Україні дещо нижча через низку причин, але більшість сучасних сортів, занесених до Реєстру, здатні давати 5,0 – 6,5 т/га.

Отже, цей напрям передбачає подальше підвищення потенціальної продуктивності за рахунок поліпшення структури рослини і функціонування фотосинтетичного апарату та розподілення асимілятів, створення сортів з високою адаптивною здатністю.

Сучасні сорти ріпаку повинні формувати високу й стабільну врожайність за роками незалежно від напрямку його використання, а озимий ріпак ще й мати високу зимо- і морозостійкість.

Селекція на якість продукції. Ріпак є важливою олійною культурою, тому основним завданням селекції як озимого, так і ярого ріпаку є створення сортів з високим вмістом і виходом олії з насіння незалежно від напрямку використання. За останні десять років селекція досягла значних успіхів у підвищенні вмісту олії в насінні ріпаку. У кращих сортів він коливається в межах 43–46 %. Однак якість олії, що зумовлюється вмістом і співвідношенням в ній жирних кислот, є визначальним показником для подальшого напрямку її використання.

Для ріпаку характерним є значне варіювання генотипів за вмістом в олії жирних кислот. У ході аналізу жирнокислотного складу олії у 1138 зразків ріпаку з колекції ВІР встановлено варіювання вмісту основних кислот: пальмітинової – від 2,5 до 6,1; стеаринової – від 0,4 до 4,6; олеїнової – від 10,1 до 74,3; лінолевої – від 10,2 до 27,6; ліноленої – від 3,9 до 22,7 і ерукової – від 0 до 57,0 %. При цьому варіювання кількості ерукової та інших жирних кислот було взаємозв'язано. Так, вміст ерукової кислоти позитивно корелює з вмістом ейкозенової ($r = 0,8$) і негативно – з вмістом олеїнової ($r = -1,0$) і лінолевої ($r = -0,8$), що зумовлено послідовністю біосинтезу цих ненасичених кислот. Виявлено також значні від'ємні кореляції вмісту ерукової кислоти з вмістом насичених жирних кислот – пальмітинової ($r = -0,6$) і стеаринової ($r = -0,5$).

На ранніх етапах селекції (60-і роки минулого століття) ріпакову олію використовували в основному на технічні цілі. На початку 70-х років селекціонерам вдалося значно знизити вміст ерукової кислоти в насінні, а на початку 80-х – вміст глюкозинолатів. Тобто, були створені так звані одноступеневі «0» (відсутність ерукової кислоти) та двоступеневі «00» (відсутність ерукової кислоти, вміст глюкозинолатів не > 1,8 мкмоль/г) сорти. На сьогодні досягнуті значні успіхи у створенні сортів ріпаку, які поєднують низький вміст ерукової кислоти з мінімальним рівнем глюкозинолатів. Такі сорти успішно впроваджуються у виробництво. Наприклад, із 93 сортів озимого і ярого ріпаку, занесених до Реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні, у 2009 р. 88 були «00» типу.

Важливим завданням у селекції ріпаку є створення сортів «000»-типу (безерукових, низькоглюкозинолатних, жовтонасінних). Насіння жовтого забарвлення має тоншу оболонку й містить більше білка та олії і менше сирих волокон порівняно з темно-коричневим.

Вимоги до сортів харчового напрямку. Важливим напрямом використання ріпаку є виробництво продуктів харчування: олія, маргарин, майонез та ін. Тому головним завданням селекції є створення сортів, олія яких не містила б ерукової кислоти. Бажаний також невисокий вміст в олії ліноленової кислоти, яка за зберігання надає їй прогірклого смаку. Олія, що використовується в їжу, повинна мати високий (понад 80%) вміст олеїнової та не більше 3% ліноленової кислот. У 1997р. у Франції вперше було введено у виробництво сорт ріпаку з незначним вмістом *n-3* ліноленової кислоти в олії, що дало можливість еліминувати специфічний аромат, який зазвичай виділяється під час приготування (жаріння, варіння) їжі на звичайній ріпаковій олії.

Ріпакова олія, яка використовується для виготовлення маргарину, повинна мати підвищений вміст (понад 40%) стеаринової кислоти. Паралельна селекція на збалансований і оптимальний вміст жирних кислот в олії та зменшення глюкозинолатів у насінні ріпаку привела до певних успіхів. Так, знижено вміст глюкозинолатів від 100 мкмоль/г у сортів 80-х років до 18 мкмоль/г – у сучасних.

Селекція на стійкість до хвороб і шкідників. Створення сортів, що поєднують високий потенціал урожайності з генетичним його захистом від лімітуючих факторів середовища, хвороб та шкідників є одним із центральних питань в адаптивній селекції.

Хоча в цьому напрямі є певні здобутки, однак створення стійких до хвороб сортів залишається одним з важливих завдань. Ріпак уражується багатьма хворобами і пошкоджується шкідниками, тому технології його вирощування передбачають захист посівів з багаторазовим застосуванням пестицидів, що зумовлює негативну дію на довкілля.

Впровадження у виробництво сортів, стійких до хвороб і шкідників, зменшує витрати на закупівлю пестицидів та запобігає забрудненню довкілля їх залишками. Цим і пояснюється важливість такого напрямку селекції.

12.3. Вихідний матеріал для селекції ріпаку

Селекційною наукою і практикою загальноновизнано факт існування у межах виду екотипів або рас, що виникли в результаті природного добору в певних умовах середовища. Кліматичні раси з різних еколого-географічних зон дають вихідний матеріал для отримання нових форм. Використання в селекції генетичного різноманіття культурних та диких споріднених видів дає змогу підвищувати ефективність селекційної роботи. Селекціонери оцінюють цей матеріал для виявлення можливості використання його безпосередньо, або як батьківських компонентів за програмами гібридизації та доборів. Важливим джерелом вихідного матеріалу для селекції ріпаку є колекція Національного центру генетичних ресурсів рослин України, (ІР), яка містить сорти вітчизняної та зарубіжної селекції, гібридні популяції, види роду *Brassica* (*B. juncea*, *B. nigra*, *B. carinata*, *B. carinata*, *B. oleracea*, *B. campestris*), індуковані та спонтанні мутантні форми, самосумісні та самонесумісні лінії, гапліоди, форми з цитоплазматичною чоловічою стерильністю (ЦЧС) та ін.

Основні методи створення вихідного матеріалу. Сучасна селекція ріпаку ґрунтується на величезному теоретичному й експериментальному досвіді, накопиченому за попередні десятиріччя. Розкриття генетикою явища дискретного і зчепленого успадкування, формотворчого процесу за взаємодії неалельних генів, генетичної рекомбінації стало базою для розробки теорії гібридизації, яка до середини ХХ ст. стала основним методом створення вихідного матеріалу. Поєднання гібридизації з різноманітними методами добору за певними ознаками є могутнім фактором створення нових сортів ріпаку.

Відомо, що з великої кількості гібридних комбінацій лише окремі можуть дати початок тривалому формотворчому процесу або появи цінних форм. Отже, ефективність гібридизації значною мірою залежить від добору пар для схрещування.

У селекції ріпаку використовують загальновідомі принципи добору батьківських пар для схрещування в селекції культурних рослин.

Еколого-географічний принцип базується на тому, що розрізнені між географічно й екологічно віддаленими сортами й формами ознаки і властивості, які сформувалися в процесі тривалого природного та штучного доборів, можливо об'єднати у певному сорті в потрібному наборі. Таким способом можна поєднувати в одному сорті холодо- і посухостійкість, якість продукції, стійкість проти хвороб і шкідників та інші специфічні ознаки, що сформувалися у різних екологічних умовах.

У процесі схрещування форм, які походять з різних еколого-географічних зон, часто спостерігаються трансгресії та новоутворення,

що пов'язано з відмінностями їхніх генотипів та можливістю комбінування у новостворених гібридних форм властивостей і ознак батьків.

Добір за окремими елементами продуктивності. Продуктивність рослин є складною ознакою, і її розглядають як складову окремих елементів кількісного порядку. Структурними елементами продуктивності рослин ріпаку є кількість гілок першого та другого порядків, кількість стручків на рослині, кількість насінин у стручку, маса 1000 насінин. Кожна з названих ознак контролюється полімерними генами.

Складаючи програму створення нового сорту, розробляють його модель, яка включає архітекtonіку рослини, параметри структурних елементів урожаю, біологічні особливості рослин (тривалість міжфазних та вегетаційного періодів, рівень стійкості до конкретних хвороб, біохімічні показники якості врожаю). На основі моделі розробляється детальна програма селекції, планується, що і як слід зробити на окремих етапах. Модель охоплює широке коло ознак і передбачає створення конкурентоспроможного сорту для умов конкретної ґрунтово-кліматичної зони.

Реалізація розробленої моделі (генотипу) сорту повинна передбачати шляхи включення в нього генів, які контролюють ознаки, за якими ведеться селекція.

Добір за тривалістю окремих фаз вегетації. Озимий ріпак, за даними Ф.М. Куперман (1968) та Є.В. Бочкарьової (1979), проходить у своєму розвитку чотири періоди, 20 фенофаз, 12 етапів органогенезу. Тривалість, фізіологічна сутність і генетична зумовленість кожного з цих етапів різні. Неоднакові також вплив і тривалість вегетаційного періоду сортів та значення для селекції.

Тривалість вегетаційного періоду сорту є показником його скоростиглості. Добираючи для схрещування сорти ріпаку з різною тривалістю окремих фаз, можна домогтися поєднання найбільш коротких з них і створити скоростиглий сорт.

Добір за стійкістю до хвороб і шкідників. Створення стійких сортів пов'язано з таким генетично зумовленим явищем, як імунітет, що може передаватися гібридному потомству. При цьому недостатньо добирати для схрещування сорти, стійкіші проти тієї або іншої хвороби. Потрібне попереднє вивчення природи стійкості, врахування расового складу паразитів, встановлення причин стійкості, умов, що підвищують або знижують її тощо. Керуючись цими даними, добирають пари для схрещування.

Названі принципи добору компонентів гібридизації не охоплюють все різноманіття підходів до вирішення проблеми. Подані принципи слід розцінювати лише як орієнтовні, які у практичній роботі постійно доповнюються, удосконалюються й видозмінюються відповідно до мети і конкретного завдання селекції, біологічних особливостей культури та наявного вихідного матеріалу. Широкого розповсюдження в селекції ріпаку набули методи, що базуються на доборі

рекомбінантних особин з гібридних популяцій, створених на базі екологічно віддалених форм.

У створенні вихідного матеріалу в селекції ріпаку переважає метод внутрішньовидової гібридизації. Однак у багатьох країнах часто застосовують і віддалену гібридизацію.

Мета й завдання віддаленої гібридизації полягає у тому, щоб розширити генетичне різноманіття вихідного матеріалу та об'єднати гени господарсько цінних ознак, що є досить складним завданням. Міжвидові схрещування мають величезні формотворчі можливості, але селекціонери при цьому стикаються з труднощами віддаленої гібридизації. Труднощі полягають у тому, що синтез жирних кислот забезпечує складна полігенна система з множинними алелями в локусах. Наприклад, синтез олеїнової кислоти контролюють від двох до шести локусів і в цьому контролі бере участь як генотип материнської рослини, так і генотип зародка (Kondra Z.P., Thomas P.M.).

Селекція ріпаку технічного напрямку. Для технічного використання необхідні сорти, олія яких має дещо інший жирно-кислотний склад порівняно з харчовою олією. Так, призначена для виробництва мийних засобів олія повинна містити понад 40% лауринової кислоти, а для технічних масел, біопалива, полімерних матеріалів, косметичних і фармацевтичних виробів, виготовлення туші й чорнил та ін. у складі жирних кислот повинна переважати (понад 50%) ерукова кислота.

Селекція ріпаку кормового напрямку. Для кормового напрямку необхідні сорти з високими якістьми як насіння, так і зеленої маси, підвищеним вмістом білка, збалансованого за амінокислотним складом і низьким вмістом глюकोзинолатів (ідеально – повна відсутність глюкозинолатів).

Якщо буде створено сорти, які зовсім не матимуть глюкозинолатів, то ріпакова макуха в подальшому стане важливим джерелом якісного білка в годівлі тварин. У цьому контексті, зниження вмісту глюкозинолатів є постійним клопотом селекції. Прогрес селекції у цьому напрямі визначний. Завдяки селекційно-генетичному поліпшенню вдалося поєднати вміст цінних ознак різних видів в одному сорті. Віддалена гібридизація дає можливість вирішувати такі важливі завдання в селекції ріпаку, як підвищення врожайності, вмісту олеїнової й ліноленої кислот, стійкості проти шкідників і хвороб, створення жовтонасінних сортів та ін. Завдяки створенню міжродових та міжвидових гібридів можна значно розширити генетичну базу ріпаку, при цьому особливо важливим є одержання справжніх алополіплоїдів. Цей метод досить часто застосовують селекціонери Канади, Німеччини, Швеції, Японії та інших країн.

Схрещування пізньостиглих сортів ріпаку з турнепсом, з метою одержати ранньостиглі форми, інтенсивно проводилися в Японії у 30-х роках минулого століття.

Численні дослідження щодо синтезу штучного виду *B. napus ssp. oleifera* від схрещування *B. oleracea* (капусти) з *B. campestris* (суріпця) виконували у Свальофі (Швеція) в середині минулого століття. Було отримано низку форм на диплоїдному й тетраплоїдному рівнях. Однак результативність була низькою через відмирання зародків на ранньому етапі у віддалених гібридів. З цією проблемою дослідники зустрічаються досить часто.

Для подолання постгамної несумісності за віддаленої гібридизації, внаслідок якої спостерігається недорозвиненість гібридного насіння, у селекції ріпаку перспективним є метод ембріокультури, або культивування недозрілих зародків в умовах *in vitro*. Вперше цей метод одержання міжвидових гібридів рослин родини *Brassicaceae* було застосовано в Японії у 1959 р. (Nishi S., Kawata J., Toda M.).

З використанням ембріокультури у багатьох країнах отримані гібриди з цінними господарськими ознаками між ріпаком ярим і гірчицею сарептською (*Brassica juncea*), гірчицею білою (*Sinapis alba* L.), гірчицею абіссінською (*Brassica carinata* Braun) та іншими представниками родини *Brassicaceae*.

Для подолання несхрещуваності за віддаленої гібридизації застосовується злиття протопластів *in vitro* з подальшим вирощуванням гібридів на живильних середовищах.

Використання гаплоїдів у селекції ріпаку. Виникнення гаплоїдних рослин у покритонасінних вперше було описане у *Datura stramonium* А.Блекслі й А.Айвері у 1922 р.

Про гаплоїди роду *Brassica* уперше повідомили японські дослідники у 1933 р. У ріпаку виявлена спонтанна поява гаплоїдів. Вважають, що однією з причин цього явища є апоміксис. Гаплоїди легко розпізнаються за стерильними дрібними квітками, які не мають пиляків, габітусом рослин: витягнуте тонке стебло з вузькими листками. Ядра соматичних клітин несуть половинний набір хромосом ($n=18$). Подвоєння хромосом у гаплоїдів за допомогою колхіцину, тобто переведення їх на алотетраплоїдний рівень, дає можливість одержувати гомозиготні за всіма генами лінії за коротший термін, аніж шляхом чотирьох – п'ятирічного інцухту.

Багатьма дослідниками встановлено, що частота появи гаплоїдних рослин у посівах сортів ріпаку різного походження неоднакова й коливається у межах 0,2-1,9 %. Використовуючи спонтанні гаплоїди, дослідники деяких країн створили декілька сортів та селекційних ліній. Однак, незважаючи на спроби підвищити ефективність відбору спонтанних гаплоїдів, для широкого використання їх у селекційній практиці частота партеногенезу є занадто низькою.

У подальшому, після успішного отримання фертильних рослин через культуру пиляків *Datura innoxia* у середині 60-х років минулого століття, були спроби використання культури пиляків для видів *Brassica*. Вперше було описано ембріогенез мікроспор у культурі пи-

ляків для видів *Brassica napus* і *Brassica campestris* у 1975р. У наступні роки гаплоїди ріпаку через культуру пиляків були отримані багатьма вченими в різних країнах. Перший сорт ріпаку Меріс Галона було створено з використанням гаплоїдів у Швеції.

Нині є достатньо описаних методів отримання дигаплоїдів ріпаку через культуру пилюк *in vitro*. Гаплоїди (у ріпаку це дигаплоїди) є ідеальним об'єктом для вивчення генетичних механізмів та використання їх у селекційних програмах. Успішне використання дигаплоїдів у селекційній роботі залежить не тільки від методики, яка дає можливість успішно отримувати їх у великій кількості, але й від ефективною методики подвоєння хромосом, що забезпечить повну гомозиготність алотетраплоїдів та генетичну стабільність рослин. Найчастіше використовується і найбільш поширеним реагентом для подвоєння хромосом залишається колхіцин.

Мутагенез. Мутаційна мінливість завжди пов'язана зі змінами генетичного матеріалу генеративних і соматичних клітин. Спонтанний мутагенез є постачальником якісно нових генів для природного добору. Із середини минулого століття розпочалися інтенсивні дослідження щодо створення вихідного матеріалу методами індукованого мутагенезу. Виявлені високоефективні фізичні, хімічні та біологічні мутагенні чинники. Дотепер у країнах світу селекцією створено понад 2000 сортів культурних рослин з використанням індукованих мутацій. Однак цей метод ще не набув широкого застосування в селекції ріпаку, понині у виробництві ще переважають гетерогенні сорти-популяції, які в основному й використовуються як вихідний матеріал для добору нових форм. Тобто, ще не вичерпався внутрішньовидовий запас мінливості. Селекція ж стає безсилою, коли наближається до вичерпання природного запасу спадкової мінливості. Важко припустити, як доречно підкреслює В.В. Моргун (2001), що в природних колекціях рослин є всі необхідні генетичні джерела для нашого сьогодення та майбутнього, запиту якого важко передбачити навіть на ближнє двадцятиліття. Щодо цього експериментальний мутагенез є ефективним джерелом нових генів, які навіть не виявлені у природі. Мутаційна селекція базується на залученні нових корисних мутацій, які мобілізують ознаки, недосяжні іншим методам селекції.

Поодинокі успішні результати з індуквання мутацій у ріпаку вказують на перспективність експериментального мутагенезу в розширенні генетичного різноманіття для цієї культури. Наприклад, у Всеросійському науково-дослідному інституті кормів методом індивідуально-родинного добору з мутантних елітних рослин було створено сорт ярого ріпаку Луговський. За обробки насіння ярого ріпаку нітрозоетилсечовиною та нітрозометилсечовиною було одержано мутанти ярого ріпаку, стійкі до низки хвороб і шкідників. У результаті гамма-опромінення у Всеросійському науково-дослідному інституті олійних культур було отримано мутантні лінії з жовтим забарвленням насіння.

У розвитку мутаційної селекції певним стимулом є спеціальна Міжнародна програма поліпшення олійних культур шляхом використання індукованих мутацій, заснована й фінансована ФАО та Міжнародним Агентством по атомній енергії. Головні зусилля зосереджені на вивченні стійкості до хвороб, покращенні якості олії в олійних культур, у тому числі й ріпаку.

Інцухт-лінії. Застосовуючи примусове самозапилення озимого ріпаку впродовж декількох поколінь, дослідники одержали різні результати рівня інбредної депресії. Загалом було виявлено, що депресія за врожайністю спостерігається до 4-9 інцухт-поколінь. Виявлено, що в деяких сортів інцухт-депресія спостерігається за окремими метамерами рослин: висотою стебла, кількістю стручків на гілці, кількістю насінин у стручку, масою 1000 насінин. Однак глибокий інбридинг може призвести до високого рівня гомозиготності за більшістю генів і такі лінії можуть використовуватися в гібридизації. Окрім того, можна виділити самосумісні й самонесумісні лінії, які можуть використовуватися для гібридизації в селекції на гетерозис під час створення сортів-синтетиків.

12.4. Створення гетерозисних гібридів з використанням цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС)

Явище ЦЧС у ріпаку вперше описано у 1972 р. К. Томпсоном. Його відкриття дозволило вже з 1975 р. розгорнути (у Франції) роботи щодо створення і випробування гібридів та вивчення ефекту гетерозису.

В останні роки у селекції ріпаку все більшу увагу привертає використання ефекту гетерозису. На сьогодні це особливо актуально, оскільки у багатьох країнах Європи уже використовують у виробництві гібриди ріпаку. Наприклад, у Франції вже у 2002 р. 14 % площі посіву цієї культури займали гетерозисні гібриди.

За даними різних дослідників ефект гетерозису за врожайністю насіння у міжсорткових гібридних комбінаціях може сягати 30 – 60 %. Це спостерігається за умов, коли батьківські компоненти схрещування значно різняться за генотипами і мають високу комбінаційну здатність.

Із загальновідомих положень випливає, що високий ефект гетерозису буде проявлятися у гібридів F_1 за умов повного запилення квіток материнської пилком чоловічої рослини. Зрозуміло, що це можливо за використання материнської форми з цитоплазматичною чоловічою стерильністю, а чоловіча форма повинна відновлювати фертильність. Для цього потрібно материнську форму перевести на стерильну основу, а чоловічому компоненту надати властивість відновлення фертильності. Тобто, батьківська форма – запилювач повинна містити ядерні гени – відновники (Rf) чоловічої фертильності. Перший відновник фертильності з низьким умістом глюкозинолатів і

високою пилковою продуктивністю було отримано в 1995р. на базі селекційної системи OGU-INRA.

Стерильні аналоги материнських форм гібридів створюють методом насичувальних схрещувань. Створення аналогів відновлювачів фертильності також ґрунтується на методиці насичувальних схрещувань (бекросу).

Фенотипна експресія чоловічої стерильності у ріпаку поділяється на три групи: спорогенна, структуральна і функціональна. До першої та другої груп належать джерела ЦЧС, які отримують внаслідок внутрішньовидових, міжвидових та міжродових схрещувань. До функціональної групи належать джерела, отримані в результаті мутацій. У селекції ріпаку використовуються ЦЧС різних типів. Виробництво гетерозисного насіння ріпаку на основі ЦЧС ще недостатньо відпрацьовано, тому дослідники постійно ведуть пошуки методів удосконалення технологічних схем.

Як приклад для засвоєння наводимо схему виробництва промислового гетерозисного насіння ріпаку на основі ЦЧС (рис. 18). Сутність умовних позначень на рисунку: S – стерильна цитоплазма (носії плазмогена чоловічої стерильності) успадковується лише по материнській лінії; F – фертильна цитоплазма, що не передається потомству по батьківській лінії; Rf – гени-відновники чоловічої фертильності; rf – рецесивні гени, які не відновлюють чоловічої фертильності; x – схрещування.

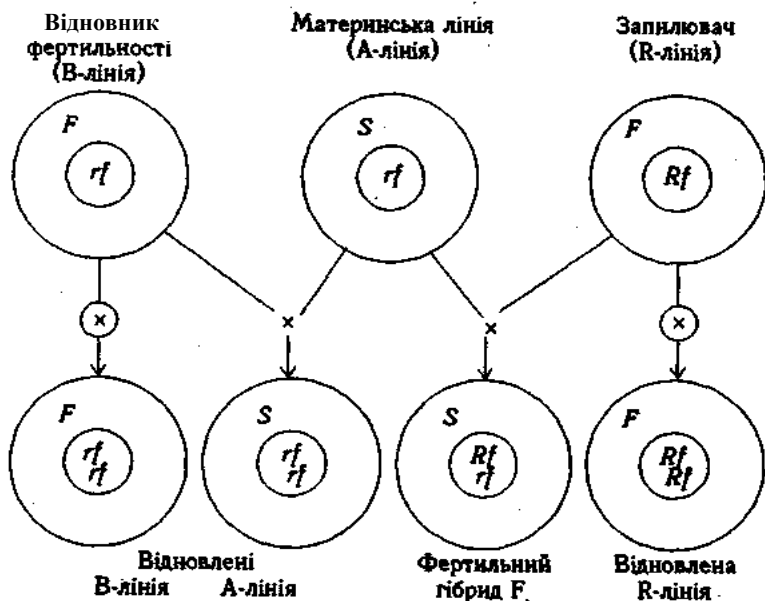


Рис. 18. Схема виробництва гібридного насіння ріпаку на основі ЦЧС (за Мазур В.О., 1998)

Для одержання гетерозисного насіння F_1 насіння стерильної материнської форми (Цит. S rfrf) і чоловічого запилювача – відновника фертильності (Цит. F RfRf) висівають на ділянці переміжними рядками.

Важливою перевагою гетерозисних гібридів, порівняно з чистолінійними або гетерогенними сортами є те, що гетерозис підвищує потенціал урожайності, адаптивну здатність та життєздатність рослин у стресових умовах.

Новим напрямом у селекції сільськогосподарських рослин, у тому числі й ріпаку, є використання досягнень молекулярної біології для створення генетично модифікованих сортів (трансгенних), стійких до хвороб і шкідників, гербіцидів та ін.

Не обговорюючи проблеми ГМ-сортів, навколо якої точаться суперечливі дискусії у світі, відмітимо, що ГМ-сортів ріпаку української селекції, занесених до Державного реєстру, немає.

Однак за даними різних джерел у 2009 р. у світі було зайнято близько 140 млн га генетично модифікованими сортами. Найбільш розповсюдженими ГМ-культурами є соя, кукурудза, бавовник, ріпак. Близько семи відсотків від усієї площі під трансгенними культурами належить ріпаку.

Роботи щодо покращення сортів ріпаку за допомогою генної інженерії проводяться в лабораторіях багатьох країн у різних напрямках. Певні здобутки досягнуті у створенні промислових сортів, стійких до гербіцидів, зі зміненим складом і співвідношенням жирних кислот у ріпаковій олії тощо. Широко пропагуються успіхи щодо отримання трансгенних рослин ріпаку, стійких до шкідників за використання синтетичного, адаптованого для експресії в рослинах гена Cry1A(c), який кодує інсектицидний білок з *Bacillus thuringiensis* та ін.

На сьогодні основна частина робіт з генетичної інженерії рослин зосереджена в Міжнародних корпораціях (Монсанто, Доу Хемікал, Новартіс та ін.), які прагнуть до монопольного контролю за ринком ГМ-сортів, а отже й продовольства.

Оскільки на сучасному етапі розвитку методів генетичної інженерії нових сортів не створюють, а використовують окремі властивості вже адаптованих до певних умов довкілля та технологій вирощування селекційних сортів-гібридів, то цілком очевидним є врахування обмежень і ризиків, які впливають із законів генетичної й екологічної мінливості живих організмів. У зв'язку з цим актуальним залишається ствердження О.О. Жученка (2002) про те, що проблеми широкого розповсюдження ГМ-рослин потребують теоретичного осмислення, розробки відповідних методів і критеріїв, інтеграції з іншими галузями знань і, насамкінець, вибору оптимальних можливостей широкого розповсюдження кінцевого продукту.

12.5. Методика і техніка схрещування

У селекції ріпаку застосовують декілька методів запилення: вільне перезапилення; контрольоване (примусове) перехресне запилення; примусове самозапилення.

Вільне перезапилення можна виконувати кількома методами. По-перше, підібрані відповідно до програми компоненти схрещування висівають на ділянках гібридизації переміжними рядами (черезрядно).

По-друге, ділянки, на яких розміщені материнські форми, обсівають насінням чоловічих компонентів схрещування. Площа, зайнята чоловічим компонентом схрещування, повинна бути більшою порівняно з ділянкою материнської форми. Тобто, кількість рослин запилювача має значно перевищувати кількість материнських рослин. На материнських рослинах виконують кастрацію квіток вручну, а запилення їх відбувається вільно пилком рослин запилювача.

Контрольоване перехресне запилення виконують наступним способом. Кастрацію квіток на материнській рослині проводять вручну до розкриття бутонів, коли пиляки ще мають зелений колір. На суцвітті з кастрованими квітками надівають ізолятор. Пилок, зібраний з рослини-запилювача, наносять на приймочки маточок кастрованих квіток вручну. Після нанесення пилку на суцвітті знову надівають ізолятор.

Примусове самозапилення. З метою отримання самозапилених ліній, самосумісних або самонесумісних форм, до розкриття бутонів на суцвітті або на цілу рослину надівають ізолятор, попередньо видаливши на верхній частині суцвіття дрібні бутони. У ході ізоляції цілої рослини необхідно видаляти на ній ще недорозвинені бічні пагони.

12.6. Методи добору в селекції ріпаку

Створення сортів ріпаку здійснюють за схемою селекційного процесу та методами добору, прийнятними для перехреснозапилених культур.

Метод масового добору є найпростішим у виконанні. Він ефективний у процесі відбору за ознаками, які мають високий рівень успадковування і можуть бути виявлені за сигнальними маркерами до цвітіння. Наприклад, у озимого ріпаку – відбір на зимостійкість. Основною перевагою такого методу є його простота, що дає можливість маніпулювати великими популяціями з мінімальними витратами протягом короткого циклу відбору (Мороз В.М., 2006).

Для виведення нових сортів методом масового добору добрим вихідним матеріалом є сорти-популяції. Виділення найцінніших форм з таких популяцій є основним завданням масового добору.

Модифікації масового добору, його позитивні й негативні сторони докладно викладені в загальній селекції рослин.

Індивідуально-родинний добір дає можливість вести контроль за потомством (рис. 19). Насіння з відібраних родоначальних (елітних) рослин висівають породиною на ізолюваних ділянках. У межах кожної родини в наступних поколіннях проводять індивідуальний добір за параметрами моделі сорту. Відповідно до селекційної програми підбирають різні модифікації цього методу.

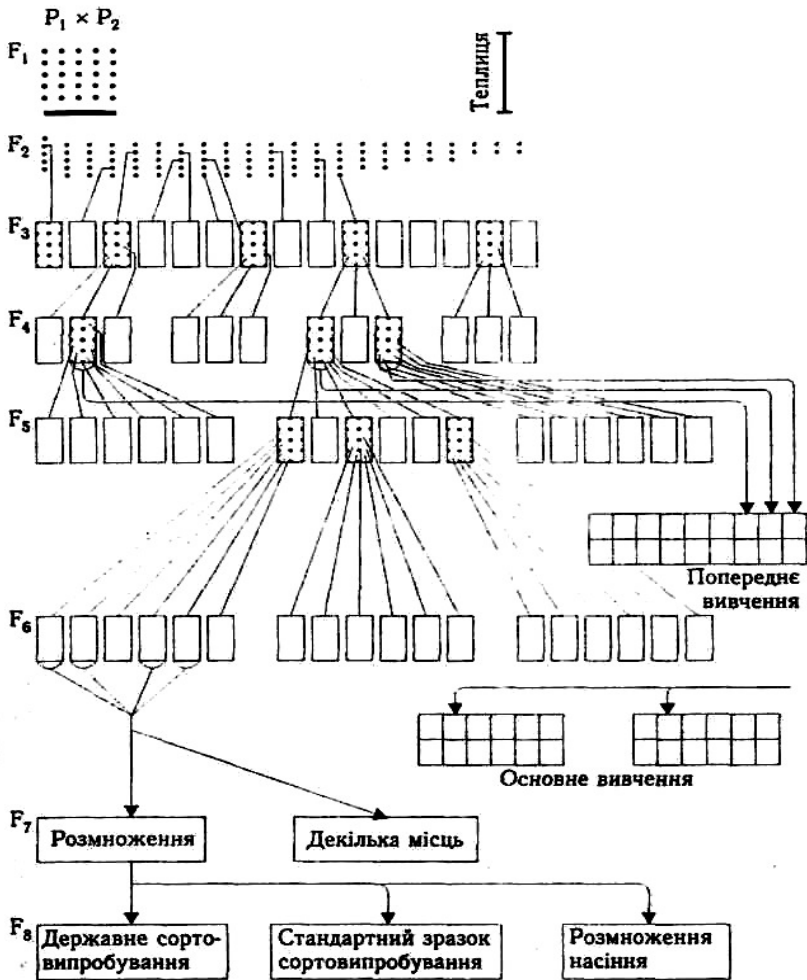


Рис. 19. Традиційний метод селекції ріпаку, ґрунтований на доборі (за Мазур В.О., 1998)

Мікрогаметний добір у ріпаку дає можливість прискорити й підвищити ефективність поліпшення холодостійкості популяцій та виді-

лення його скоростиглих форм. Цей метод широко вивчається в Інституті олійних культур НААНУ (Лях В.О.).

Добір на гетеростильність у ріпаку. Розроблені (Ситнік І.Д. та ін., 2005) методи створення короткотичинкових форм ріпаку і способи одержання гібридного насіння без кастрації квіток. Основним показником, який визначає тип гетеростильної квітки, є ступінь редукції довгих тичинок. Гетеростильні квітки мають сильно укорочені тичинки з дрібними пиляками, в яких повністю або майже повністю відсутній пилок. Тобто, ці квітки є чоловічостерильними. Такі лінії можуть використовуватись у створенні гетерозисних гібридів.

З використанням вищеназваних методів у поєднанні різних модифікацій доборів в селекції ріпаку досягнуто значного прогресу.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. У чому полягає народно-господарське значення ріпаку ?
2. Обґрунтуйте класифікацію, походження та каріотип ріпаку.
3. Опишіть біологічні й морфологічні особливості ріпаку, за якими ведеться селекція.
4. Обґрунтуйте сутність напрямів селекції ріпаку.
5. Викладіть основні методи створення вихідного матеріалу в селекції ріпаку.
6. Розкрийте сутність методів добору ріпаку.

Література

1. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи / П.М. Жуковский. – Л.: Колос, 1971. – 751 с.
2. Мазур В.О. Селекція ріпаку // Ріпак / В.О. Мазур; за ред. В.Д. Гайдаша. – Івано-Франківськ: Сіверсія ЛТД, 1998. – С. 32-86.
3. Чекалін М.М. Селекція і генетика окремих культур: навч. посібник / М.М. Чекалін, В.М. Тищенко, М.С. Баташова. – Полтава: ФОП Говоров С.В., 2008. – 368 с.
4. Частная селекция полевых культур / В.В. Пыльнев, Ю.Б. Коновалов, Т.И. Хупацария и др.; под ред. В.В. Пыльнева. – М.: Колос, 2005. – 552 с.

13. СЕЛЕКЦІЯ ЛЬОНУ-ДОВГУНЦЯ

Логінов М.І. – доктор с.-г. наук

13.1. Досягнення, класифікація

Використання культури льону людиною обчислюється тисячоліттями, не зменшилось її народногосподарське значення й сьогодні. За даними ФАО зараз у світі щорічно висівається більше 7 млн гектарів льону, у тому числі приблизно 1,2 млн – льону-довгунця.

Льон-довгунець з давніх часів є традиційною прядивною культурою поліських та західних регіонів України. Він має великі перспективи багатопільового використання – отримання волокна для текстильної промисловості, високоякісної олії харчового, технічного, лікувального призначення і біологічно цінних харчових та кормових концентратів. Важливе значення цієї культури також у зміцненні економіки сільського господарства на бідних поліських ґрунтах.

Селекційна та дослідницька робота з цієї культурою в країні розпочалася порівняно недавно – з п'ятидесятих років минулого століття. Зараз цим займаються в Інституті луб'яних культур, ННЦ Інституті землеробства, Інституті сільського господарства Полісся та Інституті землеробства і тваринництва західного регіону України. За минулі роки українськими селекціонерами розроблено багато теоретичних і методичних питань з селекції та насінництва льону, створено більше 20 сортів. Зараз до державного Реєстру сортів рослин України занесено 23 сорти, з яких 19 – вітчизняної селекції. Серед кращих високопродуктивних сортів, які користуються найбільшим попитом у виробництві, слід відмітити Чарівний, Глілум, Рушничок, Київський, Український 3, Вручий, Ірма, Світанок і Каменярь.

Сучасне сільськогосподарське виробництво ставить перед селекціонерами завдання щодо створення високопродуктивних сортів льону-довгунця з різною тривалістю вегетаційного періоду, з умістом волокна у стеблах 28-31 %, урожайністю волокна 1,5-2,0 т/га, насіння – 0,8-1,0 т/га, якістю волокна не нижче 15 номера, стійких до вилягання, хвороб і придатних до вирощування за інтенсивною технологією у конкретних ґрунтово-кліматичних умовах. У біологічному відношенні кожний сорт повинен мати характерну відмінність, бути однорідним і стабільним за основними ознаками.

За ботанічною класифікацією льон належить до родини льонових *Linaceae* (D.C.) *Dumort F.* До родини належать 22 роди, з яких для практичних цілей використовується переважно один рід – *Linum* (*Tourn*) *L.* [2].

Рід льону включає більше двохсот видів однорічних і багаторічних трав'янистих рослин. На основі багаторічних досліджень біологічних властивостей, генетичних особливостей і селекційної цінності зразків світової колекції, яка на сьогодні нараховує біля шести тисяч, увесь культурний льон віднесено до одного ботанічного виду – *Linum usitatissimum*.

Для науково-виробничої мети використовується наступна внутрішньовидова ботанічна класифікація культурного льону: різновидність, сорт, форма. Виділяють п'ять різновидностей, які відрізняються за морфологічними та господарсько цінними ознаками: льон-довгунець, льон-межеумок, льон-кудряш, крупнонасінний льон і сланкий багатостебловий напівозимий льон.

13.2. Генетика

Генетика є теоретичною основою селекції льону-довгунця. На сьогодні вивчено успадкування цілої низки ознак цієї прядивної культури.

Найважливіші кількісні господарсько цінні селекційні ознаки льону-довгунця – загальна висота рослин, технічна довжина стебел, насіннева продуктивність, уміст волокна у стеблах, тривалість вегетаційного періоду та інші – контролюються полігенними системами і мають, як правило, проміжний характер успадкування. Дія генів за полімерного характеру успадкування ознак може бути адитивною, домінантною, наддомінантною, епістатичною, комплементарною та іншою, а також можливе явище трансгресії.

Селекцію льону-довгунця за кількісними ознаками проводять з урахуванням дії генів:

- за адитивної дії генів у гібридному потомстві вищеплюється найчисленніший клас рослин, який займає середнє положення між батьківськими формами. При цьому їх фенотип адекватно відображає генотип, що дозволяє цілеспрямовано вести добір форм із бажаною величиною ознаки;

- за домінантної дії генів гетерозиготні і гомозиготні гібридні рослини фенотипічно не відрізняються між собою, що зумовлено однаковою дією домінантних алелів. Добір за певною ознакою за домінування менш ефективний, ніж за адитивної дії генів.

- за умови наддомінування, коли відбувається підвищення фізіологічної енергії і життєздатності гетерозиготи порівняно з обома гомозиготами, можливий добір більш продуктивних гібридних рослин у порівнянні з вихідними гомозиготними батьківськими формами. Водночас у поколіннях за розщеплення практично неможливе закріплення найбільш продуктивних форм;

- за умови трансгресії у гібридному організмі об'єднуються генотипи, які доповнюють один одного, що дозволяє вести добір рослин з розмахом мінливості вище, ніж у обох батьківських форм.

Відомості про характер успадкування якісних ознак льону також мають практичне і теоретичне значення. Наприклад, використання ознак форми і кольору елементів квітки та забарвлення насіння актуальне як у селекційній роботі, так і під час апробації сортових посівів, експертизи сортів на відмінність, однорідність і стабільність та визначення їх патентоспроможності. Відомості про характер успад-

кування ознаки стійкості до захворювання рослин льону та інших властивостей дозволяють моделювати селекційний процес і прискорювати створення сортів із заданими властивостями.

Колір пелюсток та інших ознак льону визначають 8 генів, а індійських видів – 7 генів. Сполучення генів B_1, B_2 і C зумовлюють домінуючий голубий колір пелюсток, ген D – голубий, dd гомозигота дає і рожеве забарвлення. Гени A і E інтенсифікують забарвлення, тобто роблять його більш яскравим, ген F – послаблює колір, гомозигота ff – міняє голубе забарвлення на лілове (бузкове). За умови домінування гена K вся пелюстка має забарвлення, а гомозиготи kk – колір концентрується по краю пелюстки.

Форма пелюстки льону залежить від трьох основних факторів кольору – генів B_1, B_2 і C . Гени B_1 і B_2 та будь-яка комбінація C -алелів надають пелюстці гладеньку поверхню, гомозиготи $b_1 b_1$ або $b_2 b_2$ і домінуючий ген C – вузьку і гофровану поверхню. Таким чином, всі квітки із забарвленням і білими пелюстками можуть бути гладенькими чи гофрованими.

Колір пиляків може бути жовтим чи голубим. За умови контролювання забарвлення рецесивними генами $b_1 b_2, d$, чи h колір пиляків жовтий. З усіма домінуючими генами забарвлення стає голубим. Звідси виходить, що рожеві пелюстки завжди пов'язані з жовтими пиляками, але білі квітки з генотипом ss можуть мати голубі пиляки.

Окрім генів, які визначають колір пелюсток, ще 4 додаткових фактори впливають на забарвлення пиляків. Гени z_1 і z_2 зумовлюють колір тичинкових ниток, якщо ще присутні гени B_1, C і K замість c, E або F . Ген T послаблює голубе забарвлення тичинкових ниток, а ген H надає голубого забарвлення пилякам, якщо домінуючими генами є B і D .

Три гени визначають колір стовпчика маточки і приймочки. R дає голубий колір стовпчика маточки з генами B і C , але приймочка стає фіолетовою за участю генів R, B і C . Ген I послаблює забарвлення приймочки.

Колір насіння визначається наявністю чи відсутністю пігменту в оболонці насінини. За наявності гена G оболонка насінини має, а gg – не має забарвлення. Ген d доводить жовтий колір до коричневого, а b_1 – надає зеленуватого відтінку. За наявністю генів B, D і G забарвлення червонувате, але наявність гомозигот dd чи $dd, b_1 b_1$ жовтий колір змінюється на коричневий без червонуватого відтінку. Ген X посилює, а x – послаблює інтенсивність забарвлення насіння.

Стійкість льону до іржі зумовлена взаємозв'язком між генетичними факторами паразита і господаря. Стійкість до іржі визначає дія наступних генів: $K, K1, L, L1 - L11, L12-1, L12-2, M, M1 - M6, N, N1, N2, P, P1 - P5, Q$.

Ознака стійкості до фузаріозу в льону домінуюча. Вона зумовлена дією генів $Fu, Fu2, Fu3, Fu4 - Fu7$.

Характер успадкування стійкості льону до іржі та фузаріозу, як правило, моно- або дигенний.

13.3. Методи селекції

Найбільш розповсюдженим методом створення нових сортів льону-довгунця є внутрішньовидова гібридизація сортів і ліній льону з високою комбінаційною здатністю за основними ознаками структури врожаю та якості волокна з наступним цілеспрямованим індивідуальним добором і всебічним оцінюванням селекційного матеріалу за господарсько цінними ознаками, які контролюються генетичною системою. Для виявлення форм з високою комбінаційною здатністю використовують діалельні схрещування.

Основним методом селекційного процесу є індивідуальний добір із перевіркою потомств за селекційними ознаками (педігрі). У гібридних комбінаціях за одними ознаками індивідуальний добір кращих рослин розпочинають проводити з другого покоління (F_2), а за іншими – з третього (F_3) і більш пізніх гібридних поколінь – навіть із F_5 і F_6 , що залежить від характеру успадкування тієї чи іншої ознаки. Добір і оцінювання рослин у гібридних поколіннях проводять до тих пір, поки не завершиться їх розщеплення за основними господарсько цінними ознаками. Схема селекційного процесу наведена на рис. 20.

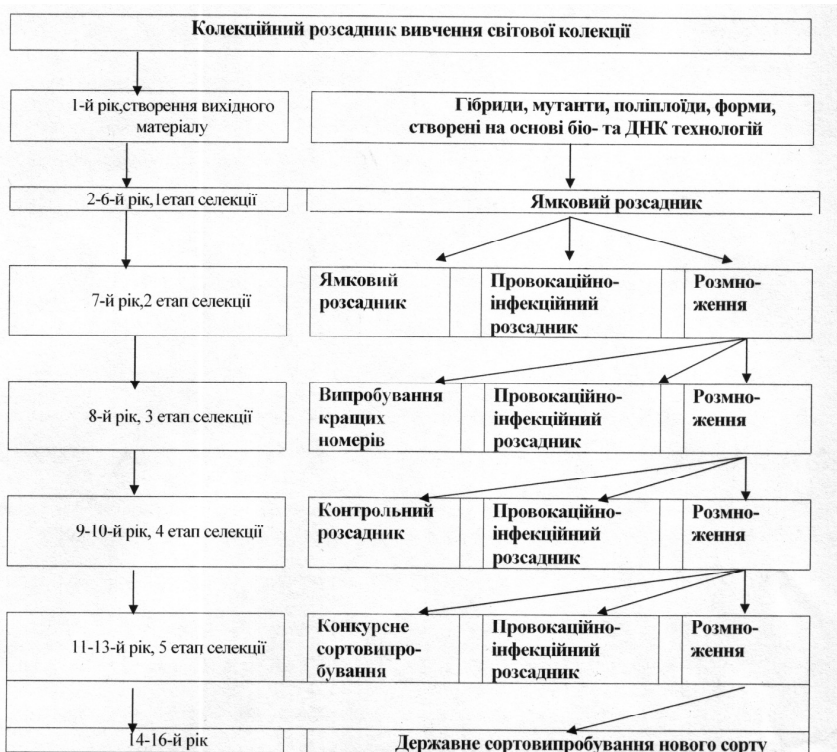


Рис. 20. Схема селекційного процесу льону-довгунця

13.4. Вихідний матеріал

Вихідним матеріалом для селекції льону-довгунця є найбільш продуктивні, занесені до державного Реєстру України, вітчизняні та зарубіжні сорти, кращі зразки української колекції Інституту луб'яних культур і інших дослідних установ, яка налічує більше двох тисяч сортозразків, а також колекції зарубіжних країн, цінні лінії і сорти власної селекції та інших дослідних установ, форми, створені методом гібридизації, індивідуального добору й індукційного мутагенезу, джерела та донори важливих господарсько цінних ознак і властивостей.

Одним із найбільш важливих джерел інформації для підбору батьківських форм льону для схрещування є результати вивчення зразків у колекційному розсаднику. На сьогодні чотирма виданнями "Каталогу" представлено характеристику базової колекції льону-довгунця України.

У селекції на ранньостиглість цінним вихідним матеріалом є сорти 1288/12, 806/3, Світоч, Призив 81, Персей, Український ранній. Хорошими донорами морфологічних ознак є сорти Глухівський ювілейний, Новоторжський, Могильовський 2, Чарівний, Зоря 87, Ірма, Світанок, Artemida, Natasja, Eskalina, Пона, Belinka, Viola, Viking; ознак структури врожаю волокна – Глухівський ювілейний, Новоторжський, Artemida, Natasja, Agros, Hermes, Зоря 87, Псковський 85; ознак якості волокна – Глухівський ювілейний, Новоторжський, Могильовський 2, Чарівний, Зоря 87, Оршанський 2, Viking, Belinka, Псковський 85, Сальдо, 1288/2, 806/3, Світоч та Український 2.

Вихідний гібридний матеріал створюється шляхом проведення різноманітних схрещувань.

13.5. Методика і техніка селекційного процесу

Для проведення схрещування батьківські та материнські форми зразків льону висівають у розсаднику гібридизації. Розмір ділянки становить від 0,5 до 1,0 м² залежно від обсягу схрещувань. Сівба ручна з міжряддями 10 см, нормою висіву 10 млн схожих насінин на 1 га (100 шт. схожих насінин на погонний метр). Сівба льону проводиться на високому агротехнічному фоні. У період вегетації для запобігання вилягання рослин використовують підтримувальну сітку.

Під час схрещування зразків льону-довгунця з кудряшовими і межумковими типами, останні висіваються на ізольованій ділянці для недопущення біологічного засмічення шляхом перехресного запилення.

З метою зближення термінів зацвітання рослин у розсаднику гібридизації, сорти з різною тривалістю вегетаційного періоду, особливо ранньостиглі, висівають у два строки з інтервалом 5-7 діб.

Техніка гібридизації сортів льону-довгунця наступна. У суцвітті льону перед кастрацією залишають 5-6 найбільш крупних бутонів.

Каструють їх перед днем цвітіння. У цей час конус пелюсток знаходиться над чашечкою квітки. Пінцетом (рукою) захвачують цей конус за верхівку і видаляють пелюстки. Потім пінцетом (голкою) видаляють послідовно усі п'ять тичинок. Квітку ізолюють ватою, розправивши її попередньо в тонку пластинку. Легко скручують вату над квіткою і біля квітконіжки, щоб вона не впала. Оптимальний строк кастрації бутонів – з 14 до 21 години. У цей час бутони найбільш міцні, а самозапилення виключається. Запилення кастрованих бутонів проводять вранці наступного дня між 7 і 9 годинами. Запилюють квітку пензлем або зірваною розкритою квіткою батьківської форми, проводячи його пиляками декілька разів по приймочці маточки кастрованої квітки. Процент зав'язування гібридного насіння, як правило, дуже високий.

Кастрацію малорозвинених бутонів з вечірніх годин (14-21.00) можна перенести в ранішні години, у день запилення з 4.30 до 8.00 залежно від вологості й температури повітря. У ці години бутон виростає до дорослої, але ще не розкритої квітки, і пиляки не розтріскуються. За такого стану квітки, пелюстки і пиляки добре розвинені й видаляються пінцетом із неї набагато простіше, ніж у вечірні години напередодні запилення. Запилення кастрованих квіток проводиться у міру розтріскування пиляків на батьківських рослинах. Зав'язування гібридного насіння – 100%.

Поряд із гібридизацією для створення вихідного матеріалу широко використовується метод індукованого мутагенезу, поліплоїдії та інші. Обробка насіння, рослин і генеративних органів льону радіаційними променями та хімічними мутагенами проводиться на основі використання спеціальних методик, які передбачають дози, норми, способи і строки їх застосування. Найбільш висока частота мутацій досягається шляхом обробки насіння хімічними мутагенами – етиленіміном, нітрозоетилсечовиною, діметилсульфатом, нітрозометилсечовиною та ін.

Гібридний та інший вихідний матеріал направляється для подальшого вивчення й добору в розсадник першого етапу селекції. В цей час проводиться формування генотипів, або так зване закладання нових сортів льону, для чого здебільшого використовують індивідуальний добір рослин із перевіркою потомств за селекційними ознаками. Добір елітних рослин (родоначалників майбутніх сортів) здійснюють у другому – п'ятому і більш пізніх поколіннях гібридів. Добір проводять до завершення розщеплення гібридів за основними господарсько цінними ознаками, в умовах ямкового способу сівби – за висотою рослин, технічною довжиною стебла, масою стебла і волокна, вмістом волокна у стеблах, кількістю насінневих коробочок, масою насіння з рослини, стійкістю до вилягання (побічним методом), строками цвітіння і дозрівання, компактністю суцвіття та якістю волокна, вираженою показником відносного розривного навантаження (ВРН) прядива й іншими ознаками. У першому (F_1) і другому (F_2) поколін-

нях гібридів вивчають взаємодію генетичних факторів, які контролюють ознаки та характер їх успадкування.

Ямковий розсадник розміщують у селекційно-насінневій сівозміні. Грунт на ділянці поля для закладання ямкового розсадника максимально вирівнюють за структурою, родючістю та вологістю шляхом ретельного перемішування його орного шару. Підготовлену ділянку розбивають на яруси шириною 1 м, довжиною 20 м та відстанню між ними 2 м. Грунт на ярусі ущільнюють, засипають через решето тонким шаром піску і злегка зволожують.

Насіння селекційних номерів висівають вручну в ямки, зроблені груповим маркером на глибину 1,5 см. Площа живлення рослин у ямковому розсаднику 2,5 x 5 см. По три крайні ямки з обох сторін ярусу посіву засівають будь-яким сортом льону для створення захисної смуги.

Сівбу селекційних номерів проводять породиною. Одержане у розсаднику гібридизації насіння F_0 , F_1 і наступних поколінь на першому етапі селекції висівають човниковим способом. Через кожні 10 селекційних номерів – по 20 насінин сортів стандартів, а в межах гібридних комбінацій – також по 20 насінин відповідних батьківських форм. З метою запобігання вилягання рослин льону в розсаднику застосовують їх підтримку горизонтальними сітками, які прикріплюються до металевих каркасів. Упродовж вегетації в розсаднику проводять догляд за рослинами, прополовання від бур'янів та фенологічні спостереження.

З метою створення оптимальних умов для росту і розвитку рослин та більш достовірного оцінювання селекційного матеріалу в ямковому розсаднику підтримують оптимальну вологість ґрунту. В суху жарку погоду поливають щоденно від сівби до ранньої жовтої стиглості льону. Норму поливу змінюють, залежно від фази росту та розвитку рослин і погодних умов, від 1 л води на початку до 5 л на 1 м² посіву в кінці вегетації льону.

Збирання селекційного матеріалу в ямковому розсаднику проводять породиною (селекційними номерами) у фазу жовтої стиглості. Кожну рослину селекційного номера за основними господарсько цінними і біологічними ознаками аналізують окремо. При цьому визначають висоту рослин, технічну довжину стебла, кількість насінневих коробочок, масу технічної частини стебла. Після проведення біологічного вимочування визначають масу волокна і вміст волокна у стеблі та його якість. Добір кращих елітних рослин за комплексом господарсько цінних ознак розпочинають із другого гібридного покоління. Ефективністю на першому етапі селекції відрізняється добір у гібридних комбінаціях з високим ступенем трансгресії за основними ознаками. Він дозволяє поєднувати в одному генотипі корисні властивості рослини, які мають між собою навіть негативний кореляційний взаємозв'язок.

Добір і оцінювання рослин у гібридних поколіннях проводять до тих пір, поки не буде досягнуто вирівняності (однорідності) потомства однієї рослини (родини) за основними ознаками, за якими проводиться

селекційна робота. Вирівняність селекційних номерів визначають шляхом математичної обробки результатів аналізу кількісних ознак.

Насіння відібраних у розсаднику першого етапу селекції елітних рослин і вихідного матеріалу, який становить інтерес для практичної селекції, передають для вивчення і випробування в ямковому селекційному розсаднику другого етапу селекції.

На другому етапі селекції проводять подальше оцінювання селекційних номерів та їх перші випробування за комплексом господарсько цінних ознак, включаючи стійкість до вилягання і захворювань та якість волокна, розпочинають паралельне розмноження насіння кращих номерів. Така робота проводиться в наступних розсадниках: ямковому, провокаційно-інфекційному та розмноження.

На другому етапі селекції кожний селекційний номер висівається в ямковому розсаднику по 10 штук насінин. Залишок насіння використовують для розмноження і вивчення стійкості до хвороб. У ямковому розсаднику через 10 номерів висівають блок стандартів (кожний одним рядком): стандарт продуктивності (реєстрований сорт) і стандарт якості волокна (Зоря 87). За необхідності додатково висівають сорти-стандарт, стійкі до вилягання, ранні чи пізньостиглі та інші. Спосіб підготовки ґрунту і сівби, догляд за посівами, спостереження та аналізи в ямковому селекційному розсаднику другого етапу селекції аналогічні ямковому розсаднику першого етапу селекції. Збирання рослин льону проводять породиною у фазу жовтої стиглості.

13.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу

Селекційні номери аналізують на вирівняність рослин по висоті, технічній довжині стебел, компактності суцвіть, масі технічної частини стебла, кількості насінневих коробочок, масі волокна з рослини, вмісту волокна у стеблі, стійкості до вилягання і хвороб, тривалості вегетаційного періоду. Якість волокна – ВРН визначають за даними трьох – п'яти типових стебел, відібраних з кожної ділянки й вимочених шляхом теплового біологічного мочіння.

За результатами комплексного оцінювання проводять добір високорожайних селекційних номерів. Кращі селекційні номери за наявності необхідної кількості насіння (не менше 20 г) передають до наступного етапу селекції.

На першому та другому етапах селекції проводять оцінювання якості волокна з індивідуальних рослин. Для цього використовується анатомічний метод досліджень, який дозволяє зробити орієнтовне оцінювання якості волокна в окремих стеблах льону-довгунця.

Оцінювання стебел сортів і селекційних номерів анатомічним методом проводять відповідно до методики мікроскопічних досліджень. Анатомічні зрізи стебел аналізують за декількома ознаками: кількістю

елементарних волокон на зрізі (шт.), кількістю волокон, які зв'язані здерев'янілими серединними пластинками (%), кількістю волокнистих пучків (шт.), кількістю волокон у пучках (шт.), розміром елементарних волокон у радіальному і тангентальному напрямках (мкм).

Якість волокна індивідуальних рослин льону-довгунця селекційних розсадників першого та другого етапів селекції визначають також за показником ВРН прядива. Для цього визначають розривне зусилля, гнучкість та масу волокна з однієї рослини, дані яких вводять у емпіричну формулу:

$$Q_{\text{пр}}^p = (1,66 + 0,0066P : m) \cdot \sqrt{\sum \Gamma \cdot (0,124 + 2,4 m - 6,24m^2)} \text{ сН/текс},$$

де P – розривне зусилля волокна;

m – маса волокна з однієї рослини, мг;

Г – гнучкість волокна, мм;

Σ – сума числових показників;

1,66; 0,0066; 0,124; 2,4 і 6,24 – постійні величини.

Чим вище показник ВРН прядива, тим краща якість волокна елітної рослини.

На цих етапах проводять також оцінювання стійкості селекційного матеріалу до вилягання. Вона полягає у порівнянні довжини першого міжвузля у 10-денних рослин льону-довгунця, вирощених в абсолютно однакових умовах. Чим менше перше міжвузля, тим стійкіший сорт до вилягання і навпаки.

Для визначення стійкості до вилягання селекційного матеріалу першого і другого етапів селекції можна використовувати й побічний метод оцінювання – показник ступеня зігнутої прикореневої частини стебла. Ступінь згину стебла елітних рослин льону-довгунця є величина заміру в міліметрах, яка характеризує відхилення основи стебла від вертикальної прямої лінії. Нестійкі до вилягання сорти та селекційні номери льону характеризуються більшим згином прикореневої частини стебла, а стійкі – меншим.

Селекційні номери льону-довгунця, передані на третій етап селекції, продовжують випробовувати в селекційному та інфекційному розсадниках і паралельно розмножувати їх насіння.

На третьому етапі селекції номери вперше випробовують в умовах, наближених до виробничих. Для цього розсадник закладають на високому агротехнічному фоні. Селекційні номери, залежно від наявності насіння, висівають на ділянках площею 0,5 або 1,0 м² без повторень з нормою висіву насіння 20-25 млн схожих насінин на 1 га за ширини міжрядь 7,5-10,0 см. Норму висіву коригують відповідно до ґрунтово-кліматичних умов зони вирощування льону. Сівбу здійснюють за допомогою ручної овочевої сівалки зі спеціально підготовленими отворами на валу висівного апарату або вручну в підготовлені маркером борозенки. Рядкові норми висіву насіння готують заздалегідь.

Ділянки розміщують на ярусах довжиною 20 м, ширина ярусу та міжярусних доріжок становить 1,0 м. Через кожні 6 селекційних номерів висівають стандарт, а через кожні 18 номерів – блок додаткових стандартів (сортів із особливими властивостями): Український ранній – стандарт скоростиглості, Зоря 87 – стандарт якості волокна, Ескаліна – стандарт стійкості до вилягання. У період вегетації за рослинами проводять необхідні фенологічні спостереження і догляд.

Перед збиранням здійснюють жорстке вибракування селекційних номерів, уражених хворобами і схильних до вилягання. Оцінювання селекційних номерів здійснюють за такими ознаками: висота рослин, вирівняність рослин за висотою, урожай соломи, волокна, насіння, вміст всього і вихід довгого волокна, стійкість до хвороб та вилягання, тривалість вегетаційного періоду.

На проведення технологічного аналізу направляють солому з усієї ділянки. Оцінювання якості волокна проводять інструментальним методом. При цьому визначають гнучкість, міцність, тонкість, довжину жмені і номер волокна.

Основною особливістю четвертого етапу селекції є випробування селекційних номерів в умовах контрольного розсадника, наближених до виробничих умов. Випробування селекційних номерів контрольного розсадника та конкурсного сортовипробування проводиться у 4-6-кратному повторенні за методикою державного сортовипробування. Подальше вивчення стійкості селекційного матеріалу до хвороб і його розмноження здійснюють відповідно у провокаційно-інфекційному розсаднику та розсаднику паралельного розмноження, яке проводять аналогічно третьому етапу селекції.

Сівбу контрольного розсадника виконують на високому агротехнічному фоні. Висівають селекційні номери селекційною сівалкою СЛ-16 з шириною міжрядь 7,5 см і нормою посіву 22-25 млн схожих насінин на гектар. Облікова площа ділянки становить 5 м². Розміщення селекційних номерів у першій повторності систематичне, у другій – четвертій – рендомізоване. Ширина міжділянкових доріжок і прикінцевих захисних смуг ділянок – 50 см. Основним стандартом (контролем) висівають сорт, занесений до державного Реєстру сортів рослин України, який широко використовується у даній зоні льоносіяння. Додатковими стандартами використовують наступні сорти: Зоря 87 – стандарт якості волокна та Український ранній – стандарт на скоростиглість.

У період вегетації проводять догляд за посівами, боротьбу із льоновою блішкою. Для боротьби з бур'янами використовують гербіциди.

Облік густоти стояння рослин на кожній ділянці проводять на другий чи третій день після повних сходів і перед збиранням шляхом підрахунку рослин на двох площадках розміром по 0,125 м² за умови чо-

тириразового і 0,166 м² – за триразового повторення, які фіксують у типових за густотою місцях з обох кінців ділянки. Загальна площа облікових площадок щодо кожного селекційного номера становить 1 м².

Збирання селекційних номерів льону проводять у фазу жовтої стиглості. Врожай соломи, насіння і волокна визначають методом суцільного обліку – зважуванням вирощеного врожаю лубоволокнистої продукції з усієї облікової ділянки.

В умовах контрольного розсадника селекційні номери оцінюють упродовж двох – трьох років за наступними показниками: тривалість вегетаційного періоду, висота рослин, стійкість до вилягання, дружність цвітіння та визрівання, ступінь розтріскування коробочок, урожай соломи, насіння і волокна, вміст всього волокна та вихід довгого волокна. Інструментальними методами визначають якість соломи – номер і технологічні властивості волокна, а саме: міцність, гнучкість, тонкість, довжину жмені та номер.

На основі даних комплексного оцінювання в контрольному та інфекційно-провокаційному розсадниках кращі номери за наявності не менше 5 кг насіння передають до заключного етапу селекції.

Основне завдання заключного етапу селекції льону-довгунця полягає у максимальній точності й об'єктивності порівняльного оцінювання селекційних номерів, виявленні кращих із них, що перевищують стандарт за врожайністю, якістю продукції, стійкістю до вилягання, хвороб та інших показників, для передачі на державне сорто-випробування. Для цього у паралельному розмноженні вирощують не менше 100 кг насіння оригінальної еліти.

На п'ятому етапі селекційні номери висівають у конкурсному селекційному сортовипробуванні, яке проводиться за типом державного випробування сортів. Паралельно проводять їх вивчення у провокаційно-інфекційному розсаднику на стійкість до хвороб та здійснюють розмноження, яке проводиться аналогічно четвертому етапу селекції.

У конкурсному селекційному сортовипробуванні, як і в контрольному розсаднику, селекційні номери оцінюють за показниками, що використовуються у контрольному розсаднику.

Сортовипробування проводять на полі сівозміни по кращому попереднику, який прийнято для льону-довгунця у виробництві, на вирівняній за рельєфом і родючістю ділянці. Основний і передпосівний обробітки ґрунту проводять за загальноприйнятою технологією для цієї культури. Не допускають під час оранки попадання звальних і розвальних борозен на майбутні ділянки посіву.

Форми, дози і строки внесення мінеральних добрив на ділянку під сівбу конкурсного селекційного сортовипробування встановлюють з урахуванням даних агрохімічного аналізу ґрунту на полі та рекомендацій виробництву. Одна із основних вимог під час внесення добрив – рівномірність їх розподілення по площі.

Сівбу проводять спеціальною льоновою сівалкою СЛ-16 з нормою висіву насіння 22-25 млн схожих насінин на гектар.

Розміщення селекційних номерів у першому повторенні систематичне, у другому – четвертому – рендомізоване. Ширина міжділянкових доріжок – 50 см. Основним стандартом (контролем) висівають сорт, занесений до Реєстру сортів рослин України, який широко використовується у зоні льоносіяння та додаткові стандарти.

Збирання селекційних номерів льону в сортовипробуванні проводять у фазу ранньої жовтої стиглості. Урожай соломи і насіння визначають методом суцільного обліку – зважуванням усієї виросленої продукції з кожної ділянки. Під час зважування льоносоломи з неї відбирають пробу для визначення вологості. Солому приводять до стандартної – 19, а насіння – до 12 % вологості.

Селекційні номери вивчають у конкурсному селекційному сортовипробуванні упродовж 3-х років. Для виявлення реакції селекційних номерів на умови вирощування, визначення тривалості їх вегетаційного періоду проводять фенологічні спостереження по кожній ділянці селекційного номера першого-п'ятого етапів селекції. При цьому встановлюють наступні фази росту і розвитку рослин: повні сходи – поява 75 % рослин; початок фази ялинки – поява 3-4 пар звичайних листків; початок цвітіння – зацвітання квіток на 10 % рослин; кінець цвітіння – коли на ділянці залишається квітувати не більше 10 % рослин (спостереження за цвітінням проводиться не пізніше 8 годин ранку); рання жовта стиглість – коли 75% коробочок має жовто-зелений колір, насіння в них сформоване, блідо-зелене з жовтим носиком, решта коробочок – жовті з жовтим насінням, а деякі – зелені, з зеленим, бурим і коричневим насінням. Тривалість вегетаційного періоду визначають від повних сходів до настання фази ранньої жовтої стиглості.

Перед збиранням візуально встановлюють рівномірність досягання сортів (селекційних номерів) у балах: 5 балів – рівномірність досягання хороша (відстає в досяганні не більше 5 – 10% рослин); 3 бали – середня (відстає в досяганні 11 – 25 % рослин); 1 бал – погана (відстає в досяганні більше 25 % рослин).

Оцінювання стійкості сортономерів льону-довгунця до вилягання розпочинають з першого дня прояву ознаки в день або наступного дня, а потім через 5-10 днів до збирання льону з метою визначення спроможності селекційних номерів (сортів) до випрямлення (підняття). У випадку зливи і вітру оцінювання проводять на третій день після їх припинення.

Стійкість сортів до вилягання визначають у балах по кожному сорту і кожній повторності окремо. Сорти без ознак вилягання отримують оцінку 5 балів. Стеблостій таких сортів найбільш придатний до комбайнового збирання. Сорти, які вилягли, але випрямались, і такі, що вилягли слабко та місцями, отримують 4 бали. Сорти із се-

реднім ступенем вилягання оцінюють 3-ма, а за сильного вилягання, яке стримує механізоване збирання, – 2-ма балами. Схильним до вилягання селекційним номерам, не придатним через вилягання до машинного збирання, оцінюють в 1 бал.

Оцінювання якості волокна на заключних етапах селекції ведеться за методом інструментального оцінювання чесаного волокна теплого біологічного мочіння, розробленим О.О. Шушкіним. Оцінюють міцність, гнучкість і тонкість (грубість), визначають метричний номер за показником його розщепленості. Цей аналіз якості волокна виконують за оцінювання селекційних номерів третього, четвертого і п'ятого етапів селекції. За трьома показниками згідно з формулою визначають розрахункову добротність прядива (D_p), яка характеризує прядивну здатність волокна селекційних сортів:

$$D_p = 0,2M + 0,1Г + 0,013T + 2,1,$$

де М – міцність у кг;

Г – гнучкість у мм;

Т – тонкість (грубість) (номер) у мм/мг;

0,2; 0,1; 0,013 і 2,1 – постійні величини.

Технологічне оцінювання льляної соломи проводять відповідно із затвердженою Відділенням рослинництва УААН методикою.

Із соломи льону, направленої на технологічний аналіз з контрольного розсадника та конкурсного селекційного сортовипробування, шляхом теплового чи росяного мочіння готують тресту, з якої на м'яльно-тіпальному верстаті СМТ-200М або м'яльно-тіпальному агрегаті заводського типу отримують волокно.

Оцінювання якості тіпаного волокна селекційних номерів льону-довгунця проводять за наступними показниками: вихід довгого волокна, розривне навантаження, гнучкість, лінійна щільність, довжина жмені, номер та його довірчий інтервал.

Оцінювання льону-довгунця за стійкістю до хвороб проводиться у польових інфекційно-провокаційних розсадниках, де штучне зараження льону патогенами поєднується з провокаційними умовами для їх розвитку (пізній, розріджений, широкорядний посів, внесення підвищених доз азоту, фосфору).

Провокаційний розсадник на фузаріоз закладається ізольовано від основних посівів льону-довгунця. З метою штучного підсилення дії інфекційного фону ґрунт заражується фузаріозною льоносоломкою із розрахунку 50-60 г на 1м² площі, а також чистою культурою гриба *Fusarium oxysporum (f lini)*, що була розмножена на стерильних зернах вівса з розрахунку 5 г на погонний метр.

Зразок льону займає в інфекційному розсаднику однорядкову ділянку довжиною 0,5 погонного метра. На кожній ділянці висівається 50 насінин з міжрядям 10 см. Через 20 номерів висівається блок

стандартів: 1-7 – стійкий сорт, Світоч – сприйнятливий сорт та найбільш поширений сорт у регіоні.

Оцінювання стійкості льону-довгунця до фузаріозу проводять у фазу повних сходів та після збирання врожаю шляхом визначення кількості вражених рослин та обрахуванням індексу розвитку хвороби за формулою :

$$X = \frac{\sum(AB)}{MC} 100,$$

де X – індекс розвитку хвороби, %;

A – кількість рослин з однаковим ступенем ураження;

B – бал ураження;

M – кількість рослин у пробі;

C – найвищий бал шкали;

Σ – сума числових показників.

Для оцінювання стійкості льону-довгунця до фузаріозу використовують шкалу Стама (табл. 10).

Польовий інфекційно-провокаційний розсадник до антракнозу створюється зараженням ґрунту сумішшю штамів патогенів. Чиста культура збудника антракнозу виділяється із зараженого насіння льону з подальшим розмноженням на стерильних зернах вівса.

Таблиця 10 – Шкала Стама для визначення стійкості льону-довгунця до фузаріозу

Група стійкості, бал	Ступінь стійкості	Розвиток хвороби, %
5	Високий	0–20
4	Вище середнього	21–40
3	Середній	41–60
2	Слабкий	61–80
1	Дуже слабкий	81–95
0	Відсутній	96–100

Інфікування ґрунту чистою культурою гриба *Colletotrichum lini* Manns проводиться перед сівбою з розрахунку по 6-8 г на погонний метр. Інфекція присипається тонким шаром ґрунту з наступним поливом. Сівба зразків льону в розсаднику виконується у пізні строки – кінець травня з розрахунку 50 шт. насінин на 0,5 м погонних. Через кожні 20 зразків висівається блок стандартів: Оттава – стійкий до антракнозу сорт; Тверця – сприйнятливий до антракнозу сорт і найбільш поширений у регіоні.

Розвиток антракнозу перед збиранням обліковується за шкалою :

- 0 – здорові рослини;
- 1 – слабкий ступінь;
- 2 – середній ступінь;
- 3 – сильний ступінь;
- 4 – дуже сильний ступінь.

Процент індексу розвитку хвороби обраховується за загально-прийнятою формулою.

Оцінювання стійкості селекційного матеріалу до основних хвороб доцільно проводити за результатами комплексного провокаційно-інфекційного розсадника на фузаріоз та антракноз.

Зкладається він ізольовано від основних посівів льону-довгунця. Перед сівбою в рядки глибиною 5-7 см вноситься суміш 25-30-денної чистої культури збудників фузаріозу та антракнозу, розмноженої на стерильних зернах вівса з розрахунку 7-8 г на погонний метр у співвідношенні 1:1, та присипається тонким шаром ґрунту з наступним поливом. Сівба проводиться у пізні строки – кінець травня.

Кожний селекційний номер висівається з нормою 50 шт. насінин на 0,5 м погонного з міжряддям 10 см. Через 20 номерів висівається блок стандартів: сорт, найбільш поширений у регіоні; 1-7 – стійкий до фузаріозу; Світоч – сприйнятливий до фузаріозу; Оттава – стійкий до антракнозу; Тверця – сприйнятливий до антракнозу сорт.

Попереднє оцінювання стійкості сортів до фузаріозу та антракнозу проводиться в фазу повних сходів, а остаточне – під час збирання врожаю визначенням кількості уражених рослин та обрахуванням індексу розвитку хвороб.

Використання в селекційній роботі методу оцінювання стійкості льону-довгунця до фузаріозу та антракнозу в умовах комплексного інфекційного розсадника значно зменшує матеріальні витрати і підвищує ефективність селекційної роботи на імунітет до основних хвороб.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Яке народногосподарське значення має льон-довгунець?
2. Назвіть ботанічну класифікацію культурного льону *Linum usitatissimum* L.
3. Як успадковується та системи генетичної регуляції основних господарсько цінних ознак льону-довгунця?
4. Викладіть схему селекційного процесу льону-довгунця.
5. Назвіть методи створення вихідного матеріалу: гібридизація, мутагенез, основні види схрещування.
6. Назвіть основні етапи селекційного процесу, техніку їх виконання.
7. Викладіть методи оцінювання селекційного матеріалу на якість волокна на різних етапах селекції.
8. Які ви знаєте методи оцінювання селекційних номерів до основних хвороб льону-довгунця?

Література

1. Селекція та первинне насінництво льону-довгунця / М.І. Логінов, В.П. Диннік, В.Б. Ковальов та ін.; За редакцією П.А. Голобородька. – Глухів, 2008. – 61с.
2. Тимонін М.О. Розробка методу оцінки якості волокна в індивідуальних рослинах льону-довгунця на перших етапах селекції / М.О. Тимонін, М.І. Логінов // Зб. наук. праць. – Глухів : ІЛК УААН, 2004. – Вип. 3. – С. 84 – 95.
3. Методические указания по селекции льна-долгунца / А.Р. Рогаш, А.Н. Марченков, Т.А. Александрова и др. – ВНИИ льна. – Торжок, 1987. – 64 с.
4. Методичні вказівки з фітопатологічної оцінки стійкості селекційного матеріалу льону-довгунця до фузаріозу // Інститут луб'яних культур УААН. – Суми, 2007. – 11с.
5. Лошакова Н.И. Методические указания по фитопатологической оценке устойчивости льна-долгунца к болезням / Н.И. Лошакова, Т.В. Крылова, Л.П. Кудрявцева. – ВНИИ льна. – М., 2000. – 52с.
6. Чучвага В.И. Метод оценки образцов льна-долгунца на устойчивость к болезням в условиях комплексного инфекционного фона / В.И. Чучвага, М.И. Логінов // Материалы междунар. науч.-техн. конференции. – Торжок, 2005. – С. 279 – 282.

14. СЕЛЕКЦІЯ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ

Роїк М.В. – академік УААН

14.1. Історія введення цукрових буряків у культуру. Систематика та вихідний матеріал

Історія введення у культуру. Цукровий буряк – порівняно молода культурна рослина, проте має велику родовідну генеалогію. Введення буряку в культуру з використанням добору сягає у III тисячоліття до н.е., а перші відомості про коренеплідні форми зустрічаються у VI-V ст. до н.е. Документальні відомості про буряки знаходимо в “Історії рослин” Теофраста, в енциклопедичному огляді античного сільського господарства Колумелли, а також у “Природній історії” Рая Плінія і творах Аристофана та Плавта.

Спільне вирощування листового буряку (мангольд) і коренеплідного спричинило до їх природної гібридизації. Одним з таких гібридів вважають сілезький буряк, який є родоначальником цукрового буряку. Він успадкував від листового (мангольда) високу цукристість, а від коренеплідної форми – велику масу і форму коренеплода. Коренеплідний буряк почали вирощувати у Київській Русі в X-XI ст., звідси він поширився у Великий Новгород, Московську Русь, Польщу, Литву. У країнах Західної Європи коренеплідні форми почали вирощувати пізніше – у XIII-XIV ст. Спочатку буряк вирощували на городах, а в середині XVIII ст. він став польовою культурою.

Раніше основним джерелом цукру вважали цукрову тростину, але потім Марграф (1747р.) відкрив, що “цукор-сирець” знаходиться й у місцевих рослинах і довів це на прикладі цукрового буряку. Продовжив цю роботу Ахард, який у 1798 р. отримав велику кількість цукру, а з 1802 р. розпочав його виробництво на створеному ним заводі в Сілезії. Ахард вважається засновником не тільки цукрового виробництва, але й буряківництва і, зокрема, селекції.

У 1800 р. почалися роботи з селекції цукрового буряку. В цей період його вирощували як городньо-кормову рослину, що дає високий врожай коренеплодів, але цукристість вихідних форм була низькою. Тому перші дослідники основну увагу зосередили на підвищенні цукристості і технологічної якості буряку. Після виходу в світ праці Ч.Дарвіна “Походження видів шляхом природного добору”, селекційно-генетична робота стала йти по новому шляху – на основі визнання могутньої сили добору. Широко використовується спочатку масовий, а потім індивідуально-родинний добір як більш ефективний. Це дозволило за короткий час підвищити цукристість з 6 до 16-17 %. В експериментальній еволюції цукрового буряку виділяють такі етапи: окультурення і добір найбільш придатних для людини форм буряків, селекційного покращення існуючих багатонасінних буряків, експери-

ментального формоутворення (роздільноплідні, стерильні, поліплідні і т.п. форми), створення однонасінних сортів та поліплідних гібридів, формування гібридів на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЧС гібриди). Завдання сучасної селекції – підвищення продуктивності існуючих, а також створення нових гібридів цукрових буряків на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності, стійких до комплексу біотичних та абіотичних факторів, придатних для вирощування за інтенсивними та енергозберігаючими технологіями, і конкурентоспроможних на вітчизняному й світовому ринках цукру.

Місце буряку в рослинному світі і центр походження. Цукрові буряки (*B. vulgaris saccharifera*) належать до класу дводольних родини лободових (*Chenopodiaceae*). Рід *Beta* (Зосимович В.П., 1968) об'єднує 14 диких і один культурний вид. У процесі еволюції видів роду *Beta L.* утворилися з природних груп нові види, що належать до секцій: *Patellares Transch* – канарські (3 види); *Corollinae* – гірські (6 видів); *Vulgaris* – звичайні (6 видів).

До останньої секції належить відібраний і сформований людиною збірний вид *Beta vulgaris L.* За сучасними уявленнями, він займає таке місце в рослинному світі: група – *Cormobionta* (вищі листяностеблові рослини), *Angiospermae* (покритонасінні, або квіткові), клас – *Dicotyledones* (дводольні), родина *Chenopodiaceae* (лободові), підродина – *Ceclolobeae*, рід – *Beta L.*, секція – *Vulgares*, підвид – *Saccharifera*.

Секція *Patellares* – це так звані канарські буряки. Вони розповсюджені на Канарських островах, у Марокко та півдні Іспанії. Ця секція представлена трьома видами: *B. webbiana*, *B. procumbens*, *B. patellaris*. Коріння у них дерев'янисте, розгалужене, тонке й дрібне. Насіння у деяких представників з'являється у перший рік, але є й такі, що дають потомство на другий рік.

Гірські буряки (секція *Corollinae*) представлені багаторічними трав'янистими рослинами. Трапляються коренеплоди масою до кількох кілограмів і довжиною до 1 м з дерев'янистою м'якоттю. Поширені вони у гірських районах Малої Азії, Закавказзя, Сирії, Балкан, Криму. Переносять морози до 30 °С. Рослини їх характеризуються уповільненим темпом розвитку, цвітіння настає на другий рік вегетації. Ця секція включає шість видів: *B. macrorrhiza*, *B. lomatogona*, *B. intermedia*, *B. trigina*, *B. corolliflora*, *B. nana*.

До буряків секції *Vulgares* (буряки звичайні) належать одно- та багаторічні види передгірної і прибережної флори, а також підвиди культурних буряків. Секція представлена шістьма видами: *B. patula*, *B. vulgaris*, *B. atriplicifolia*, *B. macrocarpa*, *B. perennis*, *B. maritima*.

Родина лободових об'єднує близько 100 родів і 1500 видів. На території нашої країни трапляється 48 родів і близько 270 видів.

Лободові ще називаються соляниковими, оскільки вони є основними рослинами на засолених ґрунтах і ростуть на морському узбе-

режжі. Дикі види буряку поширені в районах Середземномор'я, Передній Азії, на африканському та європейському узбережжях Атлантичного океану, Канарських островах, у Каліфорнії, на узбережжі Чорного і Каспійського морів, Закавказзі й Середній Азії. М.І. Вавилов встановив, що буряк походить із Середземноморського центру. Ним зібрано найбільшу у світі колекцію буряку, яку і нині використовують селекціонери у своїй практичній роботі.

Дикі види як джерело цінних ознак. Більшість диких видів не схрещуються або погано схрещуються з культурними буряками. Однак, незважаючи на труднощі міжвидової гібридизації (різномірність хромосом, стерильність гібридів), у процесі виведення високопродуктивних гібридів цукрових буряків та пошуках нових цінних ознак селекціонери все частіше використовують ці види.

Відомо, що вид *B. maritima* (приморські буряки) стійкий до вірусної мозаїки, церкоспорозу, пероноспорозу, біологічно пристосований до засушливих умов завдяки глибокому розміщенню кореневої системи в ґрунті. Із 14 диких видів однонасінні плоди формують шість, у тому числі три види секції *Patellares*; крім того, вони цікаві для селекціонерів з точки зору стійкості до бурякової нематоди. Вид *B. procumbens*, крім однонасінності, характеризується гладкими, майже кулястими плодами. Вид *B. lomatogona* формує великі супліддя і коренеплоди масою до 10 кг. А джерелом генів самофертильності може слугувати вид *B. lomatogona*. Характерно, що у диких видів виявлено значний вміст у клітинах оксалату кальцію. З його вмістом пов'язують енергетичний обмін речовин, інтенсивне дихання і підвищену втрату цукру рослинами. Вид *B. cicla* можна використовувати у селекційному процесі як донор підвищеної фотосинтетичної активності і кращого розподілу цукрів у коренеплоді. Пристосованість рослин до засоленних ґрунтів пояснюють насиченістю їхнього клітинного соку цукром і високим осмотичним тиском.

Слід зазначити, що генетичні особливості диких видів буряків дають можливість їм протистояти впливу несприятливих умов середовища, бути стійкими до шкідників, хвороб, бур'янів, тому їх залучають у схрещування під час створення компонентів гібридів, стійких до абіотичних і біотичних факторів доквілля.

За законом гомологічних рядів спадкової мінливості М.І. Вавилова, носії генів диких видів, що контролюють цінні ознаки, можна знайти і в культурних форм буряку, проте частота зустрічі їх у панміктичних популяціях буряку цукрового є дуже низькою. За використання певних прийомів з подолання міжвидової несхрещуваності інтрогресія комплексів цінних генів диких видів у культурні форми є перспективною.

Форми цукрових буряків. Як головні різновидові ознаки, за якими культурні цукрові буряки поділяють на форми, взято такі показники: плоідність (число хромосом в соматичних клітинах), будова квітки (стериль-

на чи фертильна), плідність (будова суплідь – зрісноплідні та роздільноплідні), наявність чужорідних генів (трансгенів) і специфічних генів, що контролюють спеціальні ознаки (самофертильність, округлі форми).

Нині у межах підвиду *B. vulgaris saccharifera*, які використовують для створення компонентів сучасних гібридів, можна назвати такі форми:

- диплоїдний багатонасінний буряк з двостатевими квітками (число хромосом – 18 у соматичних і 9 – у статевих клітинах, квітки двостатеві, фертильні, у клубочку, залежно від кількості плодів, що зрослися, міститься дві-п'ять насінин). Такі буряки займають чималу частку у селекційному генофонді, раніше широко використовувалися як сортипопуляції, нині – як вихідний матеріал для селекції запилювачів до чоловічостерильних форм – компоненти гібридів на стерильній основі.

- диплоїдний однонасінний буряк з двостатевими квітками, містить у диплоїдному наборі 18, у гаплоїдному – 9 хромосом, квітки двостатеві, проте під час формування насіння вони не зростаються (роздільноплідні). На основі такої форми буряків селекціонери створювали однонасінні сорти-популяції, які дозволили проводити сівбу на кінцеву густоту. Нині ці сорти є джерелами однонасінних закріплювачів стерильності, за допомогою яких розмножують стерильні форми.

- тетраплоїдний багатонасінний буряк з двостатевими квітками, має у соматичних клітинах 36, у диплоїдних – 18 хромосом. Морфобіологічними особливостями цієї форми є більш крупні черешки, листя, пагони, пилкові зерна, супліддя і власне насінина, уповільнений розвиток у процесі вегетації, пізньостиглість, менша посухостійкість, знижена здатність до проростання пилкових зерен, уповільнений темп запліднення й розвитку насіння, що призводить до пониженої схожості насіння. Таку тетраплоїдну багатонасінну форму раніше використовували як запилювач у процесі створення анізоплоїдних гібридів на фертильній основі, так званих полігібридів; у сучасній селекції на її основі створюють тетраплоїдні лінії до пилкостерильних диплоїдних компонентів за створення триплоїдних гібридів.

- тетраплоїдний однонасінний буряк з двостатевими квітками. Відрізняється від попередньої форми тим, що на квітконосних пагонах формуються поодинокі розташовані плоди. Свого часу вони використовувалися як материнський компонент полігібридів (анізоплоїдні гібриди), нині не мають селекційної перспективи.

- форми з цитоплазматичною чоловічою стерильністю, залучаються до схрещувань як однонасінні матеріали диплоїдного рівня плоідності, хоча в експериментальних колекціях є стерильні за пилком тетраплоїдні зразки. Характеризуються недорозвинутістю пилків і дегенерацією пилкових зерен. Першим гібридом, створеним за участю пилкостерильного компонента уманської селекції, був гібрид Ювілейний, районований 1981 р.

- форми із спеціальними ознаками, що є селекційною метою. До них належать трансгенні форми, у геном яких привнесено чужорід-

ний ген інших видів, що контролює не притаманні вихідній формі ознаки (наприклад, стійкість до гербіцидів певного типу), форми з округлим коренеплодом, з покращеним метаболізмом (оптимізованим фотосинтезом і розподілом цукрів у коренеплоді), самофертильні (за примусового запилення формують насіння).

Кожна з цих форм може бути представником будь-якого екотипу, проте всі вони характеризуються специфічними екологічними, морфологічними, цитологічними і генетичними особливостями, що визначають різновидності цукрових буряків.

Вихідний матеріал для селекції цукрових буряків. Вихідним матеріалом у селекції є культурні й дикі види і різновидності, сортипопуляції, продукти масових та індивідуально-родинних доборів, гібридні міжлінійні, сортолінійні та міжсорткові зразки, лінії різних інбредних поколінь, синтетики різних циклів періодичних доборів.

Потреbam сучасної селекції буряків слугують також зразки Національного центру генетичних ресурсів рослин України, який діє на базі Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва (м. Харків), що налічує більше 124 тис. зразків, у тому числі 5,6 тис. технічних і 2,9 тис. кормових культур. Крім того, колекція Інституту цукрових буряків та його мережі нараховує біля 300 зразків, які репрезентують 12 видів і щорічно поповнюється ознаковими донорами, новими культурними формами й дикими співродичами.

14.2. Лінійна селекція цукрових буряків

Інбридинг і його вплив на цукровий буряк. Основним методом одержання ліній у цукрових буряків є інбридинг, який у сучасних генетико-селекційних дослідженнях оцінений по-новому, його значущість очевидна як у теоретичних розробках, так і на практиці. Якщо основою популяційної селекції були різні форми масового та групового доборів, то у гетерозисній селекції необхідним є використання ліній, гомозиготних за селектованими ознаками, і їх наступна гібридизація.

Шкідливий вплив самозапилення на цукрові буряки вивчали В. Баргос, К. Андрлік, Г. Феліх, Г. Корн, Б. Каянус, Г. Шоу, Е. Бауер. Всі вони відмічали, що за примусового самозапилення зав'язування насіння погіршується, з'являються дефективні рослини, знижуються показники схожості насіння, врожайності і цукристості коренеплодів (депресія). Створені таким чином лінії селекційного значення не мали, проте метод інбридингу дозволив провести диференціацію складної перехреснозапильної популяції і виділити в гомозиготному стані багато відмінних одна від одної ліній, а також виділити цінні ознаки, що мають рецесивну природу. Тому інбридинг М.І. Вавілов справедливо вважав формотворчим фактором. Це дозволяє розкласти популяції вихідних матеріалів буряків на ботанічні форми (одна насінні, самофертильні та стерильні за пилком і т.п.).

Створенню самозапиленних ліній перешкоджає система генетичної несумісності, яка притаманна перехреснозапилюваним культурам, у тому числі й цукровим бурякам. Для цієї культури характерні такі типи запилення: перехресне запилення між квітками різних рослин (ксеногамія), запилення між квітками однієї й тієї ж рослини (гейте-ногамія) і самозапилення у межах однієї квітки (аутогамія). Проте окремі рослини у межах популяції здатні до самозапилення, що вперше довів Ч. Дарвін. Проте пізніше Hjalmar-Nilsson, Hallqvist вказали на обмеженість самозапилення у цукрових буряків.

Генетична система самонесумісності пояснюється гіпотезою опозиційних факторів. У цукрового буряку вона належить до гаметофітного типу, особливістю якої є незалежна дія множинної серії S-алелів у пилкових зернах і приймочці маточки. Генетичну інтерпретацію самонесумісності дає гіпотеза Оуена (1942), згідно з якою ця ознака контролюється двома комплементарними генами, що виявляють незалежну дію один до одного. За наявності однакових алелів у пилковій трубці і тканині приймочки рослина не здатна до самозапилення, проте зав'язує насіння від запилення чужорідним пилком, який несуть неідентичні алелі. Так, якщо рослина має генотип $s1s2s3s3$, то пилові трубки генотипу $s1s3$ і $s2s3$ викликають реакцію несумісності, натомість, попадання пилку, що несе алелі $s1s4$, $s2s4$, $s1s5$, $s2s6$ і т.д., цю реакцію пригнічує, внаслідок чого на материнській рослині формується насіння. Відмінності між генотипами пилкового зерна і приймочки хоча б за одним алелем приводять до самозапилення. Дигенний контроль ознаки самонесумісності підтверджено й іншими дослідниками.

У нашій країні дослідження з інцухту цукрових буряків було вперше проведено Т.Ф. Гриньком на Іванівській дослідно-селекційній станції. Популяції цукрових буряків представлені в основному самостерильними рослинами, проте відмічені рослини, що зав'язують невелику кількість насіння. Специфічна реакція на самозапилення у популяції цукрових буряків має генетичну зумовленість. Різна кількість рослин, що зав'язали насіння, пояснюється генетичним різноманіттям вихідних матеріалів, на яких закладалися лінії, а також модифікаційним впливом довкілля.

Проблема інцухту не зводиться до виділення самофертильних біотипів, значення цього методу слід розглядати ширше. Воно полягає у перебудові генотипної структури перехреснозапилюваних популяцій. Генетичні процеси, які відбуваються під час самозапилення, призводять до того, що гени переходять у гомозиготний стан, і це викликає депресію майже всіх кількісних ознак. Негативний вплив інбридингу спричиняється тим, що шкідливі рецесивні мутації, пригнічені домінантними алелями у гетерозиготному стані, переходять у гомозиготний стан і проявляються на фенотипічному рівні зниженими показниками життєздатності, врожайності, стійкості до хвороб. В Інституті цукрових буряків одержано експериментальні дані щодо впливу інбридингу на госпо-

дарсько цінні ознаки цукрових буряків (популяції урожайного і цукристого напрямів доборів та інбредних ліній чотирьох інбредних поколінь інбридингу). За однакових вихідних фенотипів ці ознаки знижувалися в обох зразках з різною інтенсивністю (рис. 21 і рис. 22).

У результаті послідовних поколінь інбридингу значення кількісних ознак перестає знижуватися, тобто настає інбредний мінімум, іноді й після десяти генерацій, що свідчить про високу стабільність кількісних ознак у послідовних поколіннях самозапилених ліній. Депресія за основними господарськими ознаками проявляється у цукрових буряків з першого інбредного покоління, на що вказували майже всі дослідники, які працювали з самозапиленими лініями. Проте були випадки, коли не спостерігалася велика депресія урожайності, цукристості і габітусу рослин цукрових буряків, або ж її зовсім не було.

Відомо, що величина інбредної депресії під самозапилення у диплоїдів змінюється, як правило, відповідно до коефіцієнта інбридингу (F), який показує ймовірність знаходження у гомологічних хромосомах двох ідентичних алелів гена. Цей коефіцієнт уперше був введений S.Wright у 1924р. За самозапилення диплоїдів $F=1/2 (1+F^1)$, де

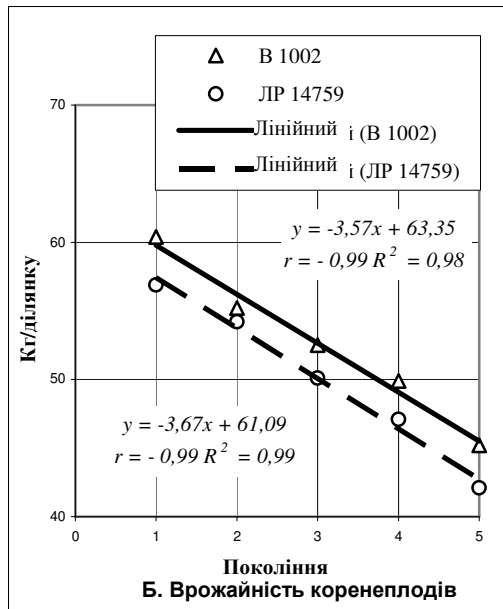
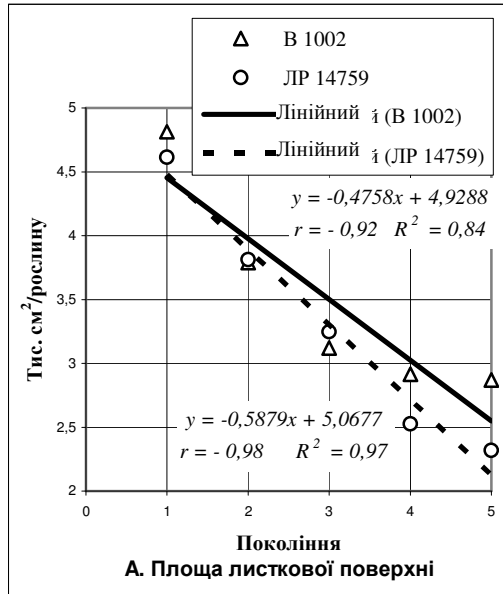


Рис. 21. Вплив інбридингу на ріст, розвиток і врожайність коренеплодів

F^1 – коефіцієнт інбридингу попереднього покоління. У диплоїдів гомозиготизація настає значно швидше, ніж у тетраплоїдів. Високий ступінь гетерозиготності алелів у тетраплоїдів пояснює причини їх могутності, крім того, у них існує більш широкий спектр алейних і міжалельних взаємодій.

Інбридинг у гетерозисній селекції необхідно застосовувати ще й тому, що вже на перших етапах селекційної роботи елімуються дефективні і нежиттєздатні рослини, які несуть летальні і напівлетальні гени. Переведення мутації у гетерозиготний стан дозволяє компенсувати їх шкідливий вплив і забезпечує високий рівень продуктивності та життєздатності гібридів за участю таких форм.

Зняття інбредної депресії можливе за умови гібридизації контрастних за ознаками ліній. Для цукрових буряків лінії-запилювачі схрещують з чоловічостерильними формами, причому цінність цих материнських ліній також залежить від генотипу.

Відомо, що процеси формування ознак продуктивності цукрових буряків проходять в онтогенезі і залежать від особливостей розвитку рослин, перебігу фізіологічних процесів, взаємозв'язків між врожайністю й цукристістю, площею і станом листового апарату. На про-

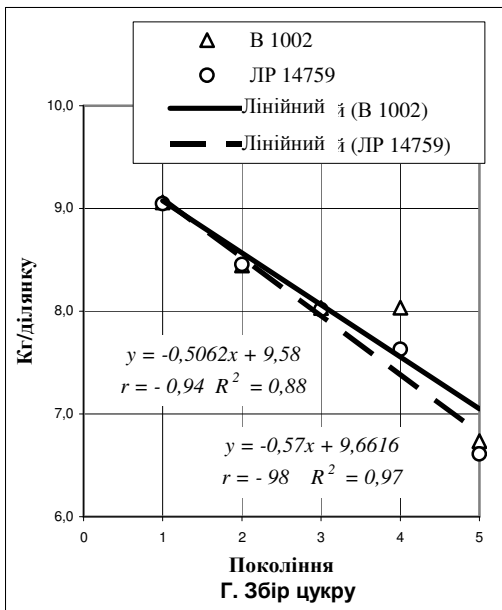
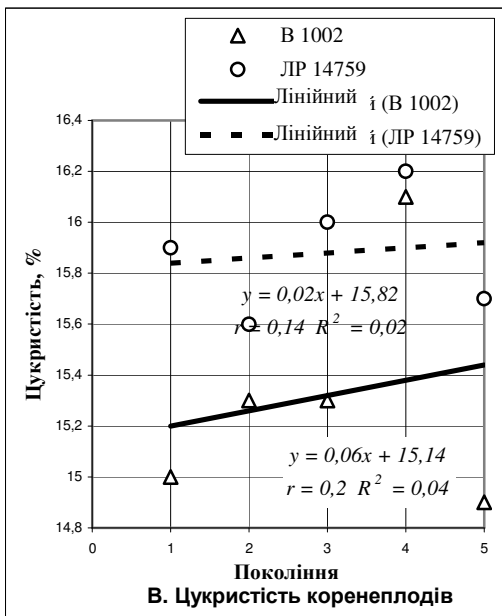


Рис. 22. Вплив інбридингу на основні господарсько цінні ознаки запилювачів

дуктивність також впливає й підсумкова листкова поверхня рослин. Для утворення маси коренеплоду істотне значення має величина асиміляційного апарату, а для цукристості, крім цього, і якість листкової тканини. Більш високу цукристість мають рослини з меншою кількістю відносно великих листків. Інші дослідники вважають, що цукристість коренеплодів більшою мірою, ніж урожайність, залежить від облистяності рослин. Особливу роль при цьому відіграють крупні листки другого десятка, які є найбільш продуктивними щодо формування врожаю і цукронакопичення. Проте має значення і зворотний фотосинтезу процес дихання, який пов'язаний із витратою накопичених органічних речовин.

Формування врожаю відбувається не лише на тлі складних взаємозв'язків і взаємозумовленості найважливіших фізіологічних процесів, але й залежить від спадкових особливостей генотипу, їх реакції на умови середовища (забезпеченість рослин вологою, ріст і розвиток за певного теплового режиму і т.п.). Іншими словами, це складний процес, на який впливає багато факторів.

У гетерозисній селекції під час створення ліній слід враховувати не лише ті показники, які формують продуктивність, а й репродуктивну здатність фертильних ліній-запилювачів, від якої залежить ефективність переzapилення, запліднення і в кінцевому результаті врожай та якість гібридного насіння. Запилення відіграє певну роль у формуванні різноманіття генотипів у популяції, робить ефективним добір, позитивно корелює зі ступенем зв'язування плодів і схожістю насіння, а величина пилкових зерен партнерів схрещування впливає на рівень гібридизації й вибірковість запліднення. Чим більша різниця між величиною пилкових зерен у батьків, тим вищим буде рівень гібридизації у форми з крупнішим пилком і нижчим – у більш дрібноклітинної форми.

За період цвітіння на кожен приймочку попадає не менше 300-400 пилкових зерен. Цукровий буряк є анемофільною культурою, тому в процесі розмноження кількість і якість пилку набуває великого значення. Наявність великої кількості пилку створює конкуренцію гамет, оскільки добір може проходити як на рівні фенотипу, генотипу, зиготи, так і в гаплоїдній фазі.

Самозапилення рослин цукрових буряків, яке використовується у процесі створення лінійного селекційного матеріалу, неминує пов'язане з його негативним впливом на процеси запліднення, ембріогенезу та формування життєздатного насіння, причому інцхт-депресія у разі зниження рівня гетерозиготності спостерігається незалежно від умов року і місця вирощування. Навіть однократне інцхтування знижує кількість пилкових зерен у пиляках майже вдвічі. За наступного інцхтування загальна тенденція зберігається, хоча й меншою мірою. За самозапилення відмічено порушення процесу мейозу як у цукрових буряків, так і в інших культур. Аномалії в процесі мейозу виявлені незалежно від сорту і ступеня інцхту.

Інбридинг призводить також до зменшення кількості нормальних і збільшення кількості карликових та дрібних пилкових зерен. Відмічена ще й тенденція зниження фертильності пилку з поглибленням інбридингу. Окремі рослини утворювали повністю стерильний пилок.

Запилення тісно пов'язане зі схожістю насіння. Досліджуючи кореляційні зв'язки між деякими ознаками насінневих рослин різних форм цукрових буряків, встановили середні позитивні кореляції між фертильністю пилку і схожістю насіння, а також зі ступенем зав'язування плодів.

Дослідники, які вивчали схожість насіння, вважають, що ця ознака має спадкову зумовленість, хоча значною мірою залежить і від неспадкових факторів. Ступінь гомозиготності теж впливає на ці показники. Встановлено, що саме гомозиготи та моногетерозиготи гинуть на різних етапах ембріогенезу або утворюють виповнені, але нежиттєздатні плоди. З підвищенням ступеня інбридингу диференціація і рівень схожості знижуються. Низька схожість насіння спричинена тим, що в результаті дії системи самонесумісності зародок дегенерує, зовні нормальні плоди є нежиттєздатними. Якщо рівень схожості насіння компонентів був невисоким (55-65%), то він суттєво підвищується під час відтворення гібридів у фабричній генерації. За даними іноземних авторів, схожість у потомстві від трьох послідовних самозапильень була нижчою, ніж у контролі, і її відновленню сприяло перезапильнення інбредних ліній.

Таким чином, внаслідок інбредної депресії за багатьма господарсько цінними ознаками, що спостерігається у самозапильених поколіннях, гомозиготні лінії у практичній селекції самостійного значення не мають, тобто не можуть служити сортами. У генетичних дослідженнях такі лінії використовують для вивчення генетичної природи ознак, вони можуть бути їх донорами, а також сприяють виявленню цінних властивостей, що контролюються рецесивними генами (наприклад, однонасінність). Метод інцухтування має велике значення з точки зору наступної гібридизації ліній для одержання гетерозисних гібридів.

Методи підвищення результативності створення ліній. Враховуючи труднощі отримання насіння під час самозапильнення, а також депресію основних ознак, яка викликає випадіння із селекційної роботи багатьох ліній, що досягли інбредного мінімуму, деякі дослідники перевагу віддають не суворому інбридингу, а так званому помірному інбридингу, за якого використовують сибси, напівсибси, інбредні популяції. Проте гетерозисний ефект гібридизації такого матеріалу значно нижчий, ніж від гібридизації самозапильених ліній. До інших способів підвищення результативності створення ліній слід віднести використання явища псевдосамофертильності. Відомо, що за рахунок понижених температур під час цвітіння, які можна досягти

як в умовах селекційно-тепличних комплексів, так і в природних (умови високогір'я), реакція самонесумісності пригнічується і тоді підвищується зав'язуваність насіння. Добір та закладення ліній можливі також і на самофертильних біотипах, проте частота гена самофертильності у природних популяціях є надто низькою. Виходом із цього може слугувати передача гена самофертильності самонесумісним формам від донорів цієї ознаки.

Сучасний стан генетико-селекційних досліджень вказує на те, що створення колекцій гомозиготних ліній цукрових буряків за певними ознаками – це перспективний шлях і важливий етап у гетерозисній селекції культури.

Способи ізоляції рослин. Для отримання ліній необхідна ізоляція рослин від чужорідного переzapилення. Для цього використовують індивідуальні й групові ізолятори різних конструкцій, що складаються з металевих конструкцій (каркасів) і бязевих чохла. За конструкцією вони можуть бути різні – у вигляді ізоляційних “будиночків” та циліндричні, а також застосовують і безкаркасні пергаментні ізолятори.

Групові ізолятори використовують для одержання насіння за суворої ізоляції від невеликих груп рослин: запилювачів, закріплювачів стерильності О типу і їх чоловічостерильних (ЧС) аналогів, потомств самозапилених ліній та інших селекційних матеріалів, що мають цінні ознаки (підвищену цукристість, стійкість до хвороб, високу комбінаційну здатність і т.п.). Їх можна використовувати також для одержання насіння простих чоловічостерильних гібридів, отриманих для вивчення окремих ознак. За технічними можливостями під групові ізолятори виділяється спеціально обладнана стаціонарна ізоляторна ділянка, розташована на рівній місцевості. Якщо групові ізолятори більш складної конструкції мають, крім каркаса і чохла, ще й вентилятор, то ізоляторна ділянка повинна бути забезпечена водопровідною (для поливу) та електричною (для роботи вентиляторів) мережами. У групові ізолятори циліндричного типу висаджують коренеплоди концентричними колами. Зовнішнє коло поділяють на 14-16 частин, а внутрішнє – на 6-8. У разі розміщення під ізолятором двох номерів (наприклад, ЧС аналога і закріплювача стерильності) один номер висаджують по зовнішньому колу, а інший – по внутрішньому і в центрі ізолятора. На номері розміщують етикетку. Оптимальним строком установки металічних каркасів на ділянках насінників є період масової появи квітконосних пагонів. У період бутонізації, за два-чотири дні до початку цвітіння, проводять попереднє вибракування насінників за однонасінністю, стерильністю та іншими ознаками, а також обробку рослин проти хвороб і шкідників, потім на каркаси одягають чохла. Перед дозріванням насінників їх знімають, розділяють пагони різних номерів, підв'язують окремі рослини. У фазі повної стиглості насінники зрі-

зають за компонентами, підсушують, обмолочують, проводять первинне очищення насіння і враховують його масу.

Індивідуальні ізолятори слугують для ізоляції одиночних рослин, або ж для парних схрещувань. Якщо в індивідуальний ізолятор висаджують одну фертильну, а іншу – стерильну рослину, то насіння з фертильної рослини є першим інбредним поколінням, а зі стерильної – гібридним, яке наступного року випробовується. Якщо в ізоляторі – дві фертильні рослини, то насіння збирається з кожної рослини окремо. Ці гібриди є реципрокними, і такі схрещування використовують для рекомбігенезу ознак.

Використовують також і пергаментні, і целофанові безкаркасні ізолятори, проте головною умовою є вчасна їх постановка для перешкодження неконтрольованого запилення.

14.3. Селекція на гетерозис на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності

Теорії та теоретичні основи гетерозису. Першим дослідником, який ще в середині 19-го століття зробив узагальнювальний висновок про виявлення гібридної сили за дії перехресного запилення, порівняно із самозапиленням у межах одного і того ж виду, був Ч. Дарвін, хоча перші наукові досліді зі схрещування різних видів тютюну та переваги щодо гібридних форм проведені ще раніше – у другій половині XVIII ст. і належать І. Кельрейтеру. Із зародженням селекції як науки у цукрових буряків підвищення врожаю за схрещування у першому поколінні помічав ще Л. Вільморен, про що описано в “Історії фірми Вільморенів” П.Ф. Шліппе у 1929 р. Результати робіт зі схрещування різних рас цукрових буряків того часу опубліковано також і вітчизняними вченими С.В. Гудвілом та І.І. Войткевичем.

Генетичні дослідження цього явища, названого у 1914 році гетерозисом, були започатковані Шеллом, Істом, Джонсоном та іншими генетиками на початку XX ст. Значну частину наукових фактів, пов’язаних з гетерозисним ефектом, пояснювали як вплив добросприятливих домінантних алелів Давенпорт, Джонс, Колінз, пізніше Брус, Кібл, Пеллю, Річі, Спрег. Проте деякі факти, особливо “моногоене Heterosis”, які не можна було пояснити з позиції теорії домінування, підтверджували наявність наддомінування як наслідок дії гетерозиготних пар алелів. К. Мазер (1955), враховуючи цитоплазматичні особливості батьківських форм, причиною гетерозису вважав сумарну взаємодоповнюючу дію всіх елементів клітини, що зумовлюють метаболізм гібридного організму. Критично оцінюючи існуючі на той час теорії, М.В. Турбін (1961) справедливо констатував, що гетерозис як складне біологічне явище не може бути пояснений од-

ним типом взаємодії генів. Запропонована ним теорія генетичного балансу враховує причинно зумовлені зв'язки в системі ген-ознака, тобто різнонаправлену дію на гібридний організм всіх елементів спадкової основи його генотипу. Іншими словами, домінування, наддомінування, неалельні взаємодії генів є складовими генетичного балансу. Пояснення гетерозису, як наслідку неалельної взаємодії генів, що знаходяться у різних геномах (теорія гетерогеномності), знаходимо у Ю.П. Мірюті (1971).

На основі молекулярно-генетичних досліджень проблеми гібридної сили Кетчсайд і Фінч розробили теорію генетичної комплементативності. Вплив гетерозису на фізіолого-біохімічні особливості організмів і його прогнозування успішно вивчали багато інших дослідників, зокрема, В.К. Шумний, В.Г. Шахбазов, Л.В. Хотильова.

Суттєвим внеском у вивчення механізмів гетерозису стало формулювання у 1983 р. В.А. Струнниковим гіпотези про компенсаційний комплекс генів (ККГ). Було чітко показано, що у відповідь на негативні мутації, які послаблюють життєздатність у популяціях мутантів, відбираються гени, котрі в гетерозиготі у F_1 дають гетерозисний ефект. Пізніше ним була запропонована схема отримання ліній з високою комбінаційною здатністю. Така гіпотеза нині є панівною і досить добре пояснює вагому частку наукових фактів, добутих експериментальним шляхом, у різних біологічних об'єктів, у тому числі й у цукрових буряків. Грунтуючись на ній, Соколов В.А. (1992) для цілеспрямованого одержання і вдосконалення ліній для гетерозисної селекції розробив методику "доборів на генотипному модифікаційному фоні". Він встановив конкретний механізм гетерозису, вважаючи, що причиною гетерозису є епістатична взаємодія генів.

Проте в літературі немає єдиної думки про ступінь впливу епістазу і його ролі у спадкуванні кількісних ознак у різних гібридів. Л.А. Тарутіна із співр. (1986) як тест на неалельні взаємодії застосувала порівняльні оцінки три- і чотирилінійних гібридів від відповідних середніх простих гібридів. Виявлено, що у більшості гібридів неалельні взаємодії не є вирішальними в генетичному контролі такої господарсько цінної ознаки, як маса зерна у качані гібридів F_1 кукурудзи.

Незначимість епістатичних ефектів описують і інші дослідники англійської наукової школи, вважаючи, що епістаз може бути важливим лише в унікальних генетичних поєднаннях, але вони зустрічаються надзвичайно рідко. Проте однозначності у трактуванні генних взаємодій не було, оскільки у інших дослідах описані значущі ефекти, пов'язані з епістатичною дією генів у парних міжлінійних і трилінійних гібридів. У деяких окремих комбінаціях схрещування епістаз, як основна причина гетерозису, виявлений Спрегом і Томасом.

Використовуючи більш точні методи досліджень, а саме біохімічні маркери (алоферменти) для вивчення генетики кількісних ознак, Штубером і Едвардсом отримана додаткова інформація щодо різних типів дії генів. Для важливих господарсько цінних ознак найбільш важливими були і найчастіше виявлялися адитивні дії генів і наддомінування.

Незважаючи на численні спроби пояснити детермінацію гетерозису різними типами генних взаємодій, єдиної теорії, яка б могла точно передбачати результативність гібридизації, донині так і не створено. Це частково пояснюється тим, що за гібридизації батьківських форм взаємодіють не окремі гени, що зумовлюють ознаки, а цілі генні комплекси із присутніми у них зчепленням, плейотропією, генною взаємодією, кореляціями і т.д. Проте незаперечним вважається той факт, що саме гібридизація і отримання гетерозисних гібридів є резервом підвищення продуктивності. Міжсортіві схрещування перевищують за продуктивністю сорти, а міжлінійні схрещування, особливо з використанням цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС) забезпечують ще більший ефект гетерозису. Цей напрям був, є і залишається перспективним у селекційній роботі. Використання гібридів, створених на основі ЦЧС, дозволяє підняти збір цукру на 5-20 %. Слід зазначити, що сама гібридність не може бути основною причиною підвищення продуктивності. Має значення ефект від гібридизації батьківських форм, тобто цінність компонентів схрещування, селекція яких має бути побудована на генетичних принципах з використанням ефективних методів.

У практичній селекції вважається доведеним той факт, що саме міжлінійні гібриди мають перевагу перед міжсортівими і сортовими. Якщо в міжсортівих або популяційних матеріалах через нерівняність вихідних форм з різною частотою зустрічаються низько- і середньоврожайні біотипи, то у міжлінійних гібридів рослини мають більший врожай у перерахунку на одну особину. Теоретичною основою цього явища є те, що різні алелі (домінантні і рецесивні) фіксовані в різних лініях, а це означає, що в поколінні F_1 за гібридизації різних інбредних ліній досягається гетерозиготність локусів. Це можна умовно представити (за Бороєвичем, 1984) таким чином :

$$\begin{array}{ccc} \text{лінія із сорту А} & \times & \text{лінія із сорту В} \\ \text{♀ ABcDeGij і т.д.} & \downarrow & \text{♂ авCdEgIJ і т.д.} \\ \text{F}_1 \text{ AaBbCcDdEeGgIiJj і т.д.} & & \end{array}$$

Формула кількісного обґрунтування гетерозису $H/F_1 = \sum dy^2$, яку наводив у 1964 р. Д. Фальконер, вказувала на те, що за значення d (домінантний ефект значної кількості генів) і y^2 – квадрата різниці за частотою генів між лініями, які схрещуються, різниця y^2 буде най-

більшою тоді, коли в гібридизацію вступають виключно гомозиготні лінії, а гібрид F_1 , гетерозиготний за всіма локусами, проявить максимальний ефект HF_1 , пов'язаний із алельною взаємодією. Переваги міжлінійної селекції у цукрових буряків були помічені ще у 1970 р. А.Л. Мазлумовим, який розумів, що сприятливі поєднання генів можна краще відтворити у кожному новому схрещуванні на рівні ліній, а не гетерозиготних за своєю суттю сортів. Це підтверджено й іншими авторами – і вітчизняними, і зарубіжними.

На сьогодні селекція цукрових буряків на гетерозис з використанням цитоплазматичної чоловічої стерильності є основним інструментом під час створення високопродуктивних гібридів.

Загальна схема створення гібридів на ЧС основі. Для створення гібридів цукрових буряків передбачається наявність двох компонентів – материнського і батьківського. Материнський компонент має бути пилкостерильним, однонасінним. Для його розмноження і постійного відновлення потрібно мати закріплювач стерильності, який також повинен бути однонасінним. Батьківським компонентом можуть слугувати багатонасінні лінії, звужені популяції, продукти багаторазових індивідуально-родинних доборів, а також синтетики, одержані в результаті рекурентних (періодичних) доборів.

Етапами технології селекційної процесу створення гібридів цукрових буряків на основі ЦЧС є:

- підбір стерильних за пилком рослин;
- аналізуючі схрещування для виділення однонасінних закріплювачів стерильності (О типи);
- насичувальні схрещування (бекроси) для створення однонасінних ЧС –аналогів ліній О типу;
- створення багатонасінного запилювача до ЧС форм диплоїдного чи тетраплоїдного рівнів;
- розмноження у чистоті перспективних ліній з одночасним вивченням за комплексом господарсько цінних ознак;
- підбір тестерів та оцінювання за загальною і специфічною комбінаційною здатністю з урахуванням асоційованих ознак;
- формування гібридів на основі підбору батьківських пар та відновлення компонентів.

Селекція компонентів, як і насінництво, ведеться окремо, формування гібридів здійснюється на останньому етапі. Гібридне насіння від схрещування однонасінної материнської і багатонасінної батьківської форм є фенотипічно роздільноплідним, що забезпечує можливість механізованого вирощування цукрових буряків із сівбою на кінцеву густоту рослин, а генотипно є гетерозитою, проте у виробництві використовується лише перше гібридне покоління на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності.

Загальна схема створення гібридів цукрових буряків подана на рисунку 23.

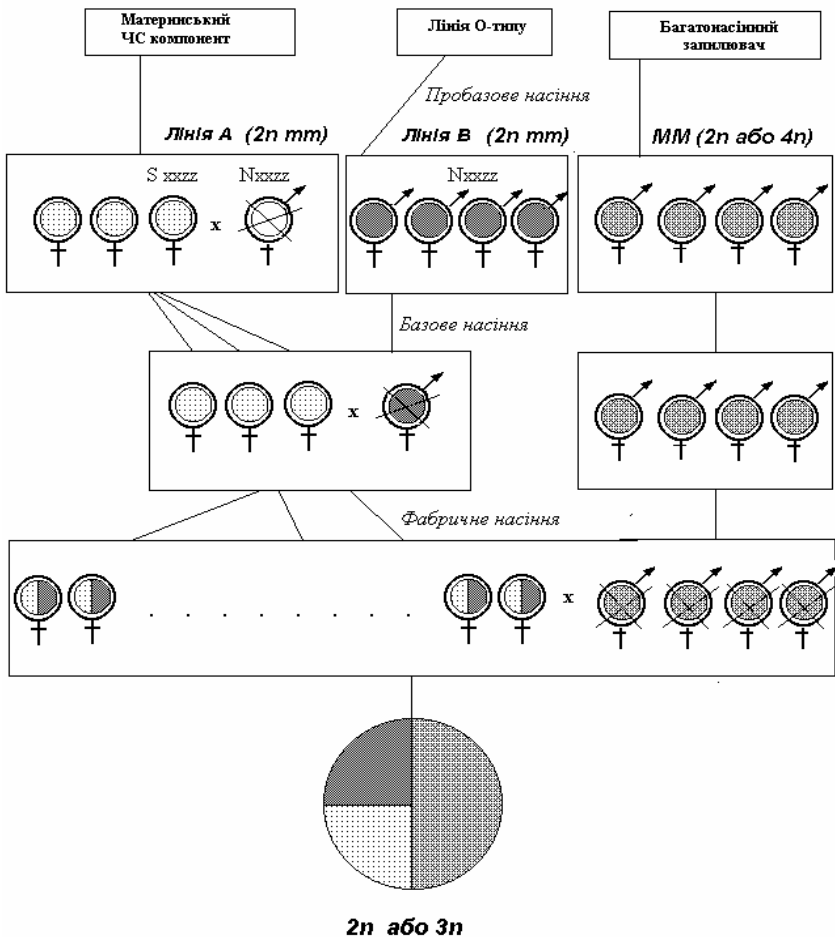


Рис. 23. Загальна схема створення гібридів цукрових буряків на ЦС основі

14.4. Створення материнського компонента гібридів

Фенотипічний прояв стерильності цукрових буряків. Стерильність як ознака цікава для селекціонерів з точки зору одержання 100 % гібридного насіння, що можна досягти лише за умови повної стерильності однонасінного компонента. Залежно від стану ядерних генів, що контролюють прояв ЦЧС у потомстві, зустрічаються повністю стерильні і напівстерильні рослини першого та другого типів (класифікація Оуена, 1942). Кожному генотипу стерильних рослин відповідає певний фенотип.

До повністю стерильних рослин відносять насінники з білими, або зеленувато-білими, прозорими пиляками, що не розтріскуються під час цвітіння. Пиляки містять дрібні, деформовані, без пор, нежиттєздатні пилкові зерна, які незначно забарвлюються барвниками. Після розкриття квіток пиляки повністю стерильних форм, як правило, чорніють і опадають. До напівстерильних рослин першого типу належать насінники з коричневими, або жовто-коричневими пиляками, які не повністю розкриваються під час масового цвітіння. Пиляки містять округлі, з добре вираженими порами, пилкові зерна, які є також нежиттєздатними. Напівстерильні рослини другого типу характеризуються жовтими пиляками, які містять у різних співвідношеннях суміш пилку напівстерильних рослин першого типу і звичайного життєздатного фертильного пилку.

Для формування гібридів необхідно брати повністю стерильні рослини, напівстерильні рослини першого і другого типів перед цвітінням вибраковують. Джерелами цитоплазматичної чоловічої стерильності свого часу слугували як самозапилені лінії і близькородинні селекційні матеріали, так і сорти-популяції. Загалом близькородинні схрещування призводять до формування ознаки ЦЧС. Так, в Інституті цукрових буряків І.А. Баб'яж, аналізуючи третє покоління 16 інцухт-ліній, виявив багато рослин із стерильним пилком (повністю і частково стерильні першого типу). Стерильність пилку фенотипічно і генотипно відповідала цитоплазматичній формі і успадковувалася як за вільного перезапилення, так і за схрещування під ізоляторам з окремими рослинами однонасінних буряків. Нині у селекційних закладах існує велика колекція стерильних за пилком матеріалів з різним поєднанням інших господарсько цінних ознак (підвищена цукристість, добрі технологічні якості, стійкість до хвороб, шкідників та несприятливих факторів довкілля).

Генотипна зумовленість ознаки стерильності-фертильності пилку. Цитоплазматична чоловіча стерильність належить до явищ, пов'язаних з нехромосомною спадковістю, що включає типи успадкування, які не пояснюються з позицій законів Менделя. Найбільш характерною ознакою нехромосомного успадкування є відмінність між результатами реципрокних схрещувань, наслідком яких є передача ознак за материнським типом, а також невідповідність кількісних співвідношень генотипів та фенотипів фактичних і теоретично очікуваних (неменделівське успадкування).

Цитоплазматична чоловіча стерильність виявлена у більше 100 видів квіткових рослин, що належать 20 родинам, у тому числі вона є і в сільськогосподарських культур (цукровий буряк, озиме жито, кукурудза, соняшник і т.п.). Джерелами цитоплазматичної чоловічої стерильності є продукти близькородинних схрещувань як всередині виду, так і міжвидові та міжродові гібриди. Іншим джерелом ЦЧС є спонтанні й індуковані мутації, які характерні, зазвичай, для

перехреснозапильних культур. Остаточної теорії появи форм з ЦЧС не сформовано, проте очевидними є як шляхи мутаційних змін у цитоплазмі, так і переміщення геному певного виду в геном іншого, яке можливе в процесі еволюційного формоутворення виду. Остання теорія є більше ймовірною, оскільки родоначальником культурної форми буряків є сілезький буряк, який генеалогічно має гібридне походження.

На сьогодні механізм успадкування ЦЧС у буряків у загальних рисах відомий і слугує практичній селекції. Генетичну зумовленість цієї ознаки у сорокових роках минулого століття пояснив Ф.Оуен. Доведеними вважаються такі положення: для форм з ЦЧС значення має поєднання як певного стану цитоплазми, так і ядерних генів, стерильність цитоплазми проявляється лише за наявності спеціальних генів у ядрі, їх кількості і стану (переважно рецесивного), що є специфічним для кожної культури і, нарешті, наявність генів-модифікаторів, що впливають на фенотипічне вираження ознаки.

За теорією Ф.Оуена, який вперше пояснив природу цитоплазматичної чоловічої стерильності у буряків (1942), існує два типи цитоплазми. Ядерний контроль здійснюється також двома генами. Рослини з цитоплазмою N (нормальна) формують двостатеві квітки з нормально розвинутими пиляками і пилковими зернами у них. Рослини із стерильною цитоплазмою (S-плазма) можуть бути повністю стерильними за пилком, з нежиттєздатними, або частково життєздатними, пилковими зернами (залежно від стану генів x і z). Комплементарний ефект цих генів і їх фенотип виявляється таким чином :

- S $xxzz$ – повна чоловіча стерильність (пиляки білого, або зеленувато-білого кольору);

- S $Xxzz$, S $xxZz$, S $XXzz$, S $xxZZ$ – частково стерильні, або напівстерильні першого типу (жовті пиляки, що містять дрібні нежиттєздатні пилкові зерна);

- S $XxZz$, S $XXZz$, S $XxZZ$, S $XXZZ$ – рослини формують більш-менш нормальні пилкові зерна, життєздатність яких неповна і великою мірою залежить від зовнішніх умов.

Ф. Оуеном описані й випадки, за яких успадкування стерильності не пояснюється запропонованою ним схемою. Він допускав наявність генів-модифікаторів, а також мутаційну мінливість цитоплазми у межах однієї рослини, які можуть змінювати характер успадкування. Знання про типи цитоплазми у цукрових буряків поглиблюються. Відомі й інші її типи, застосування яких у майбутньому дозволить розширити генотипну мінливість селекційних матеріалів.

Різноманітність біотипів цукрових буряків, що формуються на різних співвідношеннях стану цитоплазми і ядерних генів, а також особливості їх фенотипу за стерильністю-фертильністю пилку, наведено у табл. 11.

Таблиця 11 – Біоти́пи цукрових буряків за поєднанням ядерних генів і стану цитоплазми

№ п/п	Генотип рослини	Фенотип рослин з цитоплазмою	
		S	N
1	xxzz	Повністю стерильні - ЧС.	Фертильні
2	Xxzz	З нежиттєздатним пилком –напівстерильні першого типу	Те ж
3	XxZz	Те ж	-“-
4	XXzz	-“-	-“-
5	XxZZ	-“-	-“-
6	XxZz	Мають пилко, суміш фертильних і стерильних пилкових зерен, напівстерильні другого типу	-“-
7	XXZz	Мають пилко, фертильні	-“-
8	XxZZ	Те ж	-“-
9	XXZZ	-“-	-“-

Особливістю цих біотипів є те, що запилення іншими рослинами, а також самозапилення, можливе для всіх генотипів з плазмою N і для чотирьох останніх генотипів з плазмою S (6-9). За самозапилення генотипів рослин S Xxzz, S xXZz, S XXzz, S xXZZ на основі стерильної плазми у першому поколінні можна очікувати вищеплення рослин з нежиттєздатним пилком – повністю або частково стерильні форми. Повністю стерильні рослини з генотипом S xxzz можуть розмножуватися лише за наявності закріплювачів стерильності з таким же генотипом за ядерними генами, але з цитоплазмою N.

Звідси випливає, що за мутації цитоплазми N в S фертильність пилку зникає, натомість з'являється його стерильність. Такі ж перетворення можливі у генотипів Xxzz, xXZz, XXzz, xXZZ на основі цитоплазми N.

Із всіх можливих поєднань генів, що контролюють стерильність-фертильність пилку за ядерними генами x і z на основі двох типів цитоплазми (S і N) за умови вільного вибору рослин для парного схрещування, можна отримати 81 гібридне потомство. Залежно від генотипу батьківських пар можливо розрахувати розщеплення гібридів за фенотипом ЧС : ½ ЧС1 : ½ ЧС2 (табл. 12).

Таблиця 12 – Теоретично можливі розщеплення гібридів за співвідношенням фенотипів ЧС : ½ ЧС1 : ½ ЧС2 та їх частота

Співвідношення фенотипів ЧС : ½ ЧС1 : ½ ЧС2	Кількість теоретично можливих варіантів, шт	Частота, %
100 : 0 : 0	1	1,2
50 : 50 : 0	4	4,9
25 : 75 : 0	2	2,5
25 : 50 : 25	4	4,9
13 : 50 : 37	4	4,9
6 : 37 : 57	1	1,2
0 : 100 : 0	10	12,3
0 : 50 : 50	20	24,6
0 : 0 : 100	25	30,9

Проводячи гібридологічний аналіз ЧС гібридного потомства, коли за материнський компонент взято пилкостерильну форму з генотипом $S\ x\ x\ z\ z$, за співвідношенням стерильних і фертильних рослин під час розщеплення, або за відсутності його, можна встановити генотип запилювача, при цьому використовується критерій χ^2 -квадрат. Проте спостерігаються випадки неузгодженості між теоретично очікуваним і фактичним розщепленням за фенотипом, що можна пояснити як модифікаційною мінливістю ознаки стерильності-фертильності андроцея, що завжди присутнє, так і нерепрезентативною вибіркою експериментальних даних. Крім того, це може свідчити і про більш складний генетичний контроль цієї ознаки (нерівнозначність ефектів алелів x і z , плейотропна дія ядерних генів, наявність додаткових генів-модифікаторів, можливий полігенний контроль ознаки), що в цілому не заперечує, а уточнює Оуенівську модель генетичної детермінації ознаки стерильності-фертильності.

Створення закріплювачів стерильності (ЗС). Аналізуючі схрещування. Для створення гібридів на основі ЦЧС потрібно мати стерильні за пилком форми. На початкових етапах розвитку селекції на гетерозис селекціонерами проводився пошук стерильних форм. Джерелами ЦЧС, за теорією гомологічних рядів спадкової мінливості М.І.Вавилова, можуть слугувати будь-які селекційні матеріали і сорти цукрових буряків, однак, зважаючи на те, що стерильні форми мають бути роздільноплідними, то пошук таких пилкостерильних форм здійснювався серед диплоїдних однонасінних рослин. Найбільша їх частота виявилася у матеріалів з підвищеною цукристістю. У практичній селекції джерелами ЦЧС були, перш за все, інбредні лінії, продукти багаторазових індивідуально-родинних доборів (станційна еліта). На сучасному етапі селекції пошук нових стерильних рослин не здійснюється, оскільки існує велика їх кількість у кожному селекційному закладі, за винятком того, що в експерименті вчені намагаються ідентифікувати нові типи стерильних плазм з метою розширення генетичної мінливості (рис. 24). Це означає, що і теоретично, і на практиці, генотип стерильної рослини цукрового буряку можна замінити впродовж 5-6 бекросних поколінь з закріплювачами стерильності майже повністю (близько 100 %). Саме тому основна увага зосереджена на пошуці нових і покращених існуючих ЗС (т.зв. О типів).

Виділення ЗС проводиться серед кращих однонасінних матеріалів (сортів, продуктів доборів, ліній, синтетиків), хоча раніше, вважали, що багатонасінний буряк краще відселекційований за різними цінними ознаками, їх добір проводився на основі інцухтування гібридних зразків від схрещування роздільно- і зрісноплідних форм. Частота ЗС залежить від генотипної структури цих популяцій за алелями x і z , спричиненої генетичними факторами, що зміщують її (добори, вихідний ступінь гомо-гетерозиготності і т.п.). Вона може коливатися від сотих чи десятих відсотка до 20-30 % і більше.

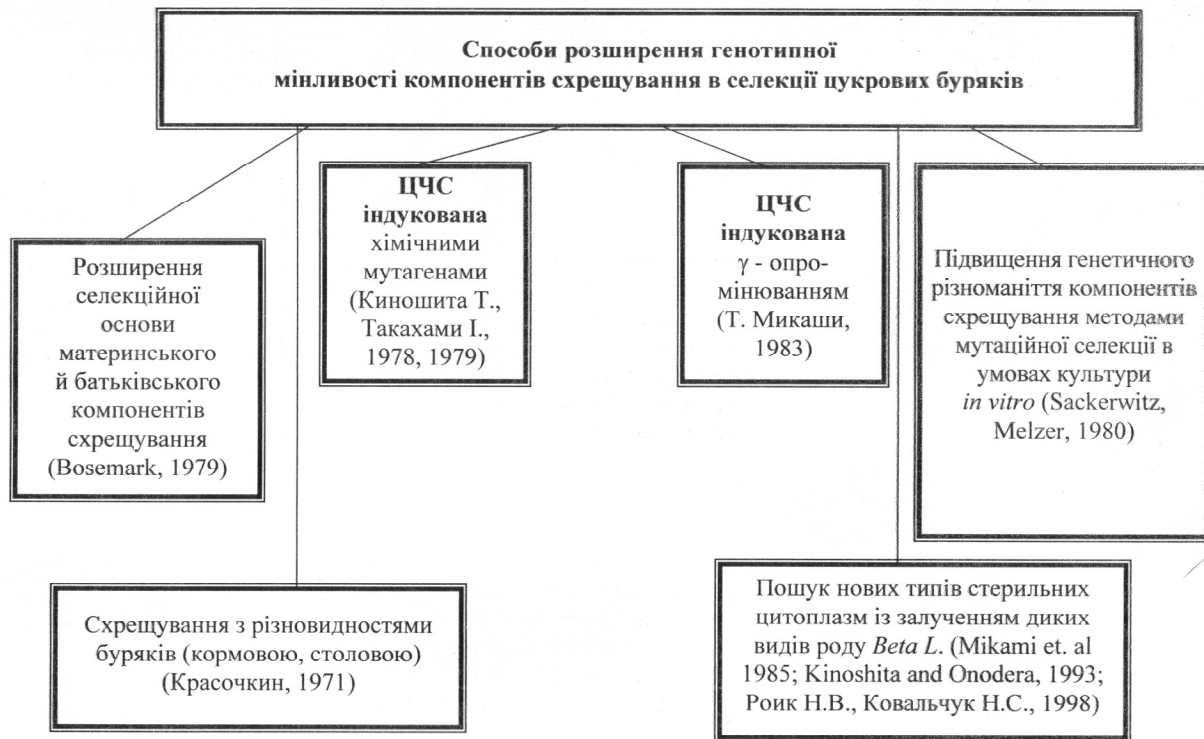


Рис. 24. Способи розширення генотипної мінливості

Спочатку виділення ЗС проводили на популяційному рівні, що виявилось неефективним через великі обсяги роботи і втрату закріплювальної здатності внаслідок можливої гетерозиготності генотипів. Проте з позицій сучасного розуміння природи стерильності-фертильності очевидним є те, що ЗС повинен бути лінійним (гомозиготним за рецесивними алелями x і z і не давати розщеплення за ознакою у потомстві). Щоб отримати такі константні лінії ЗС, необхідно проводити їх пошук серед самофертильних однонасінних матеріалів з тим, щоб впродовж послідовних інбредних поколінь отримувати насіння. Генотип такого О типу – $NxxxzmmSfSfSfSf$.

Ознака самофертильності, яку повинні мати однонасінні ЗС, утруднює процес пошуку таких генотипів, проте полегшує розмноження, стабілізацію і підтримання гомозиготних ліній у чистоті. Вивчення успадкування самофертильності у потомстві F_1 , F_2 , BC_1 за співвідношенням фенотипічних класів, яке проводилося в Інституті цукрових буряків, показало, що ця ознака визначається чотирма алелями серії S . Якщо у генотипі заміщено хоча б один алель S на Sf , то тоді самонесумісність пригнічується, що і забезпечує високу зав'язуваність насіння за примусового самозапилення. Послідовне збільшення кількості алелів від одного до чотирьох не приводить до підвищення зав'язуваності насіння, однак знижує (частково або повністю) вищеплення у потомстві самостерильних біотипів. Тому найбільш цінними є самофертильні однонасінні закріплювачі стерильності.

Рослини ЗС за фенотипом не відрізняються від звичайних двостатевих рослин. Тому встановити генотип запилювача (кандидата в ЗС) можна лише аналізуючими схрещуваннями з використанням гібридологічного аналізу одержаного ЧС гібридного потомства. Мета аналізуючих схрещувань – встановити генотип фертильної рослини ЗС і відібрати форми з генотипом $Nxxxz$.

Для встановлення генотипу ЗС і його виділення використовують або парні схрещування (рослину з генотипом $Sxxxz$ запилюють пилюком фертильної рослини – кандидата в ЗС) в індивідуальних ізоляторах, або так звану «конвертну» схему розміщення компонентів, яка передбачає посадку чотирьох маточних коренеплодів стерильних рослин з відомим генотипом $Sxxxz$ у вершинах квадрата ізольованої ділянки з площею живлення 70×70 см. У центрі висаджують одну чи дві фертильні рослини. Перед цвітінням ще раз перевіряють повну стерильність чотирьох рослин. Окремі пагони фертильної і одну стерильну рослину розміщують у пергаментний або полотняний ізолятор для парного схрещування й інцухтування фертильної форми. Із насіння, зібраного із стерильної рослини, вирощують наступне покоління. У період цвітіння враховують співвідношення стерильних, напівстерильних та фертильних форм, на підставі чого проводять гібридологічний аналіз. Для прискорення генетичного аналізу свіжозібране ЧС гібридне насіння висівають того ж року, вирощуючи штек-

лінги (корінці масою 50-100 г), які наступного року висаджують для аналізу. За наявності теплиць ЧС гібридне насіння висівають за циклом “від насіння до цвітіння”.

Закріплювачі стерильності О типу розмножують з використанням ізоляції або вільного переzapилення в межах групи. Генотип таких ЗС – Nxxxz.

Якщо у генофонді селекційного закладу є колекція однонасінних інбредних ліній (бажано не нижче 3-4 покоління, коли настає стабілізація за багатьма ознаками), то їх також можна перевірити на закріплювальну здатність. Для цього використовують групові ізолятори. Потомства від схрещування повністю стерильних рослин з лінією – кандидатом в ЗС аналізують за кількісним співвідношенням стерильних та фертильних за пишком рослин. Якщо потомство у своєму складі містить більше 90 % повністю стерильних форм, а решту – напівстерильних першого типу, то така лінія залучається до подальшого селекційного опрацювання. У разі закріплювальної здатності на рівні 75-90 % можна вважати, що лінія – кандидат в ЗС гетерозиготна за одним геном (x або z) і в своєму складі містить рослини з генотипами NXxzz та NxxZz. Таку лінію доцільно покращувати через вилучення гетерозиготних рослин.

Отже, відомі такі способи одержання ЗС:

- пошук генотипів, що закріплюють стерильність, в однонасінних самофертильних популяціях, однак частота таких рослин є надзвичайно низькою;

- виділення ЗС із самонесумісних однонасінних матеріалів із застосуванням сибсових (сестринських) схрещувань та вилучення гетерозиготних за геном x і z рослин. Такий спосіб є поширеним, але він довготривалий;

- використання глибокоінбредних однонасінних ліній, які через аналізуючі схрещування вивчають за закріплювальною здатністю;

- застосування маркерних генів, зчеплених з ознакою стерильності-фертильності андроцея. Такий спосіб стримується наявністю і широким застосуванням маркерних генів;

- попереднє схрещування вихідних однонасінних матеріалів з існуючими кращими ЗС, що характеризуються, крім високої закріплювальної здатності, самофертильністю, комбінаційною здатністю, стійкістю до хвороб з метою їх насичення генами, що контролюють ці ознаки. У таких гібридних форм через аналізуючі схрещування ідентифікують нові рекомбінантні генотипи ЗС з комплексом селекційно привабливих ознак. Такий спосіб можна вважати на сьогодні найбільш раціональним.

Поліпшення закріплювачів стерильності. Як уже зазначалося, використання як самоzapилення, так і близькородинного схрещування призводить до інцухт-депресії. Щоб зберегти певний рівень ознак урожайності, цукристості, насінневої продуктивності й урізноманіт-

нити генофонд, ЗС схрещують між собою, або ж до гібридизації залучають виділені ЗС інших генплазм. У таких гібридних потомств не відбувається розщеплення за ознакою закріплювальної здатності, проте зберігається певний ступінь гетерозиготності за іншими ознаками. Крім того, з використанням інцухту можна скористатися перевагами комбінативної мінливості.

Іноді ЗС схрещують із донорами оригінальних ознак, відбираючи генотипи з поєднанням корисних властивостей (наприклад, детермінантний тип росту пагонів, або ж трансгени, що контролюють стійкість до дії гербіцидів).

Універсальність і специфічність закріплювачів стерильності. У цукрових буряків, зазвичай, зустрічаються універсальні ЗС, тобто такі, які забезпечують стерильність гібридного потомства від схрещування зі стерильними формами будь-якого походження. Проте відомі і специфічні запилювачі, які викликають стерильність лише у деяких потомствах. Це – ЗС рамонського типу, потомства яких складаються із стерильних і напівстерильних першого типу рослин, а також Rf^{раг}-типу, що забезпечують стерильність від першого закріплювального схрещування у стерильних форм різного походження, однак не передбачають створення їх ЧС аналогів. Слід зазначити, що такі специфічні ЗС не мають перспективного селекційного використання і здебільшого слугують об'єктами для генетичного вивчення природи ознаки стерильності-фертильності пилку в цілому.

Створення ЧС аналогів ліній О типу. Насичувальні схрещування. Для створення пилкостерильних ліній – ЧС аналогів О типу застосовують насичувальні схрещування, які є різновидом зворотних схрещувань (бекросів), суть яких полягає у послідовній гібридизації в ряді поколінь ЧС гібридного потомства із батьківською формою – запилювачем ЗС із генотипом Nxxxz у суворо контрольованих умовах.

Селекційна цінність ЧС ліній визначається цінністю ЗС, оскільки після низки зворотних, а за своєю суттю – насичувальних схрещувань стерильна за пилком лінія перетворюється в аналог фертильного закріплювача стерильності. Заміщення генотипу проходить за етапами, наведеними у табл. 13.

Таблиця 13 – Етапи створення ЧС аналогів однонасінних ліній- закріплювачів стерильності

Схрещування	Генерація, покоління	Тип схрещування	Заміщення генотипу ЧС форми, %
Sxxxz x Nxxxz	F ₁ , перше	Аналізуюче	50,0
те ж	F ₁ BC ₁ , друге	Насичувальне	75,0
-“-	F ₁ BC ₂ , третє	те ж	87,5
-“-	F ₁ BC ₃ , четверте	-“-	93,8
-“-	F ₁ BC ₄ , п'яте	-“-	96,9
-“-	F ₁ BC ₅ , шосте	-“-	98,5

Таким чином, четверте-п'яте покоління з високим відсотком заміщення генотипу стерильної лінії генотипом ЗС цілком придатні для практичної селекції. Послідовні насичувальні схрещування виявляють незначну кількість рослин з неповною стерильністю, що залежить як від генотипу ЧС форми, так і інших (паратипових) причин. Проте можна відібрати лінії, які стійко зберігають здатність до закріплення стерильності. Такі ЧС лінії-аналоги використовують для одержання високопродуктивних гібридів.

Прості стерильні гібриди як материнський компонент. У результаті низки поколінь близькородинних схрещувань материнські форми – лінії ЧС аналоги зазнають інбредної депресії за основними господарсько цінними ознаками. Їх продуктивність становить 80 % до стандарту. Схрещуванням з багатонасінним запилювачем під час формування кінцевих гібридів часто не вдається отримати комбінації з гарантованою прибавкою врожайності, цукристості, збору цукру порівняно з прийнятими груповими стандартами. Тому для запобігання негативного впливу інцухт-депресії ЧС аналоги схрещують з неспорідненими ЗС, одержуючи при цьому прості стерильні гібриди як материнський компонент. Досліди, проведені на Верхняцькій ДСС, показали що за гібридизації їх з багатонасінними запилювачами частота вдалих гібридних комбінацій зростала. Таким чином, у сучасній селекції використовуються і лінії ЧС аналоги О типу, і прості стерильні гібриди. Основним вважається не структура материнських компонентів, а їх комбінаційна здатність.

14.5. Створення батьківського компонента гібридів

Роль запилювача – компонента гібридів на ЧС основі. У процесі формування високої продуктивності у гібридів важлива роль належить батьківському компоненту – запилювачу до пилкостерильних ліній або простих стерильних гібридів, який створюється на основі багатонасінних форм. Під час добору запилювача до уваги беруть напрям добору запилювача (врожайний, цукристий, нормальний, тобто врожайно-цукристий), рівень інбредної депресії, нецвітушність, стійкість до хвороб та інші ознаки. Використання ЦЧС для формування гібридів зумовило необхідність селекції на підвищення пилкоутворювальної здатності і схожості насіння. Виділення відновлювачів фертильності типу NXXZZ у багатонасінних запилювачів не потрібне, оскільки в цукрових буряків використовується не репродуктивний (як у соняшнику чи кукурудзи), а вегетативний тип гетерозису, тобто гібридна потужність коренеплоду. Проте за їх наявності можна отримувати здвоєні гібриди, де запилювачем може слугувати гібрид з відновленою фертильністю пилку. Вони були отримані за схемою Рорбах Мельцером і Беренсом у Німеччині (1980).

Як уже зазначалося, багатонасінними запилювачами – компонентами гібридів на ЧС основі, можуть бути як інбредні лінії, так і продукти багаторазових індивідуально-родинних доборів, синтетики, популяції звуженої генетичної основи. Ці матеріали мають різний ступінь гомо-гетерозиготності і можуть бути різними за рівнем плоідності (ди – і тетраплоїдні форми). На сьогодні вважається, що гібриди, створені схрещуванням ліній (міжлінійні) мають переваги перед сотолінійними і міжсортowymi. Порівняння варіацій врожайності міжлінійних та міжсортowych гібридів показало, що міжлінійні гібриди дають на одну рослину більш високий середній урожай, ніж кращі міжсортові гібриди, а тим більше – вільноперезапилюючі сорти, за вирощування їх в ідентичних умовах. Тому завдання селекції полягає не лише в отриманні кращих високопродуктивних гібридних комбінацій, але і в тому, щоб гетерозис можна було стабільно відтворювати щоразу за отримання F_1 у виробничих масштабах.

Якщо зважити на те, що кожний наступний інбридинг і добір істотно не змінює комбінаційну цінність інбредної лінії через відносно швидке наростання гомозиготності, а отже, і збіднення внутрішньолінійної мінливості, то стає очевидним, що шанси на виділення цінного генотипу з популяції як родоначальника інбредної лінії залежать від пропорції таких генотипів у вихідному матеріалі, яка зумовлена частотою бажаних генів. Йдеться про гени зі сприятливою адитивною дією: чим вища частота таких генів у вихідному матеріалі, тим вища ймовірність виділення з нього кращого генотипу.

Звідси логічно випливає, що закладання інбредних ліній-запилювачів повинно здійснюватися на попередньо оцінених за комбінаційною здатністю сортах (популяціях). Оцінювання селекційних матеріалів за комбінаційною здатністю буде розглянута нижче.

Перші вітчизняні гібриди, як правило, створювалися не з інбредних ліній, а на основі популяцій і продуктів індивідуального добору з них, але вони не забезпечували високого рівня гетерозису. Тільки з використанням самозапилених ліній (компонентів гібридів) ефективність селекційної роботи значно підвищилася.

Створення диплоїдних ліній багатонасінних запилювачів. Основною перешкодою отримання ліній є самонесумісність цукрових буряків. Кількість рослин, що зав'язують насіння під час самозаплення, у різних популяцій коливається у значних межах – від кількох до 80-90 % і залежить від генотипу вихідних форм. Ступінь зав'язуваності насіння у рослин різних селекційних матеріалів – показник також варіабельний (від кількох кльбочків до майже 100 %) і залежить як від наявності гена самофертильності, так і меншої чи більшої схильності до самозаплення конкретних генотипів, у яких виражена “псевдосамофертильність”. Якщо добра зав'язуваність насіння успадковується із покоління в покоління, то констатують наявність гена Sf. Якщо генетичний контроль здійснюється серією множинних S-алелів, а їх більше 200, то фенотипі-

чна вираженість ознаки залежить як від їх конкретного сполучення, так і суттєвого впливу паратипових факторів (температура, вологість під час цвітіння, умови і тип ізоляторів тощо). Ступінь зав'язуваності визначається як відсоткове відношення фенотипічно розвинутих клубочків до їх загальної кількості на 10 см довжини пагона другого порядку, у триразовій повторності.

Останніми роками у процесі створення ліній на самонесумісних матеріалах у ізолятор, крім фертильної рослини, яка є родоначальником лінії, підсаджують коренеплід ЧС рослини. У період дозрівання насіння переплетені пагони рослин роз'єднують, насінники зрізають після побуріння 50–60 % клубочків, насіння з них збирають за компонентами схрещування. Це робиться для того, щоб одночасно зі створенням лінійного матеріалу запилювачів оцінювати їх на тлі пилкостерильної форми (за ЧС гібридами, зібраними з материнської рослини) за здатністю до комбінування, адже лінійні запилювачі самі по собі селекційного значення не мають через індухт-депресію, вони використовуються як компонент гібридів. Проте лінійні матеріали з високим ступенем гомозиготності цікаві з точки зору ознакової колекції донорів оригінальних ознак.

За послідовного самозапилення і одержання наступних інбредних поколінь багато самостерильних (ті, що зовсім не зав'язують насіння) генотипів елімується із селекційного опрацювання. Такий процес гомозиготизації може бути більш або менш тривалим залежно від селекційної мети і генотипу одержаних ліній.

У зв'язку з тим, що інбредна депресія є добре вираженою майже за всіма показниками господарських ознак і тих, що пов'язані з репродуктивною сферою (пилкоутворювальна здатність, якість пилку, схожість насіння і т.п.), для створення ліній-запилювачів зазвичай обмежуються двома-трьома поколіннями інбридингу.

Гомозиготні лінії диплоїдного рівня можна отримувати і в культурі *in vitro* шляхом утворення гаплоїдів (з одинарним набором хромосом, їх кількість дорівнює 9), а потім подвоїти їх за допомогою колхіцину. В утворених дигаплоїдах всі гени знаходяться у гомозиготному стані. Такі лінії називаються гемізиготними і слугують добрим об'єктом генетичних досліджень.

Створення тетраплоїдних запилювачів – компонентів ЧС гібридів.
З появою перших тетраплоїдних рослин цукрових буряків (1940 р.) у європейських країнах встановлено, що вони в цілому за рівнем урожайності майже не відрізнялися від вихідних форм, хоча окремі сім'ї серед них були високопродуктивними. Проте з розширенням їх генетичної основи, пов'язаної з гетерогенністю тетраплоїдної популяції (60-ті роки минулого століття) вдалося різко збільшити їх продуктивність.

Всі дослідники відмічали, що вони характеризуються морфологічними відмінностями від диплоїдних форм, а саме: довгі, більш довговічні листки, черешки короткі і товсті, на початкових етапах вегетації

вони мають уповільнений ріст, а в кінці ростуть інтенсивніше, ніж диплоїди. Довговічність листків і збільшені клітини, а також товста кутикула порівняно з вихідними формами призводять до підвищення стійкості до листових хвороб. Інтенсивність метаболізму у них знижена, що забезпечує їх краще зберігання. Проте вони мають недоліки в репродуктивній сфері – нижчу пилкоутворювальну здатність, гіршу фертильність пилку і, як наслідок, нижчу схожість насіння. І хоча самі по собі тетраплоїдні сорти не забезпечили різкого підвищення врожайності в цілому, їх почали використовувати як компоненти гібридації, спочатку – на фертильній, а нині – на стерильній основі.

У ході створення анізоплоїдних гібридів (так званих полігібридів) за материнський компонент брали фертильну однонасінну тетраплоїдну форму, за батьківську – диплоїдну багатонасінну. Намагаючись поєднати різні рівні геному, селекціонери створили понад 30 однонасінних триплоїдних полігібридів на фертильній основі. Вони були більш продуктивними порівняно з однонасінними сортами, проте у них не повною мірою була реалізована гібридність (теоретично 50 % насіння було гібридним, і 50 % припадало на насіння, отримане в результаті внутрішньоконцентного перезапилення, тобто мали негібридне походження). Крім того, посівні якості таких гібридів потребували значного селекційного доопрацювання.

Із застосуванням ЦЧС тетраплоїдний компонент використовується як батьківська форма для одержання триплоїдних гібридів на стерильній основі.

Тетраплоїди одержують різними способами. Вони бувають міотичні і мейотичні. Для отримання маточних тетраплоїдів найчастіше використовують поліплоїдизуючий ефект рослинного алкалоїду – колхіцину. Для цього насіння кращих диплоїдних ліній занурюють у розчин колхіцину, або ж колхіцин накачують у зони апікальних меристем. Це призводить не тільки до морфологічних змін (потовщені листочки), змінюється також їх геномний склад. Вихід тетраплоїдів за такого способу становить 3-20 %, але суттєвим недоліком є поява серед рослин у значній кількості анеуплоїдів (коли у геномі не вистачає або є надлишок однієї чи кількох хромосом). Тому важливим є не тільки отримання, а й їх стабілізація. На сучасному етапі селекції, поряд з цитологічним контролем плоїдності окремих генотипів, проводять ідентифікацію рівня геному за кількістю ядерної ДНК в рослинних клітинах з використанням аналізатора плоїдності Partec. Такий аналіз здійснюють як на буряках першого року вегетації, так і на листках насінників, причому в останніх цей аналіз здійснюється до цвітіння, аби уникнути перезапилення.

Можна отримувати тетраплоїди і в культурі *in vitro*. Для цього у живильні середовища у певній концентрації вводять колхіцин. Після виділення індукованих тетраплоїдів особливої уваги потребує стабілізація плоїдності гамет. Такі експериментальні тетраплоїдні матері-

али (в культурі *in vitro*) уже отримано, вони мають низку переваг, а саме: більш широку мінливість геному, що, безумовно, позитивно вплине на ефективність добору.

Інший тип тетраплоїдів має мейотичне походження. Їх можна отримувати методом валентних схрещувань. Для цього триплоїдні рослини (3x) схрещують з рослинами ди-, три- та тетраплоїдного рівня. Можливі й інші комбінації: 2x x 3x, 2x x 4x. Незалежно від способу отримання тетраплоїдів, важливою умовою їх подальшої селекції є контроль за рівнем плоїдності і перебігом мейозу, якістю пилку та схожістю насіння, розмноження у чистоті з дотриманням необхідної просторової ізоляції. Відселектовані за цими ознаками тетраплоїдні форми можна вважати кандидатами у багатонасінні запилювачі – компоненти триплоїдних гібридів на ЧС основі, оскільки вони потребують оцінки за комбінаційною здатністю.

Рекурентний добір як спосіб одержання запилювачів-синтетиків.

Рекурентний (періодичний) використовують не лише для поліпшення всіх полігенно контрольованих ознак, а також і для створення багатонасінних запилювачів-синтетиків ди- і тетраплоїдного рівня. Ідея рекурентного добору була висловлена Хейсом та Гарбером (1919 р.). Вперше він був описаний Дженкінсом (1940 р.), доповнений Комстоком, Робінсоном і Харві (1949 р.) і модифікований стосовно цукрових буряків Магаші (1957, 1962 рр.).

Генетична сутність періодичного добору зводиться до послідовного підвищення частоти добросприятливих генів за тією чи іншою ознакою і отримання нових рекомбінацій, що дозволяє більш повно реалізувати генетичний потенціал вихідного матеріалу.

Рекурентний добір здійснюється у такій послідовності:

- добір із вихідного матеріалу родоначальників (коренеплодів) за господарськими ознаками;
- схрещування родоначальників у наступному році з тестером для визначення генетичної цінності кожного із досліджуваних генотипів;
- одночасне розмноження відібраних генотипів у чистоті (клонування, інбридинг, сибси, у культурі *in vitro*);
- випробування гібридних потомств;
- об'єднання і схрещування вихідних генотипів, що дали кращі гібридні потомства, тобто створення синтетиків.

Створенням синтетиків завершується перший цикл добору. Він слугує вихідним матеріалом для другого циклу добору. Цикли можна повторювати багаторазово.

Використовують простий рекурентний і реципрочно-рекурентний добори. За простого рекурентного добору із вихідної популяції (або лінії) виділяють рослини з цінними ознаками. Коренеплоди ріжуть на частини. Одну частину клонів схрещують у розсаднику гібридизації для визначення їх генетичної цінності, іншу – зберігають у чистоті методом клонування, інбридингу, культури *in vitro*. Після вивчення гібридних

потомств за комбінаційною здатністю (чи іншими ознаками – за поліпшення запилювачів) кращі клони, збережені у чистоті, об'єднують за сумісного садіння і перезапилують для одержання синтетика.

За схемою реципрочно-рекурентного добору селекцію можна успішно вести тільки у випадку, якщо два компоненти самостерильні й перехресно сумісні і немає інших обмежень (несинхронність цвітіння, погана пилкоутворювальна здатність у одного з компонентів тощо). Тестером для популяції А слугує популяція Б, і навпаки. У ході роботи з покращення ЧС форми за реципрочною схемою можуть виникнути такі труднощі: однонасінні О типи не завжди мають добру пилкоутворювальну здатність, кількість квіток на рослинах у них менша, ніж у багатонасінних запилювачів, самофертильні О типи схильні значною мірою самозапилуватися. Тому оптимальний варіант співвідношення між рослинами обох компонентів підбирають з урахуванням особливостей селекційного матеріалу і попереднього досвіду роботи з ними. Перевага методу реципрочно-рекурентного добору полягає в тому, що тут відразу вдається підійти до реалізації специфічної комбінаційної здатності і шляхом добору в кожному з компонентів субліній з найбільш високим ефектом гетерозису отримати конкретні високопродуктивні гібридні комбінації.

Таким чином, запилювачами можуть бути як лінії, так і синтетики різного напрямку добору і різного рівня плоідності. За наявності широкого різноманіття таких запилювачів наступним етапом селекції має бути оцінювання їх здатності до комбінування з пилкостерильними формами.

14.6. Оцінювання компонентів гібридів за комбінаційною здатністю і випробування гібридних комбінацій

Поняття про комбінаційну здатність. Поняття про комбінаційну здатність (КЗ) виникло у ході вивчення генетичних причин гетерозису. Під високою КЗ розуміють здатність компонентів схрещування давати гетерозисне гібридне потомство. Визначення КЗ можливе для всіх кількісних ознак, що контролюються полігенно. КЗ може бути виражена двома способами: через загальну комбінаційну здатність (ЗКЗ) і специфічну комбінаційну здатність (СКЗ).

ЗКЗ – це середня величина гетерозису, яка спостерігається в усіх гібридних комбінаціях. Ефект ЗКЗ – це відхилення середнього значення ознаки всіх гібридів за участю даної лінії від середньопопуляційного значення у даному наборі. Він зумовлений адитивною (сумарною) дією генів і частково епістатисних ефектів, що залежить від взаємодії генів з адитивними ефектами.

СКЗ – показує цінність батьківських форм у конкретній комбінації схрещування. Ефект СКЗ – це відхилення значення ознаки конк-

ретного гібрида від очікуваних адитивних ефектів генотипів обох батьківських форм. Він показує величину неадитивної дії генів (прояв алельної взаємодії і неалельної – між генотипами батьківських форм даної комбінації).

Незважаючи на те, що деякі дослідники виявили наявність позитивного корелятивного зв'язку між значенням кількісної ознаки лінії і комбінаційною здатністю, це твердження не є загальноприйнятим. Поряд із запереченням будь-якої залежності є дані про існування середніх позитивних значень кореляцій між КЗ лініями і їх власною продуктивністю. За дослідженнями Інституту цукрових буряків, присутня лише незначна кореляція продуктивності ліній та їх КЗ за цією ознакою, адже в протилежному випадку відпала б необхідність в оцінюванні ліній саме в гібридних комбінаціях.

Підбір тестерів для оцінювання КЗ. Одержання надійних характеристик компонентів гібридизації (ЧС ліній, простих стерильних і запилювачів до ЧС форм) значною мірою залежить від правильного підбору тестерів. Є тестери з широкою генетичною основою (популяції, сорти, гібриди), які використовуються для оцінювання ЗКЗ, причому у такій ситуації взаємодії лінія \times гомозиготний тестер є менш придатними, ніж лінія \times гетерозиготний тестер.

Критерії вимог, що висуваються до тестерів, неоднозначні. Більшість дослідників тестери з вузькою генетичною основою використовують переважно для визначення СКЗ. Враховуючи особливості цукрових буряків як перехреснозапильної культури, кращими тестерами можуть бути такі, які дають максимальну кількість істинних гібридів, тоді й оцінювання будуть найбільш точними. Селекційною практикою щодо цукрових буряків впродовж останніх двох десятиріч встановлено, що кращими з них є тестери з маркерною ознакою: стерильні за пилком або ж фертильні з червоним забарвленням типу Rotblatt чи Redtester, за яким оцінювання можна проводити виключно за гібридами. У гетерозисній селекції оцінювання селекційних матеріалів за комбінаційною здатністю і, як наслідок, добір комбінаційно-цінних пар під час формування високопродуктивних гібридів є необхідним елементом у технології селекційного процесу.

Надійним шляхом одержання достовірних характеристик комбінаційної здатності селекційних матеріалів є схрещування з тестерами, одержання гібридів і їх випробування. КЗ можна оцінити лише у системі контрольованих схрещувань за пробними гібридними комбінаціями.

Системи контрольованих схрещувань за оцінювання КЗ. У гетерозисній селекції цукрових буряків залежно від точності і ступеня інформативності характеристик комбінаційної здатності, яка задовольняє селекціонера на тому чи іншому етапі селекційної проробки матеріалу, використовують такі системи схрещувань: полікрос, топкрос, одnobічні циклічні схрещування (ОЦС), сітвові пробні схрещування (сітпрос) і діалельні схрещування. Наводимо їх характеристику.

Полікрос. Цей метод застосовують у процесі добору селекційних матеріалів для формування синтетичних гібридів. Полікрос може служити етапом рекурентного (періодичного) добору під час отримання синтетиків наступного циклу.

Суть методу полягає в тому, що рослини різних селекційних матеріалів (ліній, сортів, клонів і т. п.) вільно перезапилюються з іншими селекційними матеріалами на одній клумбі полікросу. Коренеплоди досліджуваних ліній садять рядами у кількох повторностях за принципом випадкового їх чергування.

Збирають насіння окремо з кожного номера, який у полікросі служить материнською формою. Полікросне насіння буде утворене від перезапилення кожної досліджуваної лінії сумішшю пилку, представленою у більш-менш рівній кількості від різних зразків (ліній). Насіння, зібране з кожного рядка окремо, висівають у сортовипробування. Різниця за продуктивністю між номерами характеризує відмінність за материнським генотипом.

За методом полікросу визначають лише ЗКЗ селекційних матеріалів, яка може служити їх первинною характеристикою на початкових етапах селекції. Недоліком методу полікросу є наявність внутрішньолінійного запилення, яке “зміщує” оцінки ефектів ЗКЗ.

Топкрос. Цей метод полягає у схрещуванні різних селекційних матеріалів із загальним тестером. Донедавна вважали, що слід вибирати сорт або гібрид з широкою генетичною основою. Проте можна використовувати й інбредний тестер, який забезпечує також достовірні оцінки адитивних ефектів.

Топкрос використовують для оцінювання ЗКЗ великої кількості досліджуваних матеріалів (ліній, популяції і т. п.). Лінії, виділені на основі випробування топкросів, дають і кращі міжлінійні гібриди. Використання кількох тестерів підвищує надійність оцінок комбінаційної здатності.

Для топкросних схрещувань цукрових буряків краще застосовувати стерильний за пилком тестер. Тоді оцінювання комбінаційної здатності буде визначатися лише за гібридами, що підвищує її точність. У разі використання фертильного за пилком тестера не можна отримати повністю гібридне насіння, оскільки буде утворюватися й насіння від внутрішньолінійного перезапилення. Застосування фертильного тестера з маркерним геном червоного забарвлення усуває цей недолік. Надійність і точність оцінок комбінаційної здатності підвищуються, якщо селекційні матеріали аналізують на тлі двох тестерів одночасно – ЧС тестера і фертильного з маркерною ознакою (редтестера). Для цього коренеплоди кожної з ліній (популяцій) ріжуть навпіл, висаджують їх під груповими ізоляторами або у селекційних кабінах для схрещування окремо з кожним із тестерів. За схрещування з ЧС тестером досліджувана лінія виступає як запилювач, а з редтестером – як материнська форма.

Гібридне насіння висівають у сортовипробування. Оцінювання ЗКЗ проводять за середнім значенням гібридів, створених за участю досліджуваних ліній на фоні фертильного та стерильного тестерів. Визначення ефектів ЗКЗ здійснюють на персональному комп'ютері за спеціальними програмами.

Підвищена продуктивність гібридів досягається імовірно на високому рівні ЗКЗ. Тому для подальшої селекції роботи відбирають лінії з високою ЗКЗ, решту – бракують.

Однобічні циклічні схрещування. Цей метод є різновидністю топкросів. Особливістю його є те, що селекціонер працює з двома наборами ліній – групою стерильних і групою фертильних за пилом форм, причому для фертильних ліній тестерами служать ЧС форми, а для стерильних – лінії із набору запилювачів (фертильні форми). Перевагою методу є повна гібридність одержаного насіння, що забезпечує високу точність аналізу на комбінаційну здатність. Крім того, поряд з характеристикою матеріалів селекціонер може виділити перспективні комбінації високопродуктивних гібридів.

На ділянках (клумбах) почергово висаджують ряди коренеплодів одного запилювача і набору всіх ЧС форм. Кількість клумб визначається кількістю запилювачів. Гібридне насіння збирають з материнського компонента і наступного року висівають у сортовипробування.

Цей метод є досить інформативним для характеристики ліній за їх комбінаційною здатністю, оскільки дозволяє визначити ефекти ЗКЗ та СКЗ і з'ясувати переважний вплив тих чи інших типів генних взаємодій (адитивність, домінування, наддомінування) на формування гетерозису у гібридів.

Ситпрос. Метод ґрунтується на теоретичних засадах про позитивну кореляційну залежність між базовою продуктивністю ліній і їх гібридів. Набір досліджуваних ліній ранжують за власною продуктивністю від більшого значення до меншого (або навпаки). Парні номери складають перший набір ліній, непарні – другий. Кожну лінію з першого набору схрещують із кожною лінією другого.

За такої гібридизації значно зменшується обсяг робіт щодо одержання пробних гібридів і їх випробування. Цей метод застосовують для визначення ЗКЗ і СКЗ ліній особливо у тих випадках, коли вивчають великий набір батьківських компонентів.

Діалельні схрещування. Це найбільш точний метод, і тому найчастіше його застосовують у генетичних дослідженнях для визначення кількості генів, що контролюють ознаку, для інформації про ступінь і направленість домінування, співвідношення частот рецесивних та домінантних генів у батьківських форм, відносний вплив різних типів генних взаємодій на детермінацію кількісних ознак, а також для всебічної характеристики ліній з метою формування високопродуктивних гібридів на основі підбору комбінаційно-цінних пар батьківських компонентів. Суть методу полягає у тому, що кожна досліджувана лі-

нія схрещується з іншими у всіх можливих комбінаціях, утворюючи $n(n - 1)$ гібридів. У разі виключення реципроків – у 2 рази менше.

Вибір методу оцінювання комбінаційної здатності ліній з ієрархії систем контролюваних схрещувань залежить від мети і завдань, поставлених перед селекціонером, необхідного ступеня точності характеристики вихідних матеріалів, на основі яких можна цілеспрямовано формувати високопродуктивні конкурентноспроможні гібриди цукрових буряків.

Математична модель продуктивності гібридів. У процесі добору гетерозисних комбінацій важливо зважати не лише на фенотипічне вираження гетерозису, але й на те, якими саме чинниками зумовлене це явище.

Відомі три можливі генетичні причини гетерозису: домінування, наддомінування і епістаз. За домінування гени повинні бути дисперсно розподілені по лініях. Тоді під час схрещування будуть накопичуватися сприятливі гени. Модель гібрида, у якого за всіма локусами буде найбільше домінантних генів, така: $AA > Aa > aa$. За наддомінування в гібриді проявляється ефект від гетерозиготності по кожному з алелів, тобто: $AA < Aa > aa$. Епістаз – це неалельні взаємодії, вони можуть підсилювати або пригнічувати дії основних генів. Тому найбільш оптимальною є модель, яка ґрунтується на тому, що різні типи генних взаємодій формують гетерозисний ефект і сумісно управляють кінцевим його проявом.

У зв'язку з цим, математичною моделлю для будь-якої гібридної комбінації від схрещування i -тої і j -тої батьківських ліній, вирощеної у k -тій повторності, буде:

$$x_{ijk} = m + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ijk},$$

де m – середнє популяційне значення у гібридному наборі;

g_i, g_j – ЗКЗ батьківських форм;

s_{ij} – СКЗ компонентів за їх схрещування;

r_{ij} – реципрокний ефект (якщо в аналіз включаються гібриди від зворотних схрещувань);

e_{ijk} – ефект, зумовлений випадковими причинами і віднесений до ijk -того генотипу.

За цією моделлю, найвищу продуктивність можна одержати тоді, коли алгебраїчна сума всіх ефектів, що інтерпретують адитивні ефекти генів батьківських форм і їх взаємодію, є найбільшою, незважаючи на те, що фенотипічний прояв гетерозису у гібридних комбінацій, складовим чинником якого, крім генотипу, є вплив умов довкілля і їх взаємодії із генотипом, явище не таке й рідкісне, генетично зумовлене його значення зустрічається значно рідше і воно детермінується виключно генами і генними взаємодіями у системі цілісного генотипу. Тому збігання додатних ефектів, спричинене ЗКЗ обох

компонентів схрещування, а також додатних значень ефектів їх взаємодії (СКЗ) практично отримати дуже важко.

Асоціативна комбінаційна здатність (АКЗ) і вибір результуючого параметра. Останніми роками вагомим значенням набуває селекція, що ґрунтується на переосмисленні і практичному використанні добору з позицій цілісного організму. Свого часу ще І.І. Шмальгаузен писав, що “природний добір ведеться не за окремими ознаками... – відображаються цілі організми в їх конкретному розвитку”...

Аналогічно можна стверджувати, що і штучний добір, який є основою селекції як формотворного процесу, спрямований на те, що добираються організми і, зокрема, рослини не за окремими ознаками, не окремі гени або полігени, а цілі генні комплекси – фенотипи як єдина система.

Якщо селекціонер успішно працює над покращенням певної ознаки (продуктивності, якості сировини, комбінаційної здатності) у селекційних матеріалів і досягає його, то в подальшому в разі передачі цієї ознаки гібридам за схрещування компонентів він може стикатися з об’єктивними труднощами, оскільки ознаки в цілісному організмі взаємозалежні через кореляції, взаємодію генів, зчеплення, плейотропні ефекти і т.п.

Іншими словами, лінія або певна селекційна форма з високим значенням параметрів за однією ознакою може мати низькі оцінки за іншими, і невідомо, яким чином внаслідок рекомбінегенезу у процесі гібридизації вони вплинуть на формування головної, результуючої ознаки, що визначає основний селекційний інтерес. Тому В.К. Савченком(1984) був запропонований термін “асоціативної комбінаційної здатності” (АКЗ), який визначає здатність батьківських форм як цілісних генетичних систем під час схрещування з іншими лініями певним чином впливати на комплекс асоційованих ознак у гібридів. З урахуванням оцінювання загальної комбінаційної здатності (ЗКЗ) за кожною полігенно контрольованою ознакою, він запропонував формулу визначення АКЗ:

$$AKZ = q_0 + \sum_{k=1}^m b_k q_k,$$

де q_0 – ЗКЗ за збором цукру;

q_k – ЗКЗ k -тої ознаки;

b_k – коефіцієнт регресії k -тої ознаки,

яка, на його думку, дозволить вести добір одночасно за комплексом господарсько-цінних ознак. В.В. Редько(1996) пропонував асоціативне оцінювання кращих ліній розраховувати як суму бальних оцінок, які вони займають за багатьма ознаками, проте такий підхід є дещо спрощеним.

Стосовно цукрових буряків, спочатку оцінюються всі вихідні форми за загальною комбінаційною здатністю за ознакою “збір цукру”, яку

слід вибрати як результуючий параметр, що визначає головну селекційну мету. Асоційованими ознаками вважаються всі інші, які прямо чи побічно впливають на її прояв (врожайність, цукристість, вміст шкідливих іонів K^+ і Na^+ , схожість насіння і т.п.), які теж повинні бути вивчені за ЗКЗ. Оскільки кращими показниками за вмістом K^+ і Na^+ є найбільші від'ємні значення (чим вищий вміст цих “шкідливих” іонів, тим менший збір цукру), то ефекти ЗКЗ за вмістом цих іонів вводяться у формулу АКЗ з протилежним знаком. Якщо комплексний добір ведеться за сумою рангів, то їх ранг також враховується у зворотному напрямі. Якщо ж за результуючий параметр вибрати технологічну якість коренеплодів, то асоційованими ознаками будуть слугувати вміст шкідливих іонів, втрати цукру в мелясі, імовірний вихід цукру і вихід меляси, МБ-фактор, коефіцієнти натуральної лужності та якості буряків, чистота нормально очищеного соку, коефіцієнт зрілості буряків.

Приклад добору генетично цінних ліній за збором цукру наведено у табл. 14.

Таблиця 14 – Комбінаційна здатність самозаплених ліній різного ступеня гомо-гетерозиготності за комплексом господарсько цінних ознак

Лінії	ЗКЗ		ЗКЗ збір цукру	ЗКЗ Na^+	ЗКЗ K^+	ЗКЗ схожість насіння	АКЗ
	врожайність	цукристість					
В 1002	-0,32	-0,25	-0,35	0,25	-0,16*	7,45*	29,5
СЦ 58 I ₁	-0,1	0,13	0,08	0,11	0,04	-0,5	-3,0
СЦ 4 I ₂	1,05*	-0,06	0,14	-0,06	0,04	10,45*	59,3*
СЦ 63 I ₃	0,83*	0,05	0,16	-0,13	-0,1	5,45	32,6*
СЦ 32 I ₄	-0,48	0,05	-0,04	-0,02	-0,12	4,55	20,1
ЛР 14759	0,99	-0,33	-0,02	-0,04	0,05	7,43*	43,5*
СЦ 57 I ₁	1,8*	-0,11	0,22*	-0,12	0,31	-5,05	-14,6
СЦ 5 I ₂	0,33	0,17*	0,23*	-0,15*	0,32	-3,03	-9,9
СЦ 31 I ₃	-0,65	0,15	-0,02	-0,03	0,05	-6,03	-34,3
СЦ 42 I ₄	-2,96	0,21*	-0,37	-0,07	-0,4	-12,05	-79,1
b _k	5,86	0,09		-0,34	0,82	5,07	

* істотно високі значення ефектів комбінаційної здатності.

У ліній (табл.14) за ознакою врожайності виділилися 3 генотипи (СЦ 4I₂, СЦ 63I₃ та СЦ 57I₁), за цукристістю – лінії СЦ 5I₂ та СЦ 42I₄. За збором цукру кращі лінії СЦ 57I₁ та СЦ 5I₂ мали від'ємні значення ЗКЗ за схожістю насіння. Ці ж лінії відрізнялися як кращі за ЗКЗ “вміст Na^+ ”, проте були гіршими за ЗКЗ “вміст K^+ ”. У лінії СЦ 4I₂ і популяції В1002 та ЛР 14759, у яких у гібридах добре успадковувалася висока схожість насіння, комбінаційна здатність за цукристістю і збором цукру була на середньопопуляційному рівні. Такі різні характеристики за багатьма ознаками перешкоджають добору кращих матеріалів з урахуванням всіх ознак. За інтегральними показниками асоціативної комбінаційної здатності (АКЗ) лінії СЦ 4I₂, СЦ 63I₃ та популяція ЛР 14759 виявилися “ре-

кордистами” і саме їх слід залучати у подальше селекційне опрацювання – для формування гетерозисних комбінацій.

Таким чином, комплексний добір з урахуванням всіх асоційованих ознак, які успадковуються гібридами в системі цілісного генотипу разом з основним (результуючим) параметром, на основі визначення асоціативної комбінаційної здатності сприяє більш обґрунтованому генетичному підбору компонентів для гетерозисної селекції. Він є сучасним підходом, який необхідно поглиблювати і розвивати.

Особливості випробування ЧС гібридів у селекційному процесі. На початкових етапах селекції, коли проводиться оцінювання окремих рослин, ЧС гібридне насіння випробовується у попередньому сортовипробуванні. У зв'язку з тим, що насіння зазвичай недостатньо, випробування проводиться однорядковими ділянками без повторень, або у дворазовій повторності за наявності насіння, але з застосуванням частих стандартів. Це – так званий “дактиль”-метод, коли по чергово висіваються кожні два досліджувані номери, а потім стандарт.

За подальшого опрацювання ліній вони розмножуються і схрещуються за вибраною системою контрольованого запилення. Отримане ЧС гібридне насіння випробовують у станційному (основному) випробуванні з використанням рендомізованих (з випадковим розташуванням) блоків на тлі групових стандартів, до яких входять кращі гібриди врожайного і цукристого напрямів добору. Повторність – чотири- або шестиразова. На Верхняцькій ДСС розроблена і діє модифікована система основного випробування, яка ґрунтується на застосуванні оцінювання всіх номерів на тлі різних фонів удобрення, площ живлення і строків збирання. Така система випробування дозволяє більш глибоко оцінити генотипну складову у продуктивності гібридів і застерегти від впливу модифікаційних факторів.

Кращі материнські компоненти і кращі запилювачі з кожного селекційного закладу у подальшому проходять міжстанційне екологічне оцінювання у системі “Бетаінтеркрос”, аналогу якого немає у випробуванні інших культур. Особливістю його є те, що поряд з оцінюванням генетичного потенціалу всіх компонентів гібридизації проводиться створення експериментальних гібридів у всіх комбінаціях за участю всіх оригінаторів і їх випробування за шифрами, що забезпечує об'єктивність одержаних результатів. Для цього в Інститут цукрових буряків надсилається насіння материнської форми масою 2 кг кожна, де формуються ідентичні набори зі всіх материнських ліній, які залучені до схрещувань, і відсилаються на всі селекційно-дослідні станції мережі. З них вирощуються штеклінги (сівба для розмноження здійснюється у червні). Наступного року на ізольованих клумбах висаджують весь набір ЧС компонентів і коренеплоди одного запилювача. Кількість таких клумб залежить від кількості запилювачів, з якими створюються гібриди. Гібридне насіння (5-6 кг) з кожної гібридної комбінації направляється на насіннєвий завод, де проводиться підготовка його до сівби та визначення посівних

якостей, а також формування 12-16 стандартних серій для кожної станції. Сортовипробування здійснюється за загальноприйнятими методами, результати його надсилаються в лабораторію селекції Інституту цукрових буряків, де проводиться статистична обробка даних. Її результати оприлюднюються одночасно з розшифровкою оригіналів компонентів. Кращі гібриди передаються до Державного сортовипробування, де в разі підтвердження оцінювання заносяться до Державного Реєстру сортів рослин України.

Кращими гібридами на сьогодні вважаються такі: ЛВЧС 31, Український ЧС 70, Іванівський ЧС 33, ЛВЧС 40, УЛВ ЧС 37, БЦ ЧС 51, Верхняцький ЧС 63, Уманський ЧС 78, Ялтушківський ЧС 72, Альтій, Ярина, Галина, БЦЧС 57, БЦЧС 90, Слов'янський ЧС 94, Каверось, Олександрія, Максим, Шевченківський, Анічка, Ворскла, Софія, Ризольт та інші, які характеризуються високою продуктивністю і стійкістю до хвороб. Всі вони є конкурентоспроможними на вітчизняному і світовому ринках.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Розкажіть про історію введення цукрових буряків у культуру.
2. Викладіть систематику цукрових буряків.
3. Що слугує вихідним матеріалом у селекційному процесі?
4. Які ознаки можна запозичити у диких видів роду *Beta L.*?
5. Як здійснюється лінійна селекція цукрових буряків?
6. Який вплив чинить інбридинг на рослини цукрових буряків?
7. Назвіть методи підвищення результативності створення ліній.
8. Що Ви знаєте про гетерозис, теорії, які пояснюють це явище?
9. Викладіть схему створення гібридів на ЧС основі.
10. Як створюється материнський компонент гібридів?
11. Яким чином створюються закріплювачі стерильності?
12. Як створюється батьківський компонент гібридів?
13. Як здійснюють оцінювання комбінаційної здатності компонентів гібридів?
14. Які особливості випробування ЧС гібридів у селекційному процесі?

Література

1. Чекалін М.М. Селекція та генетика окремих культур: навч. посібник / М.М. Чекалін, В.М. Тищенко, М.Є. Баташова. – Полтава: ФОП Говоров С.В., 2008. – 368 с.
2. Биология и селекция сахарной свеклы / Под ред. И.Ф. Бузанова. – М.: Колос, 1968. – 775 с.
3. Збірник наукових праць Інституту цукрових буряків. – Київ: Аграрна наука, 1997. – 270 с.
4. Зозуля О.Л. Селекція і насінництво польових культур / О.Л. Зозуля, В.С. Мамалига. – К.: Урожай, 1993. – 416.

15. СЕЛЕКЦІЯ КАРТОПЛІ

Осинчук А.А. – доктор с.-г. наук, професор

Молоцький М.Я. – доктор с.-г. наук, професор

15.1. Досягнення, поширення картоплі, історія розвитку селекції

Картопля є однією з найважливіших сільськогосподарських культур, яку використовують для харчування, технічної переробки та на корм худобі. Її вирощують у 150 країнах світу в різних ґрунтово-кліматичних зонах планети, вживають понад 3млрд людей.

Бульби містять близько 26 % сухих речовин, у т.ч. крохмалю – 14-22 %, білків – 1,4-3,0, клітковини – 0,8-2,5, жиру – 0,3 %, вітаміни С, В₁, В₂, В₆, РР, К, а також каротиноїди.

У світі спостерігається тенденція до збільшення валових зборів і врожайності картоплі за незначного розширення площ садіння.

У кінці ХХ ст. посівні площі картоплі у світі стабілізувалися на рівні 18 млн га. Поширена культура здебільшого в помірних широтах світу. В останні роки лідерами з виробництва картоплі є Китай (72 млн т), Росія (36 млн т), Індія (26,3 млн т), США (20 млн т) і Україна (18-20 млн т).

Урожайність картоплі в зарубіжних країнах значно вища, ніж в Україні. Якщо в Новій Зеландії вона становить 50,2 т/га, у США – 44,6, у Білорусі – 21,2, то в Україні лише 13,8 т/га.

В Україні відбувається малоефективне використання продуктивних можливостей сучасних сортів з наступних причин: недостатньої кількості якісного насінневого матеріалу та недотримання системи сортооновлення і сортозаміни; значного скорочення площ садіння в сільськогосподарських підприємствах (із 40 до 2%), збільшення їх у селянських господарствах до 98%, морального та фізичного старіння матеріально-технічних ресурсів, недостатнього й неефективного використання органічних і мінеральних добрив та засобів захисту рослин.

Концепція розвитку картоплярства в Україні передбачає: довести до 2015 р. урожайність бульб до 14,5-15 т/га, а валове виробництво залишити на рівні 19-20 млн т, що дозволить скоротити площу насаджень до 1,3 млн га. За прогнозами ФАО світове виробництво картоплі до 2020 року збільшиться до 450 млн т.

Поширення картоплі в Україні. Батьківщиною культурної картоплі є Південна Америка. Населення країн, які знаходяться на території гірського масиву Анд – від Чилі до Колумбії, знає цю рослину дуже давно. Вважають, що зустріч первісної людини з дикою картоплею на території Південної Америки могла відбутися близько

14 тис. років тому, а, можливо, й раніше. Очевидно, спочатку первісна людина використовувала бульби дикої картоплі для харчування, придумавши своєрідний спосіб її приготування – заморожування, промивання та сушіння.

Уперше картоплю виявили у 1536-1537 рр. іспанські мореплавці на території сучасної Перу, а через рік, у 1538 р. на території сучасного Еквадору. Ці м'ясисті бульби індієць називали “папа”. Перша партія картоплі з Південної Америки була завезена в Іспанію в 1567 р., опісля вона потрапила до Італії, Франції, Німеччини, Англії та в інші країни Європи. До Росії її завезли в 1700 р., а в 1930 р. вже вирощували на багатьох городах.

Точно не з'ясовано, з якого року почали вирощувати картоплю на території України. Відомо лише, що спочатку садили її на Лівобережжі, в Харківській та Полтавській губерніях, а з 1742 р. почали вирощувати по всьому Правобережжю, тобто в Подільській, Волинській та Київській губерніях.

На городах киян вона була відома в 1764 р. Широко була поширена картопля в 1770 р. і в Закарпатській Україні, яка тоді входила до складу Угорщини. В Галичині вона вперше з'явилась у 1780 р. Спочатку її вирощували в поміщицьких господарствах, а пізніше вона поширювалася і в селянських садибах. З кожним роком, залежно від зони, посіви збільшувалися, удосконалювалось її використання.

Відомо, що у 80-х роках XVIII ст. у Ніжинському окрузі Чернігівського намісництва картопля на городах родила майже щороку і давала задовільний урожай. Досить високий урожай картоплі збирали в цей час у Харківській губернії. Так, 1795 р. на городах Чернігівського округу врожай досягав “сам” двадцять і більше, а у Волчанському окрузі – “сам” двадцять п'ять.

У Таврійській губернії у 1796 р. бульби вирощували на деяких городах.

У Криму в 90-х роках XVIII ст. картоплю вирощували лише на городах росіян. Серед архівних матеріалів зустрічаються дані про те, що в Катеринославській, Таврійській, частково Херсонській, Чернігівській губерніях інтенсивне розведення картоплі в 1795–1804 рр. здійснювалося іноземними колоністами: німцями, болгарами, греками. У цих областях картоплею засаджували близько 360 десятин.

Таким чином, наприкінці XVIII ст. картоплю вирощували на всій території України.

Початок селекційної справи. Велике значення для підвищення врожайності має сорт та його високоякісне насіння. В Україні селекція картоплі була започаткована професором сільськогосподарського факультету Київського політехнічного інституту М.К. Малюшицьким на Київській крайовій сільськогосподарській дослідній станції. У 1914-1916 рр. він зібрав першу в Україні колекцію картоплі, потім створив перший сорт під назвою Пиріжок Малюшицького. У 1923 р.

розпочав роботу з поліпшення німецького сорту Вольтман, і під сортовою назвою Вольтман 1177 його було районовано в 1938 р.

У 1929–1930 рр. селекційна робота розпочалась на Носівській дослідній станції В.Д. Щербачовою. 1929 р. селекцію картоплі почали проводити на Поліській дослідній станції ім. О.М. Засухіна. Ця установа розташована в Українському Поліссі на піщаних ґрунтах. Специфічні умови вказаної зони давали змогу ефективно вести селекцію й отримувати високоякісний насінневий матеріал. На станції із селекційного матеріалу Київської сільськогосподарської дослідної станції був створений сорт картоплі Роза Полісся, а від Носівської дослідної станції – Поліська 36. Були також створені сорти Крепиш, Островська, Баранівська. Тут працювали відомі селекціонери М.Ф. Островський, І.М. Бодисько, І.В. Карпович.

Основним напрямом селекції на станції в той час було створення столових сортів, стійких проти хвороб. За відсутності установи, яка проводила б оцінку матеріалу на стійкість проти раку картоплі, селекція на цю ознаку не проводилася.

Спочатку застосовували метод внутрішньовидової гібридизації в межах виду *S. tuberosum*, потім використовували вихідний матеріал міжвидового походження.

Із селекційного матеріалу міжвидового походження Немішаївської дослідної станції на Поліській станції були створені високопродуктивні сорти – середньоранній Житомир'янка і середньопізній Поліська рожева. На станції були виведені також інші високопродуктивні сорти: Ікар, Малинчанка, Зов, Пост 86, Посвіт, Гарт, Березиня, Радич, Малич, Косень 95, Поран, Поліська 96, Дубравка, Тетерів, Дара, Тирас, Малинська біла, Жеран, Карлик, Зав'яз, Поліська ювілейна, Дорогинь, Звездаль, Ведруска, Партнер та інші.

З 1967 до 1982 рр. відділ селекції картоплі на станції очолював заслужений агроном України, лауреат Державної премії СРСР І.В. Карпович, а з 1982 р. цю роботу продовжив кандидат сільськогосподарських наук В.І. Сидорчук.

У 1932 р. розпочато селекцію картоплі на дослідному полі Всесоюзного науково-дослідного інституту ферментативної і плодоовочевої промисловості (с. Немішаєве Київської області). 1933 року дослідне поле разом з полями спиртозаводів Головспирту було реформоване в селекційно-насінницьку сітку, на базі якої в 1935 р. була створена Київська селекційно-дослідна станція Всесоюзного НДІ спиртової промисловості (з 1944 року – Київська сільськогосподарська дослідна станція Всесоюзного НДІ спиртової промисловості, пізніше – Немішаївська дослідна станція Українського НДІ землеробства).

У 1968 р. на базі станції, за Постановою Ради Міністрів УРСР від 9 серпня № 406, засновано Український НДІ картопляного господарства (з 1992 р. – Інститут картоплярства УААН). Одним з напрямів його діяльності є селекція, насінництво і технологія вирощування картоплі.

Одним із головних завдань селекції картоплі на дослідній станції у перший період роботи в Немішаєві було створення і насадництво сортів для спиртової промисловості. Тут, у 1932-1946 рр. під керівництвом Р.Д. Шехаєва були створені технічні сорти картоплі: Стаханівська, Червоноспиртова, Рясна. У цей період застосовували, в основному, внутрішньовидову гібридизацію і клоновий добір.

Після 1946 р. на дослідній станції за участю та під керівництвом відомого селекціонера, заслуженого агронома України, кандидата сільськогосподарських наук Терещенка Олександра Івановича на міжвидовій основі створені нові високопродуктивні сорти картоплі з комплексом корисних ознак: Катюша, Чотирьохсотка, Бородянська, Чарівниця, Смачна.

З 1968 до 1973 рр. під керівництвом О.І. Терещенка виведені високопродуктивні сорти: Немішаївська ювілейна, Луговська, Українська рожева. Сорт Луговська занесений до Реєстру сортів України, Росії, Білорусі і був одним з найбільш поширених сортів. Його й досі вирощують на городах селян і дачних ділянках. Він стійкий до виродження, слабо уражується фітофторозом, має багато бульб у кущі.

Вже в Інституті картоплярства селекціонерами О.Й. Онищенком і Б.Г. Шевченком був створений ранній, стійкий до вірусних хвороб сорт Незабудка.

Із 1973 р. відділ селекції картоплі в Інституті картоплярства очолює доктор с.-г. наук А.А. Осипчук. Під його керівництвом були створені сорти різних груп стиглості і господарського призначення, стійкі проти хвороб і шкідників та комплексу інших ознак: Зарево, Воловецька, Віхола, Світанок київський, Ромашка, Либідь, Бородянська рожева, Водограй, Обрій, Кобза, Горлиця, Купава, Ракурс, Слов'янка, Повінь, Явір, Віриня, Фантазія, Багряна, Поляна, Дніпрянка, Немішаївська 100, Лілея, Загадка, Забава, Червона рута, Мелодія, Надійна, Промінь, Подолянка, Левада, Довіра, Скарбниця, Оберіг, Вернісаж, Поліське джерело, Зелений гай та ін.

В Інституті здійснюється селекція на стійкість проти раку, вірусних, грибних, бактеріальних і нематодних захворювань та на адаптивність до різних умов вирощування.

Починаючи з 90-х років ХХ ст., проводиться селекція картоплі на стійкість до нематоди та придатність для переробки на різні види картоплепродуктів.

Селекціонерами інституту та його мережі створено понад 100 сортів картоплі різних груп стиглості і господарського призначення з добрими якісними показниками.

Вченими установи за допомогою біотехнологічних методів з генетико-селекційною метою розроблено низку клітинно-інженерних технологій, що використовуються в генетиці і селекції картоплі для створення нових вихідних форм та поліпшення існуючих сортів за

окремими господарсько цінними ознаками. Методом клітинної інженерії створено сорт картоплі Ольвія.

Генетичні ресурси картоплі в Україні, утримувачем яких є Інститут картоплярства, складають 2904 колекційних зразків. Ця колекція є основою розширення генетичної бази для створення нових сортів картоплі, які використовуються у практичній селекції. Слід зазначити, що підтримання генетичного різноманіття сортів дає змогу попередити значне поширення вірусних хвороб.

Слід також враховувати, що в останні роки поряд з імунологічними характеристиками сортів все більше уваги приділяється їх споживчим властивостям. Якщо раніше виробники в основному намагались отримати високі врожаї, то нині ринкові умови ставлять вищі вимоги до товарних характеристик. Високо цінується привабливий зовнішній вигляд і вирівняність бульб, гарна форма із поверхневими вічками. Це значною мірою визначає споживчий попит і суттєво впливає на ціну. Має значення також забарвлення шкірки і м'якоти та смакові якості. Важливими показниками є вміст крохмалю, сухої речовини, вітамінів тощо.

За вирощування в науково-дослідних установах та сортовипробувальних станціях урожайність вітчизняних сортів сягає 60-70 т/га, а за сприятливих умов і більше. За продуктивністю вони не поступаються закордонним, а за стійкістю проти хвороб (особливо грибних), столовими і смаковими якостями, вмістом сухих речовин перевищують їх.

На перспективу головним напрямом селекції залишаються: ранньостиглість; нематодостійкість; придатність до переробки; стійкість проти шкідників, грибних і бактеріальних хвороб; висока продуктивність.

У Всесоюзному селекційно-генетичному інституті (нині Селекційно-генетичний інститут НААНУ) у 60-70-х роках минулого століття велась робота зі створення сортів для півдня України. Її здійснювали академік ВАСГНІЛ О.М. Фаворов та кандидат с.-г. наук А.Ф. Котов. Одним з важливих завдань селекції картоплі для півдня України є створення посухо- та жаростійких сортів. У цьому інституті були створені сорти картоплі Одеська 24 і Одеська 65.

З 1947 до 1968 рр. селекцію картоплі проводили в Українському НДІ овочівництва і картоплярства (Харків) та його дослідній мережі. Тут були створені доктором с.-г. наук О.Й. Онищенко посухостійкі сорти Харківська рання та Сіянець 10/22, а на його Одеській овочекартопляній дослідній станції селекціонером В.Г. Гойко методом клонового добору поліпшено сорт Богарна, який був районований під сортовою назвою Богарна одеська.

У Західному регіоні України селекцію картоплі розпочали після Великої Вітчизняної війни. В Інституті землеробства і тваринництва Західного регіону спочатку зібрали і вивчили місцеві сорти. Окремі з них передавались до Державного сортовипробування (сорт Трембіта).

Від самозапилення форми, відібраної в горах під керівництвом академіка О.М. Фаворова, було створено фітофторостійкий сорт

Карпатська. На основі цього сорту створили низку сортів, які характеризуються високою крохмалистістю і стійкістю проти фітофторозу. Селекцію картоплі в цьому інституті проводили під керівництвом доктора с.-г. наук В.Г. Влоха, а згодом – кандидата с.-г. наук Л.А. Льчук. Тут створені сорти картоплі Мавка, Полонина, Слава, Віра, Оксамит 99, Легенда.

У західному регіоні селекція картоплі ведеться також у Львівському національному аграрному університеті. Спочатку під керівництвом доктора с.-г. наук І.Д. Нечипорчука, а потім – доктора с.-г. наук І.І. Тимошенка. В цьому закладі створено сорти: Львівська біла, Львівська синьовічкова, Львівська рання, Гібридна 14, Прикарпатська, Тетянка, Нестерівська, Львів'янка, Західна, Воля, Ліщина.

У Карпатах селекцією картоплі займаються в Гірському підрозділі Закарпатського інституту АПВ. Умови для вирощування, селекції і насінництва картоплі тут є унікальними.

Селекціонером Д.В. Равликом створені сорти картоплі: Нижньоворітська, Свалявська, Гірська, Ужгородська.

У 1963 р. селекцію картоплі розпочато на Чернігівській дослідній станції по картоплі (зона Полісся). З 1968 до 1990 рр. станція входила до складу Інституту картоплярства, а потім у приватне ЗАТ НВО “Чернігівеліткартопля”. У різні часи селекцію картоплі проводили заслужений агроном України Я.І. Прошко, кандидати с.-г. наук В.Д. Волков, В.М. Шолом, О.Ф. Онищенко. Тут створені сорти картоплі: Радуга Полісся, Витязь, Седнівська рання, Пекуровська, Придеснянська, Чернігівська рання, Чернігівська 98, Зоряна, Нагорода.

У 60-х роках минулого століття селекцію картоплі проводили на Житомирській обласній державній сільськогосподарській дослідній станції (нині Інститут сільського господарства Полісся). У різний час над створенням сортів картоплі працювали селекціонери В.М. Сергієнко, М.С. Литовченко, А.О. Піндак. У цій установі створені сорти картоплі: Древянка, Рум'янка, Дзвін, Дарина, Красень.

У 80-х роках ХХ ст. селекцію картоплі здійснювали в Сумському національному аграрному університеті, яка тривалий час проводилась під керівництвом лауреата Державної премії СРСР, заслуженого діяча науки і техніки України, доктора с.-г. наук, професора М.Д. Гончарова. Поряд з ним працювала доктор с.-г. наук, професор Н.С. Кожушко, яка і продовжує цю справу і нині. У цій установі створені сорти: Молодіжна, Ластівка, Аграрна, Фермерська.

Таким чином, на сьогодні селекцію картоплі в Україні проводять в Інституті картоплярства НААНУ і його Поліській дослідній станції ім. О.М. Засухіна, в Інституті землеробства і тваринництва Західного регіону НААНУ, Інституті сільського господарства Полісся НААНУ, Гірському підрозділі Закарпатського інституту АПВ НААНУ, Львівському та Сумському національних аграрних університетах, ЗАТ НВО “Чернігівеліткартопля”.

15.2. Завдання і основні напрями селекції

Завдання, які вирішує селекція картоплі, мають загальне, зональне та специфічне значення.

Загальне значення – це створення високоврожайних, екологічно пластичних сортів, різних груп стиглості, стійких проти хвороб і шкідників, з добрими смаковими якостями та придатних для вирощування і збирання механізованим способом.

Зональне значення – селекція сортів картоплі, стійких проти фітофтори в тих зонах, де вона завдає найбільшої шкоди, а також створення сортів для південних районів, придатних для умов богарного та зрошуваного землеробства в умовах посухи, двоврожайної культури.

До *специфічного завдання* належить селекція сортів, придатних для промислової переробки (на спирт, крохмаль, чипси тощо) та харчові напівфабрикати.

Основними напрямками селекції картоплі в Україні є: створення сортів столового, столово-технічного і універсального призначення, високопродуктивних, з добрими смаковими і кулінарними якостями, адаптованих до хвороб і шкідників та умов вирощування.

Селекція столових сортів. Бульби столових сортів повинні характеризуватись високою товарністю і гарною їх формою, мілкими вічками, добрими смаковими і кулінарними якостями, підвищеною стійкістю до іржавої плямистості та потемніння м'якоті, не мати наростів і тріщин.

Слід відзначити, що переважна більшість українських сортів, занесених до Реєстру сортів рослин України, відповідають вказаним вище вимогам, що має велике значення для забезпечення споживачів цінними столовими сортами картоплі.

Під час створення столових сортів враховується також уміст у бульбах крохмалю, стійкість проти хвороб і шкідників та комплекс інших господарсько-цінних ознак.

Ранні столові сорти повинні містити в бульбах 12-14%, середньо-стигли – 16-17%, середньопізні – 17-18 % крохмалю.

Колір м'якоті бульб не впливає на їх смакові якості, водночас у бульбах із кремовим і жовтим м'якушем більше міститься каротиноїдів, ніж у білих, що має значення для столової і кормової картоплі.

Селекція на врожайність. Одним з основних напрямків селекції є створення високоврожайних сортів з комплексом інших господарсько-цінних ознак. Переважна більшість українських сортів картоплі спроможні давати у виробничих умовах урожай бульб на рівні 35-45 т/га і вище.

Високою і стабільною урожайністю характеризуються сорти: ранні – Скарбниця, Повінь, Тирас, середньоранні – Обрій, Водограй, середньостиглі – Слов'янка, Явір, Дорогинь, Легенда, середньопізні – Поліське джерело, Тетерів, Червона рута та інші.

У селекції на високу врожайність головна роль належить підбору батьківських пар для гібридизації, який здійснюється за комбінаційною здатністю, структурою урожаю, результативністю відборів господарсько-цінних форм.

Однією з основних вимог є стабільність врожаю за мінливих умов навколишнього середовища.

Селекція на крохмалистість. Підвищення в бульбах умісту крохмалю поліпшує їх харчову і кормову цінність, підвищує продуктивність і знижує собівартість продукції для використання бульб в переробній промисловості. Головна роль у підвищенні ефективності заходів, спрямованих на збільшення в бульбах умісту крохмалю, належить селекції.

В Україні створені висококрохмалисті (17-18%) сорти картоплі: Кобза, Фантазія, Лілея, Світанок київський, Червона рута, Мавка, Придеснянська.

Висока крохмалистість у більшості випадків пов'язана із пізньо-стиглістю.

Разом з тим, схрещування висококрохмалистих батьківських форм із ранніми або середньоранніми дає змогу створювати висококрохмалисті сорти з раннім дозріванням. Такими в Україні є сорти: Кобза, Світанок київський, Мавка, Фантазія та інші.

Отримати потомство із поєднанням високого вмісту крохмалю і урожайністю вдається в тому випадку, коли крохмалистість обох батьків буде не нижчою певної межі.

Для селекції на високу крохмалистість батьківські форми підбираються за їх фенотипом та потомством. Ефективними є насичувальні схрещування. Вихідними формами можуть бути сорти: Зарево, Верба, Ердкрафт, Бекра, а також ряд міжвидових гібридів. Висококрохмалисті форми виділяються за стабільністю ознаки як по роках, так і під час випробування в різних ґрунтово-кліматичних зонах.

Селекція на білковість. Підвищення в бульбах умісту білка має значення для використання картоплі на столові цілі. Поруч з агротехнічними заходами головна роль у вирішенні цього завдання належить селекції.

Встановлено, що між умістом білка і крохмалю виявлено позитивний взаємозв'язок: сорти з підвищеним умістом білка характеризуються також підвищеним умістом крохмалю. В Інституті картоплярства були створені сорти картоплі Світанок київський, Зарево, в яких високий вміст сирого протеїну (2,8-3,1%) поєднується з високим умістом крохмалю (19-24%) та іншими корисними ознаками.

У селекції картоплі враховуються показники білка і сирого протеїну. Підбір батьківських форм у селекції на білковість проводиться за їх фенотипом і потомством. Вихідними формами можуть бути сорти: Зарево, Лошицька, Бекра, Світанок київський, Перлина та ін., а також ряд видів картоплі та міжвидових гібридів.

Селекція на скоростиглість. Ранньостиглість пов'язана із тривалістю вегетаційного періоду, а також здатністю давати товарний урожай в ранні строки збирання.

Найбільше отримується ранньостиглих нащадків за схрещування двох ранніх батьківських форм. Проте, в такому разі вони характеризуються нижчими показниками за врожайністю, вмістом крохмалю, стійкістю проти фітофторозу, ніж за схрещування ранніх та середньоранніх форм із середньостиглими та середньопізніми компонентами. Батьківськими формами можуть бути використані ранні та середньоранні сорти, а також міжвидові гібриди і сорти з високими показниками господарсько-цінних ознак. Їх підбір проводиться як за фенотипом, так і за потомством. В Україні створено ранні сорти картоплі з коротким періодом вегетації, які спроможні давати урожай товарних бульб 16-20 т/га в ранні строки збирання: Тирас, Скарбниця, Жеран, Мелодія, Карлик, Повінь, Серпанок та інші.

Селекція на двоврожайність. Для півдня України створюються ранні і середньоранні та частково середньостиглі сорти, придатні для вирощування двоврожайною культурою. Такі сорти дають змогу отримати два врожаї за сезон, уникнути негативної дії високих температур та інших негативних факторів на рослини під час вегетації, що має значення для одержання здорового садивного матеріалу, а також організації насінництва на півдні України.

В Україні створено сорти різних груп стиглості, які придатні для вирощування двоврожайною культурою: Мелодія, Незабудка, Карлик, Серпанок, Жеран, Світанок київський, Слов'янка та інші.

Селекція на стійкість проти фітофторозу. Важливу роль у захисті картоплі від фітофторозу відіграє створення і використання стійких сортів. У селекції на цю ознаку враховуються два типи стійкості: польовий і надчутливість. Важливим є поєднання стійкості надземної маси зі стійкістю бульб.

Комбінування стійкості різних типів: надчутливості до найбільш поширених рас в певній зоні і польової стійкості може забезпечити високу стійкість до хвороби протягом тривалого часу.

Для цього застосовують міжвидову гібридизацію та використовують вихідний матеріал міжвидового походження. Підбір батьківських форм проводять за їх фенотипом та потомством.

Високою польовою стійкістю проти фітофторозу характеризуються створені в Україні сорти картоплі: Луговська, Ракурс, Західна, Червона рута, Дорогинь, Ольвія та інші.

Селекція на стійкість до вірусних хвороб. Значної шкоди картоплярству України завдають вірусні хвороби: крапчастість, зморшкувата і смугаста мозаїки, закручування і скручування листків, які спричинюються окремими або комплексами вірусів, а саме X, Y, A, S, M, L.

Велике значення для одержання здорового садивного матеріалу має використання відносно стійких сортів вітчизняної та зарубіжної селекції, застосування міжвидової гібридизації.

У селекції на стійкість проти вірусних хвороб як батьківські форми використовується вихідний матеріал з високим проявом ознаки, а також здатністю передавати її потомству.

Польовою стійкістю проти вірусних хвороб характеризуються створені в Україні сорти картоплі: Незабудка, Дніпрянка, Серпанок, Скарбниця, Тирас, Карлик, Світанок київський, Фантазія, Завія, Слов'янка, Звездаль, Дорогинь, Тетерів та інші.

Селекція на стійкість до раку картоплі. Рак картоплі – одне з найбільш небезпечних захворювань, яке спричинюється грибом *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. Уражує бульби і в деяких випадках проявляється також на стеблах, столонах. Найбільш поширеним є звичайний (далемський) біотип (Д₁). У гірсько-карпатській зоні України виявлені агресивні біотиби: Міжгірський, Рахівський, Бистрицький і Ясинський. Важливим завданням селекції є створення стійких сортів до звичайного біотипу раку, а для зони Карпат бажано і до агресивних біотипів.

Усі українські сорти картоплі, занесені до Реєстру, характеризуються стійкістю до звичайного біотипу раку, сорт Божедар – до всіх виявлених в Україні біотипів, а сорти Зелений гай, Забава, Надійна, Серпанок, Водограй, Повінь, Кобза, Горлиця, Калинівська – до звичайного і деяких агресивних біотипів.

Селекція на стійкість до парші звичайної. Поширена на картоплі хвороба, яка знижує продовольчі і посівні якості. Спричинюється грибом *Streptomyces scabies* (Thox.) Cussow та іншими видами актиноміцетів.

Різні штами викликають типи ураження паршою звичайною: плоску, ямчасту, випуклу.

Відносно стійкими до парші звичайної є такі українські сорти картоплі: Поран, Бородянська рожева, Водограй, Обрій, Явір, Ракурс, Серпанок, Луговська, Дубравка, Дніпрянка, Жеран, Загадка, Кобза, Косень-95, Поліське джерело та інші.

У селекції на стійкість до парші звичайної рекомендується використовувати високостійкі до хвороби сорти: Кардинал, Карнеа, Моніка, Остботе, Олев, Перлина, Смачна, Чарівниця, Зарево, Гінденбург, Острагіс, Акерзеген, Юбель, Житомирянка та інші.

Селекція на стійкість до кільцевої гнилі. Одна із поширених в Україні бактеріальних хвороб. Збудник хвороби – *Corynebacterium sepedonicum* (Sk. et. Bur). Викликає в'янення рослин і гниття бульб.

Відносно стійкими до кільцевої гнилі є наступні українські сорти: Дніпрянка, Подолянка, Серпанок, Скарбниця, Дара, Оберіг, Ольвія, Поліське джерело, Тетерів та інші.

У селекції на стійкість до кільцевої гнилі використовують за батьківської форми сорти і міжвидові гібриди з високим проявом ознаки.

Можуть бути використані за батьківської форми високостійкі сорти: Вольтман, Мерримак, Пауль Крюгер, Саранак, Фризо, Фурор та інші.

Селекція на стійкість до чорної ніжки і мокрої гнилі. Мокра гниль на бульбах і чорна ніжка на стеблах поширені в Україні і є бактеріальним захворюванням, збудником якої є *Erwinia caratovora* ssp. *atroseptica*.

Існує позитивна кореляція між стійкістю мокрої гнилі на бульбах і чорною ніжкою на стеблах, що дає змогу у селекції на вказану ознаку обмежитись оцінюванням тільки за бульбами.

В Україні створено наступні сорти, які характеризуються стійкістю до цих хвороб: Божедар, Загадка, Бородянська рожева, Кобза, Подолянка, Серпанок, Скарбниця, Оберіг, Поляна, Світанок київський, Лілея, Луговська, Явір, Червона рута.

Подбір батьківських форм у селекції на вказану ознаку проводиться за використання як батьківської форми стійких сортів: Сафір, Зікінген, Карнеа, Дабер, Пентланд Дел та інші.

Селекція на стійкість до картопляної цистоутворювальної нематоди. На картоплі паразитує два види цистоутворювальних нематод: *Cilobodera rosbochiensis* і *Clobodera pallida*, які є карантинними об'єктами. В Україні поширений перший з них. Картопляна цистоутворювальна нематода уражує кореневу систему, знижуючи при цьому урожай і якість бульб.

Ефективним і екологічно безпечним заходом у боротьбі із хворобою є створення і впровадження нематодостійких сортів.

Українськими селекціонерами створено наступні нематодостійкі сорти: Дніпрянка, Загадка, Повінь, Поран, Ластівка, Водограй, Обрій, Фантазія, Доброчин, Лілея, Слов'янка, Легенда, Західна, Тетерів, Дзвін та інші.

Застосування цих сортів дає змогу повністю обходитись без застосування хімічних засобів у боротьбі з картопляною нематодою.

Для створення нових нематодостійких сортів як батьківські форми використовують вихідний матеріал: сорти, культурні та дикі види, міжвидові гібриди з високим проявом ознаки.

Селекція на стійкість до стеблової нематоди. Стеблова нематода (*Ditylenchus destructor* Thorne) широко поширена в Україні. Вона уражує бульби, столони, нижню частину стебла. Спричиняє значні втрати врожаю картоплі та знижує його якість.

Відносно стійкими проти стеблової нематоди є створені в Україні сорти картоплі: Червона рута, Бородянська рожева, Жеран, Кобза, Водограй, Тетерів, Дніпрянка, Загадка, Тирас, Лілея, Малинська біла, Обрій, Фантазія, Дара, Довіра, Ольвія та інші. Впровадження вказаних сортів дає змогу зменшувати відходи урожаю, покращувати товарні, посівні і кулінарні якості.

Батьківськими формами слугує вихідний матеріал (сорти, види та міжвидові гібриди), стійкий до хвороби, з високим проявом ознаки.

Селекція на стійкість до колорадського жука. Стійкість проти колорадського жука пов'язана з наступними властивостями: повне непошкодження картоплі, викликане непридатністю рослин для живлення жука і відкладання ним яєць; антибіотичною дією рослин на колорадського жука; витривалість та регенерація рослин у разі пошкодження їх жуком. В Україні створено сорти картоплі, які характеризуються відносною стійкістю до жука: Світанок київський, Дніпрянка, Дара, Добрович, Слов'янка, Червона рута, Тетерів, Промінь, Повінь.

Батьківськими формами у селекції на стійкість проти колорадського жука можуть бути сорти: Зарево, Кеннебек, Бінтєс, Темп, Каменський, Повінь та ряд видів із серій *Clabrescentia*, *Cardiophylla*, *Pinnatisecta* та інші.

Селекція на стійкість до механічних пошкоджень. Стійкість до механічних пошкоджень є одним з основних факторів, що визначають придатність сортів картоплі до механізованого виробництва.

Механічно пошкоджені бульби втрачають товарні, кулінарні і поживні якості, на них селяться різні патогени, незадовільно зберігаються, внаслідок чого втрачається певна кількість зібраного врожаю.

В Україні створено сорти, які характеризуються відносною стійкістю до механічних пошкоджень: Дніпрянка, Загадка, Подолянка, Серпанок, Обрій, Дара, Божедар, Кобза, Фантазія, Придеснянська, Явір, Поліське джерело, Дорогинь, Звездаль, Західна, Легенда та інші.

Селекція на підвищену лежкоздатність. Лежкість сортів картоплі залежить від здатності їх протидіяти умовам, що викликають негативні зміни у бульбах за зберігання.

Втрати врожаю картоплі під час зберігання є основним фактором, який визначає здатність сортів до тривалого зберігання. Вони включають природне зменшення маси сухої речовини і води в процесі дихання та випаровування, відходи через проростання бульб під час зберігання та ураження їх хворобами.

На підвищену здатність до зберігання впливають: стійкість проти хвороб і шкідників, механічних пошкоджень, тривалість періоду спокою, спроможність протягом тривалого часу не зменшувати у бульбах уміст сухих речовин.

Підвищеною та доброю лежкоздатністю характеризуються українські сорти: Загадка, Подолянка, Серпанок, Фантазія, Придеснянська, Поліське джерело, Дорогинь та інші.

Селекція сортів, придатних для переробки. Придатними для технічної переробки (крохмаль, спирт тощо) є сорти з високим умістом крохмалю – 18-22%, підвищеною зернистістю і величиною крохмальних зерен. Українськими селекціонерами створено сорти картоплі, які придатні для переробки: Світанок київський, Червона рута, Придеснянська, Кобза, Обрій та інші.

Для переробки на картоплепродукти придатними є сорти із підвищеним умістом сухих речовин (для чипсів – 20,6-24,5%, сушених

продуктів – 24,6% і вище). Оптимальний вміст редуруючих цукрів для переробки на чипси має бути не більше 0,25%, на сушені продукти – не вище 0,6%. В Україні створено наступні сорти картоплі, які є придатними для переробки на картоплепродукти (чипси, фрі): Фантазія, Лілея, Обрій, Повінь та інші. Вказані сорти картоплі, крім того, мають високі смакові якості, а тому використовуються і як столові.

15.3. Генетика

Рід *Solanum* утворює безперервний поліплоїдний ряд, до якого входять диплоїдні ($2n=24$), триплоїдні ($2n=36$), тетраплоїдні ($2n=48$), пентаплоїдні ($2n=60$) і гексаплоїдні ($2n=72$) види.

Велика кількість диплоїдних видів є самонесумісними внаслідок дії багатьох алелей гена *S*, а тому схрещуються в межах виду перехресно. Мейоз у диплоїдів та їх видів проходить нормально, з утворенням 12 бівалентів в метафазі I.

Триплоїдні види виникли внаслідок природної гібридизації між тетраплоїдними та диплоїдними видами. Внаслідок порушення мейозу вони є повністю стерильними і розмножуються вегетативно.

Пентаплоїдні види, в більшості випадків, стерильні внаслідок порушення мейозу, розмножуються тільки вегетативно, але можуть використовуватись материнською формою.

Вважають, що гексаплоїдні види утворились внаслідок гібридизації між тетраплоїдними і диплоїдними видами та подальшим подвоєнням кількості хромосом в одержаних гібридах. У них мейоз проходить нормально, пилок фертильний. Можна використовувати як материнську і батьківську форми та отримувати потомство від самозапилення.

Тетраплоїдні види бувають двох типів: аллотетраплоїдні і автотетраплоїдні.

До аллотетраплоїдів ($2n=48$) належать дикі види *S. acaule* Bitt і *S. stoloniterum* Schl. Вважається, що вони утворились внаслідок спонтанної гібридизації диплоїдів з наступними подвоєнням кількості хромосом. Мейоз у них проходить нормально, тип успадкування дисомічний, являють собою функціональні диплоїди з парами гомологічних хромосом ($A_1A_1 A_2A_2$) і дисомічним характером розщеплення. Можуть використовуватись як батьківські, так і материнські форми та утворювати ягоди від самозапилення.

До автотетраплоїдів ($2n=48$) належать види *S. tuberosum* і *S. andigenum*. Для них характерний тетрасомічний тип розщеплення, особливості якого визначаються наявністю чотирьох гомологічних хромосом, їх випадковою кон'югацією і розподілом по гаметах, що призводить до утворення двох типів гомозигот – AAAA і aaaa та трьох типів гетерозигот – AAAa, AAaa, Aaaa, які відповідно називаються: квадриплексами, нуліплексами, триплексами, дуплексами і симплексами.

У разі моногібридних схрещувань, залежно від типів зигот, потомство за фенотипом буде розщеплюватись у відношенні 35:1, 11:5, 5:1, 3:1, 1:1, а за генотипом можливі 9 варіантів:

Генотипи батьків	Тип гамет	Розщеплення потомства	
		за генотипом	за фенотипом А:а
AAAa × AAAa	(AA + Aa) × (AA+a)	1AAAA: 2AAAa: 1AAaa	Vci A
AAAa × AAaa	(AA + Aa) × (AA+4a+ aa)	1AAAA:5AAAa:5AAaa:1Aaa	Vci A
AAAa × Aaaa	(AA + Aa) × (Aa + aa)	1AAAA:2AAaa:1Aaaa	Vci A
AAAa × aaaa	(AA + Aa) × aa	1AAaa: 1Aaaa	Vci A
AAaa × AAaa	(AA+4Aa+aa)×(AA+4Aa+aa)	1AAAA:8AAAa:18AAaa: 8Aaaa:1aaaa	35:1
AAaa × Aaaa	(AA+4Aa+aa)×(Aa+aa)	1AAAa:5AAaa:5Aaaa:1aaaa	11:1
AAaa × aaaa	(AA+4Aa+aa) × aa	1AAaa:4Aaaa:1aaaa	5:1
Aaaa × Aaaa	(Aa+aa) × (Aa+aa)	1AAaa:2Aaaa:1aaaa	3:1
Aaaa × aaaa	(Aa+aa) × aa	1Aaaa:1aaa	1:1

За моногібридного схрещування кількість можливих комбінацій генів визначається загальною кількістю класів генотипів: у симплекса – 4 класи, у дуплекса – 36 класів.

За полігібридного схрещування кількість можливих комбінацій генів складає у симплексів – 4^n , у дуплексів 36^n .

Таким чином, автотетраплоїдний рівень вказує на певні труднощі перед селекцією, оскільки вищеплення і відбір домінантних і рецесивних гомозигот в їх потомстві малоімовірні. Це належить до генеративного розмноження. За вегетативного розмноження будь-яка гетерозигота може бути відібрана, випробувана і розмножена бульбами як майбутній сорт.

Селекція на автотетраплоїдному рівні полегшується тим, що основні корисні ознаки у картоплі контролюються або домінантними генами (забарвлення бульб, стійкість до парші, фітофтори, раку, вірусів, нематоди та ін.), або полімерними генами (урожайність, форма бульби, забарвлення м'якоті, вміст крохмалю і білка). На автотетраплоїдному рівні вірогідність відбору гетерозигот з домінантними ознаками зростає.

Сорти картоплі за рядом цінних ознак, в основному, є симплексами, а за окремими ознаками можуть бути дуплексами і триплексами. Гени, які контролюють ці ознаки, можуть бути в різному аельному стані, а тому під час обліку кожної ознаки у формулі розщеплення записується аельний стан контролюючого гена.

Морфологічні ознаки. Вивчено успадкування таких ознак: забарвлення квітки, бульби, вічка, паростків.

Розрізняють біле, червоне і сине забарвлення бульб квіток і вічок. Сине забарвлення домінує над червоним і обидва вони домінують над білим.

Забарвлення контролюється двома групами комплементарно взаємодіючих генів: генами основи P і R та генами проявлення D, E, F і S. Ген P обумовлює синьо-фіолетове, ген R – червоно-фіолетове забарвлення. Дія генів поширюється на пігментацію бульб, паростків, квіток, листових пазух та інших органів залежно від наявності комплементарних генів проявлення: ген D – для бульб (крім вічок), ген E – для всієї бульби, включаючи вічка, F і S – для квіток. Комбінація генів P R D і P D дають синє забарвлення бульби, R D – червоне, з одним геном P R D або рецесивними генами pr – білі бульби. Пігментація паростків залежить від генів основи.

Більшість сортів є симплексними генотипами за забарвленням, наприклад P_{ppp} , R_{rrr} та ін.

У квадриплексів по всіх генах основи або генах проявлення навіть за відсутності другого комплементарного гена досить чітко забарвлення квіток і бульб. Це пояснює факти появлення нащадків із забарвленими бульбами від білобульбових батьківських форм.

Генотип сортів за генами забарвлення встановлюється на основі гібридологічного аналізу потомства від аналізуючих схрещувань або схрещування із сортами, які мають домінантний ген в комплементарному стані (P-R-). Для цього можна використати сорти із відомими генотипами: Елла ($p_4 r_4 d_4 e_4$), Альма (D d₃), Смиловський (R r₃), Синьцвітка ($P_{p3} F_{f3}$) та інші.

Жовте забарвлення м'якоті бульби домінує над білим та контролюється одним домінантним геном і полігенами, доза яких впливає на інтенсивність забарвлення. Червоне або синє забарвлення м'якоті визначається двома комплементарними генами C і Y, які обумовлюють утворення антоціану, і геном Z, який його інгібує.

На основі досліджень ряду авторів, які вивчали успадкування форми бульби, зроблено висновок про полігенний контроль ознаки.

Деякі автори відмічають, що форма бульби обумовлюється декількома генами та має тенденцію домінування округлої або округло-овальної форми над овальною або продовгуватою.

Окремі автори відмічають домінування глибоких вічок, інші – що глибокі вічка є рецесивною ознакою. Вважалось також, що глибина вічок успадковується полігенно.

Припускається, що генетичний контроль цієї ознаки можливо визначається декількома генами.

Доведено, що бажану форму бульб із поверхневими вічками можна легко комбінувати з іншими господарсько-цінними ознаками.

Урожайність. Контролюється багатьма домінантними і рецесивними генами. Її компонентами є кількість і маса бульб. Кількість бульб генетично детермінована кількістю стебел на кущ. Розмір бульб контролюється взаємодією малих генів. Встановлена від'ємна кореляція між кількістю стебел і кількістю бульб на стебло і позитивна – між кількістю стебел і бульб. Під час схрещування можуть

виникати трансгресії, які за врожайністю перевищуватимуть батьківські форми.

У картоплі спостерігається явище гетерозису, яке проявляється у перевищенні потомством кращої батьківської форми або середньої обох батьків за врожайністю та іншими ознаками. Успадкування гетерозису обумовлено малими генами, або побічними ефектами головних генів. Їх спільна дія може проявлятися адитивним (ЗКЗ) або неадитивним (СКЗ) способами.

Вважається, що вищеплення гетерозисних потомків відбувається: за низького коефіцієнта інбридингу у батьківських форм, максимальної кількості локусів, які різняться за аелями, широкого генетичного родоvodu батьківських форм, що збільшує гетероалелізм.

Гетерозисним ефектом за врожайністю характеризуються наступні українські сорти: Луговська, Бородянська рожева, Слов'янка, Левада та інші.

Фітофторостійкість. У картоплі виявлено два типи стійкості проти фітофторозу: надчутливий (вертикальний) та польовий (горизонтальний). Перший базується на здатності клітин рослини утворювати некроз у відповідь на проникнення певних рас гриба, в результаті чого патоген гине, другий – на здатності рослин протистояти проникненню збудника в тканину або обмежувати швидкість інфекції та інтенсивність спороношення.

Надчутливість контролюється системою незалежних доміантних генів, які забезпечують імунітет до певних рас або групи рас фітофтори. Цей тип стійкості виявлений у видів серії *Demissa*, *Longipedicellata*, *Pinnatisecta*, *Bulbocastana*, *Polyadenia*, але не власний видам серії *Tuberosa*.

Згідно з міжнародною номенклатурою гени стійкості позначаються символом R, а раси – відповідними цифрами 1, 2, 3, 4 і т.д. Рослини, які не містять доміантних генів, уражуються всіма расами. Так, ген R1 контролює стійкість до рас, у позначенні яких нема цифри 1, тобто рас 2; 3; 4; 2.1; 2.4; 3.4; 2.3.4. Ген R2 обумовлює стійкість до рас 1; 3; 1.3 і т.д. Ураження можливе, коли збудник позначений усіма цифрами, що відповідають генотипу рослини. Наприклад, генотипи R1 R2 уражуються расами 1; 2; 1.2; 1.2.3; 1.2.3.4, але стійкі до всіх інших рас.

За здатністю уражувати рослини, раси гриба поділяються на прості і складні. Прості раси позначаються однією цифрою – 0; 1; 2; 3 і т.д., а складні – кількома 1.2; 1.3; 2.3 і т.д.

Стійкість до фітофтори на основі надчутливості успадковується доміантно за простою менделівською схемою: R-гени, локалізовані в різних хромосомах, під час самоzapилення і гібридизації незалежно комбінуються в потомстві і підлягають тетрасомічному типу успадкування.

В основному надчутливий тип стійкості є моногенним, оскільки кожний окремий ген і кожна окрема комбінація генів контролюють

стійкість до певних груп рас. Доза одного і того ж гена не впливає на надчутливу реакцію рослини.

Дія R-генів поширюється головним геном на листки, а бульби при цьому можуть уражатися. Сорти, надчутливі по бульбах, є надчутливими і по листках і не завжди буває зворотна залежність.

Ген R1 в більшості випадків впливає на надчутливість як листків, так і бульб, а гени R2, R3, R4 забезпечують надчутливість бульб тільки інколи.

Польова стійкість є результатом дії декількох захисних механізмів: стійкості до проникнення спор гриба в клітини рослини-хазяїна, стійкості до поширення міцелія в організмі хазяїна після проникнення, здатності подавляти розвиток спорангіїв і утворення спор на одиницю площі ураження.

Контролюється багатьма генами, успадковується рецесивно або за проміжним типом. Залежить від зовнішніх факторів: температури, вологості, добрив, віку рослин.

Польова стійкість бульб є полігенною ознакою, яка не залежить від стійкості листків. Обидві форми стійкості контролюються різними системами полігенів. У *S.tuberosum* відмічено зчеплення польової стійкості листків і пізньостиглість та відсутність такого зв'язку між пізньостиглістю і стійкістю бульб. У скоростиглих форм можуть бути високостійкі бульби, але у них буде нестійке бадилля.

Дуже цінним для селекції є поєднання в одному сорті надчутливості і польової стійкості, що особливо є важливим для створення середньостиглих і пізньостиглих сортів.

Стойкість до вірусів. У картоплі виділяють чотири типи стійкості до вірусів: імунітет, надчутливість, польова стійкість і толерантність. Імунітет виявлений лише до вірусів X, Y, A. У американського сіянця 41.496 виявлені два домінантних комплементарних гени, які обумовлюють імунність до вірусу X, один з яких знаходився у симплексному, а інший в дуплексному стані ($A_2 a_2 Bv_3$). Його батьківські форми були сприйнятливими. Імунітет до вірусу X у *Solanum acaule* визначається серією алельних генів: ген R_x обумовлює імунітет, ген R_{xn} – надчутливість, ген R_{xs} – утворення некрозів з мозаїкою, r_x – сприйнятливість. Домінування генів спостерігається в такій послідовності: $R_x > R_{xn} > R_{xs} > r_x$.

Стойкість до вірусу Y виявлена у *Solanum stoloniferum* і контролюється серією алелів одного домінантного гена: $R_y > R_{yn} > R_{ys} > r_y$, де R_y – зумовлює імунітет, R_{yn} – надчутливість, R_{ys} – некротичну реакцію з мозаїкою, r_y – сприйнятливість. Ген R_y володіє плейотропною дією, контролюючи при цьому імунність до вірусу Y.

Тетраплоїдні гібриди, одержані на основі *Solanum stoloniferum*, за багаторазового бекросування на *S.tuberosum*, як правило, є симплексними ($Ry ry ry ry$) формами за геном R_y . Розщеплення в їхньому потомстві за стійкістю до вірусу Y відбувається за співвідношенням 3

стійкі: 1 сприйнятливий за самозапилення і 1 стійкий : 1 сприйнятливий за аналізуючого схрещування (Ru ru gu gu × gu gu gu gu).

Надчутливі до вірусу У форми виявлені серед зразків диплоїдного виду *S. comersonii*.

Реакція надчутливості у селекційних сортів до штамів вірусів Х, У і А проявляється у вигляді некрозу верхівки і контролюється домінантними генами $N_y N_x N_a N_c N_s$, дія яких залежить від штамового складу вірусів і не забезпечує певного захисту від них. Лише домінантний ген N_a , який контролює надчутливість до вірусу А, захищає рослину від нього. Тому селекцію на стійкість до вірусу А можна вести на основі *S. tuberosum*.

Стійкість до вірусу S виявлена у сорту Сако, яка контролюється одним рецесивним геном у гомозиготному стані (генотип SSSS). Вказується на полігенний тип успадкування стійкості до вірусу S у сорту Сако.

Надчутлива реакція до вірусу S була виявлена у одного із клонів *S – andigenum*. За аналізуючого схрещування цього клону зі сприйнятливою формою проходило розщеплення на стійкі і нестійкі потомки у відношенні 1:1, в результаті чого було зроблено висновок, що стійкість до вірусу S контролюється одним домінантним геном N_s .

Польова стійкість до вірусу М виявлена у видів *S. Tarijense*, *S.comersonii*, *S. chacoense* та ряду сортів картоплі.

Домінантний ген N_m , який контролює надчутливість до вірусу М, виявлений у лінії EBS 1787 *S. megista crolobum*. Стійкі форми виявлені і у видів *S. polutrishon* та *S. microdongum*.

Успадкування ознаки визначається дією одного домінантного гена.

Єдиним типом стійкості до вірусу L є польова стійкість, яка виявлена у видів *S.demissum*, *S. chacoense*, *S. acaule*, *S. andigenum*. Стійкість до зараження вірусом L контролюється малими генами і рівень стійкості потомства залежить від стійкості батьків. Має полігенний тип успадкування ознаки.

Ракостійкість. Збудником раку картоплі є гриб *Synchytrium endobioticum* (Schilb) Pers. Стійкість до звичайного (далемського, або 1) біотипу раку контролюється домінантними генами: самостійним – Х і двома комплементарними У і Z. Здебільшого стійкість до раку базується на реакції надчутливості рослини-хазяїна. Проте у деяких сортів відмічається стійкість до проникнення збудника. Ген Х діє самостійно, а комплементарні У і Z зумовлюють стійкість до раку лише у тому випадку, коли обидва знаходяться в одному генотипі.

Стійкість до звичайного біотипу раку виявлена у видів серій *Commersoniana*, *Clabrescentia*, *Tuberosa*, *Andigena*, *Acaulia*, *Demmisa*, *Longipedicellata*, *Polyadenia*, *Pinnatisecta* та інших.

Стійкі зразки до агресивних біотипів раку – Рахівський, Міжгірський, Бистрицький, Ясинський виявлені у форм видів *S – andigenum*, *S. acaule*, *S. vernei*, *S. stolonilerum*, *S. curtilibum*, та інші, а також у ряді сортів картоплі.

Вміст крохмалю. Полігенна ознака, яка успадковується адитивно. Під час розщеплення спостерігається поступовий ряд перехідних форм від низькокрохмалистих до висококрохмалистих, відбуваються висококрохмалисті трансгресії. Встановлено, що розщеплення за крохмалистістю потомства від самозапилення або схрещування селекційних сортів відбувається за типом тетрасомії, характерного для дуплексних генотипів ($A_2 a_2, A_4 B_2 b_2$) та ін. із числовими відношеннями між класами варіаційного ряду 1:8:18:8:1. Також за генетичного аналізу виявлено шість незалежних домінантних алелей (генотип $A_4 B_2 b_2$). Потомки з вмістом крохмалю 24-26% мали вісім домінантних генів (генотипи $A_4 B_4$), із крохмалистістю 21-23% – сім домінантних генів (генотип $A_4 B_3 b$), із крохмалистістю 18-20% – шість домінантних генів (генотип $A_4 B_2 b_2$), як у батьківських форм, найбільш низькокрохмалисті (12-14%) мали чотири домінантних гени ($A_4 b_4$).

Зважаючи на це, у селекції на підвищення крохмалистості потрібно проводити відбір висококрохмалистих форм і схрещувати їх між собою.

Вміст білка. Полігенна ознака, яка контролюється спільною дією багатьох неалельних генів, від кількості яких залежить величина її проявлення. Характер успадкування – домінантний та проміжний.

Ранньостиглість. Має полігенний і рецесивний характер успадкування. Повідомляється також, що скоростиглість визначається дією домінантних полімерних генів, а також про полігенно-проміжне успадкування скоростиглості.

Придатність до промислової переробки. Придатність сортів картоплі для переробки значною мірою залежить від умісту в бульбах редуруючих цукрів. Для селекції велике значення має успадкування цієї ознаки в потомстві. Встановлено, що вміст моноцукрів контролюється двома домінантними епістатично взаємодіючими генами з адитивним ефектом алелей кожного з них. Один ген (М) обумовлює синтез моноцукрів у період холодного зберігання бульб за температури 2-3 °С, другий (С) – подавляє цей синтез, тобто діє як ген-супресор, в результаті чого реакція перетворення крохмалю в редууючі цукри знаходиться в динамічній рівновазі. У сортів, придатних для переробки, зміщення в сторону зростання редууючих цукрів проходить повільніше, у непридатних – швидше. Ознака успадковується за типом тетрасомії, а тому ген С може знаходитись в різному алельному стані. Придатними для переробки на чипси можуть бути генотипи сортів за геном-супресором: $C_4, C_3 c, C_2 c_2$, непридатними – c_4 .

Самонесумісність і перехресна несумісність. Несумісність – нездатність пилкових трубок проникати по тканині стовпчика й приносити до зародкового мішка гамету і здійснювати запліднення.

Несумісність, яка відбувається під час самозапилення, називається *самонесумісністю*, а та, що виникає за перехресного запилення в межах виду чи споріднених видів, – *перехресною несумісністю*.

Несумісність контролюється геном S і серією його алелів S₁, S₂, S₃, S₄S_n. Ідентифіковано 13 алелів локусу S, які контролюють самонесумісність у диплоїдних видів картоплі: *S. rybinii*, *S. chacoense*, *S. vernei*, *megistacrolobum*, *S. stenotomum*. До самосумісних віднесені *S. polyadenium*, *S. verrucosum*, *S. brevidens* та інші. Виявлена дволокусна система несумісності (S і R) у диких видів: *S. pinnatisectum*, *S. bulbocastanum*, *S. ehrenbergii* та інші.

Більшість диплоїдних видів *Solanum* часто самонесумісні і запліднюються перехресно.

Виразена міжвидова несумісність проявляється під час схрещування сортів із диплоїдними видами *S. cardiophyllum*, *S. jamesii*, *S. pinnatisectum*.

У процесі внутрішньовидових і міжвидових схрещувань, включаючи диплоїдні види, виявлено сумісність у таких комбінаціях: самонесумісний × самонесумісний, самосумісний × самосумісний, самосумісний × самонесумісний, несумісність – у комбінації самонесумісний × самосумісний. Долати бар'єри несумісності можна у разі застосування методів подолання несхрещуваності.

15.4. Вихідний матеріал

Для картоплі характерна наявність багатого різноманіття генетичних ресурсів, які можуть бути використані як вихідний матеріал для селекції. Це дикі, примітивні і культурні види, селекційні і місцеві сорти, міжвидові гібриди. Відомо близько 180 бульбоутворюючих видів. Усі види, за деяким винятком, утворюють бульби на кінцях столонів. Зразки багатьох видів мають широкий спектр стійкості проти хвороб і шкідників, заморозків, посухи, біохімічних показників якості тощо.

Значне генетичне різноманіття мають старі і сучасні вітчизняні і зарубіжні сорти картоплі, їх використовують у селекції як генетичні джерела або донори високої урожайності, скоростиглості, стійкості до вірусних хвороб, добрих смакових якостей та ін.

Велике значення для використання як вихідного матеріалу мають місцеві сорти, а також сорти, створені на багатовидовій основі, які відзначаються витривалістю до несприятливих умов вирощування та високою адаптивністю до вирощування в різних ґрунтово-кліматичних зонах.

Із культурних видів широко використовувались види *S. tuberosum* і *S. andigenum*, *S. rybinii* і *S. phureja*.

S. tuberosum (2n = 48). Відзначається високою урожайністю, добрими смаковими якостями, гарною формою бульб, відносною стійкістю проти вірусних хвороб, підвищеним вмістом крохмалю і білка. Селекційним сортам виду властива також стійкість проти раку картоплі, нематод, окремих вірусів та ін.

У родоводі всіх селекційних сортів присутній вид *S. tuberosum*. *S. andigenum* ($2n = 48$). Поліморфний вид, серед зразків якого можливі джерела стійкості до різних патотипів раку, картопляної нематоди, альтернarioзу, парші, чорної ніжки, X-Y-A-L – вірусів, фітофторозу, цистоутворюючих нематод, попелиць, заморозків. У бульбах міститься до 32 % сухої речовини і до 4 % білка. Характеризується високою урожайністю, має добрі смакові якості.

S. rybinii ($2n = 24, 36$). Виділяються зразки, стійкі проти раку картоплі, альтернarioзу, парші, чорної ніжки, кільцевої гнилі, фітофторозу, вірусів X, M, Y. У бульбах міститься до 26 % сухої речовини, до 4,5 % білка.

S. phureja ($2n = 24$). Зразки цього виду виділяються за стійкістю проти раку картоплі, альтернarioзу, парші, чорної ніжки, ризоктоніозу, кільцевої гнилі, вірусів X, S, M, Y, A, L, попелиць, нематод. Має підвищений вміст сухої речовини і білка.

У центрах генетичних ресурсів зібрана колекція аборигенних сортів Чилі, які мають значення для селекції.

Аборигенна чилійська картопля представлена великою кількістю різновидностей, сортів і клонів, які різняться морфологічними, генетичними ознаками і властивостями. Деякі з них мають комплекс генів, що забезпечують високу продуктивність, стійкість проти хвороб, підвищену крохмалистість – 19-21 %, білковість – 2,4-3 %, гарну форму бульб, добрі смакові якості.

Широко використовуються в селекції дикі види картоплі: *S. demissum*, *S. acaule*, *S. chacoense*, *S. spagazzinii*, *S. stoloniferum*, *S. vernei* та інші.

15.5. Методи селекції картоплі

Селекція картоплі, як і багатьох продовольчих культур, має давню історію.

Клонова селекція – прадавній метод створення сортів картоплі в Європі. Він виник у середині XVII ст. внаслідок повної або часткової непридатності для вирощування перших завезених в Європу сортів.

Нині метод клонової селекції застосовується як для створення нових сортів, так і в насінництві картоплі. Клоновою селекцією можна, з одного боку, звільнити сорт від хвороб, що передаються бульбами, а з іншого – відібрати господарсько-цінні спонтанні соматичні мутації.

На початку XX ст. Л. Бербанком методом клонової селекції був створений сорт картоплі Рассет Бербанк, який і нині вирощується у США. Цим методом були створені сорти Вольтман 1177, Скороспілка, Сніжинка, Богарна одеська та інші.

Тривалий час селекція картоплі у світі базувалась на основі використання насіння від природного самозапилення виду *Solanum tuberosum*. Обмеженість цього методу полягає в тому, що у потомстві успадковуються ознаки однієї батьківської форми.

Згодом у селекції почали застосовувати *штучну гібридизацію*. Цей метод є ефективнішим, порівняно із самозапиленням, оскільки в процесі запліднення беруть участь статеві клітини обох батьківських форм, у результаті чого розширюється можливість для поєднання ознак в одному генотипі.

Перші відомості про штучну гібридизацію у картоплі наводяться в 1819 році Путшем, а в 30-х роках цей метод широко застосовував англійський селекціонер Петерсон.

Розрізняють внутрішньовидову гібридизацію (у межах одного виду *S.tuberosum*) і міжвидову (схрещування кількох видів). За обох методів показники ознак потомства можна передбачити на основі відомостей про батьківські пари (їхній фенотип і генотип). Першим методом можна отримувати господарсько-цінні генотипи у F₁ від простих схрещувань, а за міжвидової (віддаленої) гібридизації для їх одержання необхідно застосовувати бекросування простих гібридів.

Методом внутрішньовидової гібридизації створено такі сорти: Бінтєс, Лорх, Южанін, Передовик, Прієкульська рання, Фаленська, Кореневська, Новинка та інші, а в Україні – Островська, Стаханівська, Крепиш, Червоноспиртова та інші.

Проте, створити сорт з високою стійкістю проти фітофторозу, колорадського жука та інших хвороб і шкідників, а також високими показниками біохімічних ознак, методом внутривидової гібридизації неможливо.

Для поєднання ознак *S. tuberosum* з цінними ознаками диких та інших культурних видів застосовують *міжвидову гібридизацію*. Зараз цей метод є основним у селекції картоплі. Завдяки йому вдалося створити сорти з високою стійкістю проти фітофторозу, картопляної нематоди, вірусів, колорадського жука, високим умістом крохмалю, білка та іншими ознаками.

Міжвидову гібридизацію в картоплі вперше застосував у 1850 році Клотш, який схрестив дикий вид *Solanum demissum* із *S.tuberosum* й одержав у результаті цього морозостійкі гібриди.

У 1931 році за участю виду *S. demissum* І.Г. Пушкарьовим вперше створено фітофторостійкий сорт Фітофторостійка 8670.

Методом міжвидової гібридизації створено фітофторостійкі сорти: Московська, Камераз, Агрономічна, Веселовська, Олев, Столова 19, Лошицька, Темп та ін.

В Інституті картоплярства УААН на багатовидовій основі створено високостійкий проти фітофторозу з комплексом інших ознак сорт Луговська, який мав широке поширення в Україні та за її межами, а також середньопізній висококрохмалистий сорт Зарево із підвищеним умістом білка та відносною стійкістю проти колорадського жука.

Цим методом були створені фітофторостійкі сорти на Поліській дослідній станції ім. Засухіна Інституту картоплярства – Поліська рожева та Дорогинь, в Інституті землеробства і тваринництва Західного регіону – Легенда і Мавка, у Львівському національному аграрному університеті – Гібридна 14, Західна.

Використання методу міжвидової гібридизації в селекції картоплі має свої труднощі. По-перше, багато видів не схрещуються із селекційними сортами, а тому це обмежує їх використання в селекції. Друга складність полягає в тому, що у диких видів є ряд негативних ознак, які домінують у гібридів перших поколінь. До таких ознак належать низька врожайність і довгі столони.

Створити сорти у першому поколінні міжвидових гібридів можливо лише у тих випадках, коли схрещуються між собою культурні види.

У селекції з використанням диких видів можливі такі схеми: 1 – проведення повторних схрещувань міжвидових гібридів із селекційними сортами; 2 – одержання потомства від самозапилення міжвидових гібридів; 3 – чергування перших двох.

На всіх етапах міжвидової гібридизації та використання міжвидових гібридів вирішальне значення має культурний компонент, оскільки він значною мірою впливає на формування потомства.

Мутагенез. У селекції картоплі використовують спонтанні та індуковані мутації.

За вегетативного розмноження протягом тривалого часу можуть виникати як корисні, так і небажані мутації, які можна відібрати для селекції або вибракувати їх.

На підвищення інтенсивності мутаційної мінливості впливає високий ступінь гетерозиготності генотипів, застосування активних методів оздоровлення сортів від вірусів, а також клональне мікро розмноження *in vitro* для оздоровлення сортів і відтворення вихідного матеріалу, одержаного методом генної та клітинної інженерії.

Під дією хімічних і фізичних мутагенів можна прискорити одержання цінних мутацій у картоплі. Застосування мутагенів на бульбах картоплі значно збільшує різноманітність рослин за морфологічними та господарсько-цінними ознаками.

Обробляючи ботанічне насіння мутагенами, деякі селекціонери відбирали сіянці, які перевищували вихідні форми за стійкістю проти хвороб, умістом крохмалю та іншими ознаками.

Таким чином, мутагенез може бути використаний як допоміжний метод селекції.

Поліплоїдія – кратне збільшення кількості хромосом. Розрізняють мітотичне і мейотичне збільшення кількості хромосом.

За мітотичної поліплоїдії насіння чи інші частини рослин обробляють колхцином.

Мейотичне збільшення кількості хромосом виникає в результаті відхилення від нормального мейозу й утворення нередукованих гамет. Поліплоїди можуть утворюватись за схрещування $4n \times 2n$ та $2n \times 2n$.

Виявлена висока ефективність методів статевої поліплоїдії, яка дає змогу ввести в геном *S. tuberosum* зародкову плазму диплоїдних видів і досягти гетерозисного ефекту за продуктивністю.

З використанням поліплоїдії були створені сорти картоплі в Америці, Росії та інших країнах.

Однією з важливих властивостей поліплоїдії є використання її для ресинтезу дигаплоїдів у тетраплоїди і подолання несхрещуваності видів.

Гаплоїдія – це кратне зменшення кількості хромосом. У картоплі їх отримують як способом культури пиляків і мікроспор, так і під час запилення материнських форм пилком окремих зразків *S. phureja* та інших видів. Дигаплоїди можуть використовуватись для подолання несхрещуваності деяких видів із культурними сортами та окремими видами картоплі. Після добору на диплоїдному рівні одержані генотипи переводять на тетраплоїдний. Селекція на диплоїдному рівні може підвищити ефективність створення нових сортів картоплі.

Біотехнологічні методи. У селекції картоплі мають значення клітинна та генетична інженерія, які передбачають:

- використання гетерогенності соматичних клітин та соматональної мінливості для відбору ліній із більш високими показниками, ніж вихідні форми;

- селективний відбір у суспензійній культурі клітин на стійкість до патогенів;

- соматичну гібридизацію шляхом злиття ізольованих протопластів;

- генетичну трансформацію, яка передбачає виділення потрібних генів із чужої ДЖ і вбудовування їх у молекулу ДНК рослин того чи іншого сорту, генотипу.

Використання зазначених методів має велике значення для поліпшення існуючих та створення нових сортів картоплі.

Інцухт. Цей метод дає змогу виділити цінні форми рецесивного порядку. При цьому негативні ознаки, які містить материнська рослина у прихованому стані, можуть бути виявлені і вибраквані.

У результаті природного самозапилення були створені сорти: Рання роза, Красуня Геброна, Костромська, Варба, Оссео, Вікторія Петерсона, Арран Чіф та ін.

Проте, використання інцухту протягом декількох поколінь під час досліджень із сортами внутрішньовидового походження призводить до зниження урожайності та показників інших ознак, вищеплення нежиттєздатних сіянцив. Виявлена депресія інцухт-ліній пояснюється наближенням їх до гомозиготності.

Разом з тим, І.Г. Пушкарьовим помічено, що у потомстві від самозапилення простих міжвидових гібридів *S. demissum*, порівняно з бекросами В_в, отримують більше сіянцив з раннім бульбоутворенням, вищим урожаєм, великими бульбами та короткими столонами. Тому у разі використання виду *S. demissum*, залежно від батьківських компонентів і поставленого завдання, він рекомендує повторні схрещування гібридів *S. demissum* x *S. tuberosum* чергувати з отриманням потомства від самозапилення.

Виявлено, що за кожного повторного схрещування міжвидових гібридів із *S. tuberosum* втрачається половина факторів стійкості проти фітофторозу, тому початковий рівень стійкості може бути досягнутий їх самозапиленням.

У потомстві від самозапилення сортів міжвидового походження можна відібрати лінії, здатні проявляти гетерозис.

В Інституті картоплярства УААН внаслідок самозапилення сортів та міжвидових гібридів створено сорти картоплі Горлиця, Забава, Надійна, Довіра, висока урожайність яких поєднується з іншими цінними ознаками.

15.6. Методика і схема селекційного процесу

У схему селекції картоплі входять такі розсадники: колекційний, батьківський, перший (сіянці і однобульбівки), другий і третій селекційні основного, конкурсно-екологічного і виробничого випробування. Крім цього, у спеціальних дослідах на інфекційних та провокаційних фонах проводиться випробування селекційного матеріалу на стійкість проти хвороб і шкідників. У лабораторних умовах селекційний матеріал оцінюється за біохімічними і смаковими якостями (рис. 25).

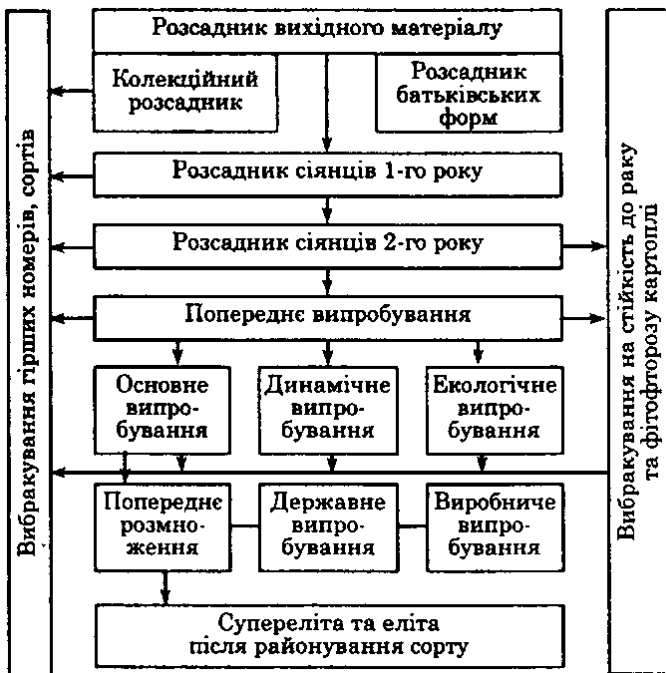


Рис. 25. Загальна схема селекційної роботи з картоплею

Для визначення господарської стиглості роблять два викопування по 6 кущів із ділянки: перше – на 55-65-й день після садіння, друге – через 14-15 днів після першого, остаточне – за повного відмирання бадилля. Після цього визначають загальну і товарну врожайність, середню масу товарної бульби, смакові якості, стійкість бульб проти фітофторозу і фузаріозу у разі штучного зараження, придатність для переробки, лежкість та проводять біохімічні аналізи. У спеціальних дослідах здійснюють випробування селекційного матеріалу на стійкість проти вірусних хвороб, парші звичайної, кільцевої гнилі, чорної ніжки, іржавої плямистості, потемніння м'якоті, вивчають елементи сортової агротехніки та придатність до вирощування двоврожайною культурою (на півдні України). В Інституті карантину рослин проводиться основне випробування ракостійкості, а в Інституті захисту рослин – нематодостійкості.

Одночасно із конкурсно-екологічним проводять і виробниче випробування селекційних номерів та розмноження із застосуванням фітопрочисток, клонових доборів та інших насінницьких заходів.

За результатами конкурсно-екологічного випробування та проведеного оцінювання кращі селекційні номери передаються в Державне сортовипробування.

15.7. Методи оцінювання селекційного матеріалу

Визначення вмісту сухої речовини. Здійснюють двома способами: за питомою вагою бульб та висушуванням проби до постійної маси.

За питомою вагою вміст сухої речовини визначають на вагах Парова або на звичайних.

Визначення вмісту сухої речовини шляхом висушування до постійної маси вираховується як процентне відношення маси сухої наважки до маси сирої наважки.

Визначення вмісту в бульбах крохмалю. Проводять двома способами: за питомою вагою і на поляриметрі.

Визначення вмісту у бульбах сухої речовини, крохмалю, сирого протеїну, білка, незамінних амінокислот, вітамінів С і К проводиться також на інфрачервоному аналізаторі. Для цього сухий матеріал подрібнюють на електромлині й використовують для зняття спектрів на аналізаторі.

Оцінка кулінарних якостей бульб. Визначають такі параметри: розварюваність, консистенція м'якоті, смак, потемніння м'якоті.

Розварюваність. Бульби варять у шкірці на пару. Якщо після варіння поверхня шкірки ціла, без тріщин, зразок оцінюється найвищим балом – 5, якщо бульби під час варіння розпадаються, вони вважаються сильно розварюваними і оцінюються найнижчим балом – 1.

Консистенція м'якоті. Після варіння розрізняють: розсипчасту (для пюре), слабдоросипчасту (для супів), неросипчасту (для салатів).

Смак. Бульби, зварені на пару, очищують від шкірки, розкладають на тарілки й дегустують. Смакові якості оцінює дегустаційна комісія (за 5- або 9-бальною шкалою).

Потемніння м'якоті після варіння. Оцінюють зразки за інтенсивністю потемніння м'якоті через дві години після варіння: якщо за цей час зразок не темніє, він отримує найвищу оцінку за даною ознакою, якщо сильно темніє – найнижчу оцінку.

Діагностика ранньостиглих форм картоплі. Ранньостиглими є сіянці, бадилля яких засихає рано (за бульбового розмноження переважну більшість складають ранні і середньоранні генотипи).

Розрізняють біологічну і господарську стиглість у картоплі. Перша вимірюється періодом вегетації, друга – здатністю давати певний урожай бульб у різні строки їх збирання.

До ранніх належать ті генотипи, які мають період вегетації (від садіння до відмирання бадилля) – 80-100 днів, до середньоранніх – 101-115 днів, середньостиглих – 116-125 днів, середньопізніх – 126-140 днів, пізніх – більше 140 днів.

Випробування селекційного матеріалу за придатністю на двоврожайність. Вивчаються ранні, середньоранні та середньостиглі генотипи на півдні України в умовах зрошування. Досліджувані сортозразки вивчають за весняного садіння 30-кущовими ділянками в чотириразовій повторності. Виконують всі необхідні агротехнічні заходи, облік ураження хворобами. У третій декаді червня проводять раннє збирання урожаю, його облік та оцінювання якості бульб. З урожаю кожного генотипу відбирають по 120 бульб для літнього садіння. Відібрані бульби травмують шляхом проведення неглибоких надрізів і обробляють 4-компонентним стимулюючим розчином: 0,0005 % гібереліну, 0,002 % янтарної кислоти, 1 % роданистого калію, 1 % тіосечовини. Висаджують свіжозібрані бульби у ґрунт у кінці червня – на початку липня. Проводять догляд за насадженнями, фенологічні спостереження та облік ураження хворобами. Врожай збирають у кінці першої декади жовтня. З урожаю відбирають по 120 середніх бульб для випробування в наступному році (за весняного та літнього садіння методом накладання).

Придатними для вирощування двоврожайною культурою на півдні України вважаються ті сорти та селекційні номери, які забезпечують урожай товарних бульб за весняного та літнього садіння свіжозібраними бульбами не нижче кращих сортів-стандартів.

Оцінювання на стійкість проти фітофторозу, фузаріозу, парші звичайної, іржавої плямистості, мозаїчного закручування листків, скручування листків, зморшкуватої та смугастої мозаїк, кільцевої гнилі, чорної ніжки і мокрої гнилі, стеблової нематоди (*Ditylenchus destructor*) здійснюють відповідно до існуючих методик.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Назвіть досягнення вітчизняної селекції картоплі.
2. Назвіть основні напрями селекції картоплі в Україні.
3. Назвіть сучасні завдання селекції картоплі.
4. Яка особливість генетики картоплі?
5. Як здійснюють генетичний контроль урожайності?
6. Що Ви знаєте про гетерозис у картоплі?
7. Назвіть методи генетичного контролю крохмалистості, білкової та характер їх успадкування.
8. Які існують типи стійкості рослин і бульб проти фітофторозу?
9. Від чого залежить лежкоздатність бульб та стійкість до механічних пошкоджень?
10. Які вимоги ставляться до сортів столової придатності для переробки бульб?
11. Що означає клонова селекція як метод створення нових сортів картоплі?
12. Яке значення для селекції картоплі має внутрішньовидова і міжвидова гібридизація?
13. Як використовується інбридинг в селекції картоплі?
14. Як застосовується мутагенез, гаплоїдія та поліплоїдія у селекції картоплі?
15. Які біотехнологічні методи використовують у селекції картоплі?
16. Викладіть схему селекції картоплі.
17. Як здійснюється оцінювання селекційного матеріалу за вмістом сухої речовини, крохмалю, білка?
18. Які Ви знаєте способи визначення скоростиглості і придатності на двоврожайність?

Література

1. Будин К.З. Генетические основы селекции картофеля. – Л.: Агропромиздат, 1986. – 192 с.
2. Букасов С.М., Камераз А.Я. Селекция и семеноводство картофеля. – Л.: Колос, 1972. – 359 с.
3. Картопля / За ред. В.В. Кононученка, М.Я. Молоцького. – Біла Церква, 2002. – Т. 1. – 536 с.
4. Картопля: енциклопедичний довідник / За ред. А.А. Бондарчука, М.Я. Молоцького. – Біла Церква, 2009. – Т. 4. – 376 с.
5. Методичні рекомендації щодо проведення досліджень із картоплею / За ред. В.В. Кононученка, В.С. Куценка, А.А. Осипчука, Ю.Я. Верменка, П.Ф. Каліцького, В.Д. Кочури, О.П. Аксьонова. – Немішаєве: УААН, 2002. – 182 с.
6. Осипчук А.А. Становлення селекції картоплі в Україні // У зб.: Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. Том 3. – К.: Логос, 2001. – С. 336-349.
7. Молоцький М.Я. Проблеми картоплярства. Вибрані наукові праці. – Біла Церква: Мустанг, 1996. – С. 254-284.

16. СЕЛЕКЦІЯ БАГАТОРІЧНИХ ТРАВ

Бугайов В.Д. – кандидат с.-г. наук

Багаторічні трави включають в основному роди сімейств бобових (люцерна, конюшина, еспарцет, лядвенець, буркун тощо) і тонконогових (стоколос, костриця, тимофіївка, пажитниця, тонконіг, грястиця, житняк та ін.).

Ростуть на природних сінокосах і пасовищах, слугують основними компонентами для створення сінокосів і пасовищ, а також вирощуються в польових сівозмінах. Серед кормових культур багаторічні трави мають важливе значення, забезпечуючи тваринництво багатими на білок і вітаміни зеленими кормами, сіном і сінажем. Сприяють відновленню структури ґрунту і підвищенню його родючості, особливо бобові, які володіють азотфіксуючою здатністю та запобігають водній і вітрової ерозії.

Залежно від ґрунтового-кліматичних умов, найбільше поширення в Україні мають види: люцерна посівна і мінлива, конюшина лучна, еспарцет піщаний, стоколос безостий, тимофіївка лучна, костриця лучна і очеретяна, пажитниця багаторічна і багатоквіткова, грястиця збірна.

16.1. Досягнення і завдання селекції

Селекція кормових трав в Україні має давню історію. У 1884 р. було засноване Полтавське дослідне поле, де О.С. Зайкевич розпочав вивчення сортового складу люцерни. З 1909 р. розпочала працювати Харківська сільськогосподарська дослідна станція, де з 1913 р. у відділі селекції приступили до вивчення й випробування сортів люцерни. Проте планомірна селекційно-насінницька робота з багаторічними травами почала проводитись з 1918-1919 рр. на Полтавській і Дніпропетровській селекційних станціях. У 1921-1923 рр. селекційна робота з люцерною й іншими багаторічними травами розпочата на Веселоподолянській селекційно-дослідній станції. З утворенням в 1931 р. Українського науково-дослідного інституту кормів на базі Полтавської сільськогосподарської дослідної станції тут значно розширилась селекція кормових культур, особливо люцерни.

У ці роки були створені й набули значного поширення сорти люцерни Зайкевича, Полтавська 256 і Полтавська 200.

Значну роботу із селекції конюшини лучної було виконано на Білоцерківській та Уладово-Люлинецькій селекційно-дослідних станціях. Створені тут сорти Білоцерківська 3306 і Уладівська 34 займали в свій час значні площі.

У довоєнні роки на Веселоподолянській станції створено сорт еспарцету Піщаний 1251, який і нині ще поширений у виробництві.

У повоєнні роки значних успіхів у селекції багаторічних трав досягли співробітники Полтавської обласної державної сільськогосподарської дослідної станції, Українського науково-дослідного інституту зрошуваного землеробства, Чернігівської державної сільськогосподарської дослідної станції, Науково-дослідного інституту землеробства і тваринництва західних регіонів, Уладово-Люлинецької і Веселоподолянської селекційно-дослідних станцій.

Важливим етапом у селекції рослин в Україні було створення селекцентрів. Зокрема, координація робіт із селекції кормових культур на Поліссі, в Лісостепу та Західному регіоні України з 1973 р. була покладена на Київський селекцентр, головною установою якого був Український науково-дослідний інститут землеробства.

Селекційна робота з багаторічними травами та іншими кормовими культурами все більше поєднується з генетичними, цитологічними, біохімічними і фізіологічними дослідженнями.

Вагомий внесок у розв'язання цієї проблеми вносять наукові установи Української академії аграрних наук, які з 1991 р. працюють за програмою «Кормовиробництво». Головний координатор програми – Інститут кормів НААНУ.

Згідно з цією програмою на 2006-2010 рр. селекцією багаторічних трав займаються 13 науково-дослідних установ НААНУ по 20 культурах. У Державному реєстрі сортів рослин України на 2009 рік налічувалося 255 сортів багаторічних трав, з них 81 – бобових і 174 – злакових. Переважна більшість сортів створена вітчизняними селекціонерами. Серед сортів зарубіжної селекції представлені в основному сорти злакових багаторічних трав для газонного використання.

Специфічні погодні умови останніх десяти років, а саме збільшення тривалості посушливих періодів, підвищення температури та вкрай несприятливі умови перезимівлі 2002-2003 рр., зумовили необхідність посилення селекційних досліджень в напрямі підвищення адаптивного потенціалу нових сортів до несприятливих факторів середовища. Про ефективність цього напрямку свідчать і конкретні результати в селекції. Так, створені в Інституті кормів та занесені до Державного реєстру сортів рослин України в попередні роки сорти люцерни Регіна, конюшини лучної Спарта, стоколосу безостого Всеслав і Скіф характеризуються підвищеним рівнем посухо- та зимостійкості. Всі ці сорти широко впроваджуються у виробництво, в першу чергу в регіонах південного і східного Лісостепу та Степу України.

З використанням методу міжвидової гібридизації люцерни посівної і жовтої (Інститут землеробства), еспарцету піщаного і виколистого (Кіровоградський і Донецький інститути АПВ) створені та занесені до Державного реєстру сортів рослин України сорти Наречена Півночі, Смарагд і Аметист донецький, які відрізняються підвищеним адаптивним потенціалом та покращеною якістю кормової маси.

Прошли зміни і в підходах до видового складу багаторічних трав. Йдеться про розширення селекційної роботи з більш посухостійкими видами, такими як: райграс високий, житняк гребінчастий, пирій середній і пирій безкореневищний, стоколос прибережний, костриця борошніста, конюшина мінлива та деякі інші. Причому, ці завдання актуальні, практично, в усіх регіонах. Так, вже створені та занесені до Державного реєстру сортів рослин України сорти райграсу високого – Дронго, пирію середнього – Хорс (Інститут кормів) і Вітас (Київська дослідна станція Інституту землеробства); житняка гребінчастого – Петрівський (Інститут кормів) і Кімбурн (Інститут землеробства південного регіону); стоколосу прибережного – Боян (Інститут кормів) і пирію безкореневищного – Колумб (Інститут кормів).

16.2. Селекція окремих культур

16.2.1. Люцерна

Люцерна – одна з найбільш цінних кормових культур з високим потенціалом продуктивності (до 70-80 т/га зеленої маси) та вмістом протеїну в середньому 20 % в сухій речовині, збалансованого за амінокислотним складом, вітамінів, мінеральних речовин, особливо кальцію. Найбільш поширена в Степу і Лісостепу України.

Систематика і походження. Люцерна (*Medicago L.*) – рід із порядку бобово-квіткових – *Leguminales*, або *Fabales*, родини *Fabaceae*. Належить до триби конюшинних – *Trifoliaceae Bronn.*

Рід *Medicago L.* включає більше 50 однорічних і багаторічних видів трав. У нашій країні прийнята класифікація люцерни, яка охоплює підрід люцерни багаторічної – *Medicago falcago (Rchb.) Grossh.*, види якого в основному використовуються в культурі й представляють поліплоїдний ряд ($2n= 16, 32, 48$).

Як кормова рослина люцерна відома здавна. Вважають, що вона ввійшла в культуру 7-8 тис. років тому. Найбільш широко природний генофонд люцерни представлений в трьох центрах походження: Середньоазійському, Передньоазійському і Європейсько-Сибірському. Середземноморський і Північноамериканський генцентри вторинні. Вони відіграли важливу роль в еволюції, селекції і поширенні по земній кулі культурних форм люцерни мінливої.

В Україні люцерна посівна інтродукована в середині XIX століття. Із багаторічних видів у природних умовах найбільш поширена люцерна жовта. Зустрічаються окремі дикорослі популяції люцерни мінливої, одержані в свій час в результаті спонтанної гібридизації люцерни посівної із жовтою.

Майже всі зареєстровані в Україні сорти належать до культурних підвидів тетраплоїдної люцерни синьої (*M. sativa L.*) і мінливої

(*M. varia T. martyn.*). Вид тетраплоїдної люцерни жовтої (*M. falcata L.*) включає лише один сорт. Цінні екотипи інших видів вивчають і використовують як вихідний матеріал для селекції.

Генетика. Люцерна посівна (*M. sativa L.*) і мінлива (*M. varia T. Martyn.*), а також жовта (*M. falcata L.*) – природні автотетраплоїди ($2n=32$).

Генетичними дослідженнями встановлено, що фіолетове забарвлення квітки зумовлене розчиненим в клітинному соці антоціаном, синтез якого контролюється двома компліментарними генами через ферментативну систему рослини. У разі відсутності одного із генів квітки виявляються білими. Жовте ж забарвлення зумовлено двома різними пігментами – антоціаном і каротином, які проявляються під контролем кількох генів.

У науковій літературі є повідомлення про характер успадкування карликовості, летальної ознаки, альбінізму, ознаки золотистої верхівки пагонів, дефектів хлорофілу та окремих біологічних властивостей. Встановлено, що альбінізм визначається комплементарною взаємодією двох незалежних рецесивних генів, у той час як карликовість, забарвлення стебла, білонасінність, забарвлення чашечки і розміри квітки, забарвлення і форма листка, відкритість приймочки, однолопатевість листків, рудиментарність віночка, клейкість пилку – контролюються кожен своїм рецесивним геном. Повне або часткове домінування смугастості листків, стійкості до стеблової нематоди і горохової тлі, пурпурового забарвлення квіток і опушення бобів, червонуватості кореня і безостості пелюсток квітки також мають моногенне успадкування. А чоловіча стерильність, гіллястість китиці, жовтуватість сім'ядолі, хлорофільна недостатність і летальність – одним-чотирма, частіше рецесивними генами за різної їх взаємодії.

Відмічається також тісна залежність властивості посухостійкості від умісту епікутикулярного воску (складного ефіру вищих одноатомних спиртів жирного ряду) в листках люцерни. Ця ознака має коефіцієнт успадкованості 0,35. Водночас є багато повідомлень про значну мінливість прояву ознаки залежно від генотипу і середовища.

Високою успадкованістю характеризуються такі ознаки як кількість насінневих зачатків, кількість бобів на рослині й кількість насінин в бобі, що дозволяє використовувати їх в селекції на підвищення насінневої продуктивності.

Останнім часом генетика люцерни збагатилась цитогенетичними і біохімічними дослідженнями. Визначені нуклеотидні послідовності ділянок генів лектинів, розроблена покращена генетична карта диплоїдної люцерни шляхом аналізу успадкованості сотень маркерів у гібридних популяціях. Виділені біотипи люцерни, у яких уміст біохімічних сполук практично не мінявся за роками досліджень і, навіпаки, з великими відхиленнями від середніх значень у цій популяції. Відмічена найбільш висока стійкість до коливання погодних умов

тих популяцій, у яких найменша внутрішньопопуляційна мінливість за вмістом білка. Така інформація може з успіхом використовуватись в селекції на адаптивність, покращення якості тощо.

Встановлена генетична природа штамоспецифічної азотфіксації. Вивчаються питання азотфіксуючої здатності різних форм люцерни.

Завдання і напрями селекції. Основне завдання для всіх зон вирощування люцерни – виведення сортів інтенсивного типу, які добре реагують на зрошення й удобрення, стійкі до несприятливих кліматичних умов, хвороб і шкідників, поєднують високі врожаї зеленої маси з покращеною якістю та стійкою насінневою продуктивністю.

Один із головних напрямів селекції люцерни – створення багатодуктних сортів, стійких до раннього скошування, які забезпечують отримання високоякісної зеленої маси. При цьому обов'язково враховують облистяність рослин і особливості післяукісного відростання.

Перспективним є також створення спеціальних пасовищних сортів, які поряд з високим урожаєм зеленої маси, довголіттям, реагуванням на внесення добрив і зрошення, повинні мати швидкі темпи відростання весною і після випасання, стійкість до витоптування, високу конкурентну здатність в травосумішах.

Особливим в селекції цієї культури є створення таких сортів, які поряд з високим урожаєм зеленої маси забезпечували б стійкий врожай насіння в кількостях, достатніх для організації первинного і товарного насінництва. Водночас висока насіннева продуктивність не повинна бути самоціллю. Для вирішення цієї проблеми створюється вихідний матеріал методами автотрипінгу, генетичної самосумісності, високого виживання зав'язі, з більшою кількістю насінневих зачатків і високою фертильністю пилку.

З метою підвищення адаптивного рівня нових сортів до абіотичних і біотичних факторів довкілля значна увага повинна бути зосереджена на зимо- і посухостійкості, стійкості до кислотності й засолення ґрунтів, до найбільш шкідливих хвороб (кореневі гнилі, аскохітоз, бура плямистість, борошниста роса тощо).

16.2.2. Конюшина

Конюшина має важливе значення в польовому і лучному кормовиробництві. За поширенням поступається хіба що люцерні, однак краще за неї росте на кислих ґрунтах. Вирощують її на сіно, сінаж, для випасання і поліпшення родючості ґрунтів. Зелена маса конюшини характеризується високою перетравністю, значним умістом вітамінів, особливо каротину і мінеральних речовин. Поширена на Поліссі, в Західному Ліссестепу, передгірних і гірських районах Карпат.

Систематика і походження. Конюшина (*Trifolium L.*) – рід із родини *Fabaceae*. Включає більше 300 видів, поширених у дикоросло-

му стані на чотирьох континентах. В культурі використовується 20 видів, але найбільше поширені лише 3, з якими ведеться основна селекційна робота: конюшина лучна (*T. pratense* L.), конюшина гібридна (*T. hybridum* L.) і конюшина повзуча (*T. repens* L.).

Основна територія походження конюшини – район Стародавнього Середземномор'я, де росте її 150 видів. З цього регіону вийшли майже всі види, які нині вирощують. Серед них є як вологолюбні, так і посухостійкі.

Україна є також одним із центрів видового та екотипового різноманіття більшості багаторічних видів конюшини, зокрема, таких як лучна, гібридна, повзуча, мінлива і середня.

Генетика. У конюшини лучної – *T. pratense* L. ($2n=14$), тетраплоїдні форми ($2n=28$) створені штучно. Це суворо ентомофільна перехреснозапильна рослина з гаметофітною несумісністю, суть якої в тому, що в стовпчику маточки припиняється ріст пилкових трубок, несучих алелі гена S, ідентичні генотипу даного індивідууму. Особливо чітко проявляється самонесумісність, яка забезпечує поліморфізм, адаптивність і стабільність популяції конюшини. Гаметофітна несумісність у конюшини лучної контролюється 7 алелями локусу S. Запліднення може пройти тільки тоді, коли алелі гена S пилку (чоловічий гаметофіт) не будуть ідентичні алелям гена S маточки.

Утворення стерильних, нежиттєздатних пилкових зерен в пиляках квіток одержало назву чоловічої стерильності (ЧС). Взаємодія генетичних факторів цитоплазми і генів ядра називається цитоплазматичною чоловічою стерильністю (ЦЧС). Якщо стерильність зумовлена тільки ядерними генами, то це ядерна чоловіча стерильність (ЯЧС). Одержані чоловічостерильні рослини у спонтанних мутантів – білоквіткових рослин конюшини лучної з частотою 1,0-0,8 %. В потомстві колхіцинованих рослин C_0 і C_1 чоловічостерильні рослини виникають з частотою 0,12 %.

Строки інфікування, кількість бульбочок, їх розміщення та кінцева продуктивність азотфіксації контролюються групою генетичних факторів рослин, причому гени, що відповідають за нормальний перебіг цих процесів, домінують. Виявлені два гени, що зумовлюють неефективність симбіозу, незалежно від властивостей штаму бактерій.

Встановлено характер успадкування у конюшини лучної малюнка сивуватих плям на листках. Інтенсивність малюнка детермінується серією алелів гена v. Кожний алель має специфічний фенотиповий прояв, у гетерозиготному стані дія кожного алеля проявляється самостійно. Вивчено також характер успадкування деяких інших морфологічних ознак, які використовуються як маркерні. Біле забарвлення віночка – рецесивна ознака і контролюється рецесивними алелями принаймні двох генів. Інтенсивність червоного забарвлення контролюється серією численних алелів. Гомозиготний стан домінують алелів зумовлює червоне забарвлення, гетерозиготне – рожеве і фіолетове.

Велике селекційне значення має наявність у конюшини лучної короткої трубочки віночка, яка полегшує доступ комах до нектару і сприяє більш ефективному запиленню. Передбачають, що ця ознака контролюється полігенами, причому довга трубочка віночка є домінуютьною ознакою. Довжина трубочки віночка корелює із загальним габітусом рослини і фертильністю пилку, тому вкорочення трубочки може супроводжуватися депресією росту і зниженням фертильності пилку.

Завдання і напрями селекції. Основне завдання селекції конюшини лучної – створення високопродуктивних ранньостиглих сортів сінокісно-пасовищного типу з підвищеною зимостійкістю, стійкістю до хвороб і шкідників, високими показниками якості корму і сталою насінневою продуктивністю.

Селекція на адаптивність до несприятливих і специфічних умов вирощування – це один із важливих напрямів селекційної роботи з конюшиною, оскільки дана культура вирощується на значній території і, крім цього, часто використовується для освоєння осушених боліт та інших малопродуктивних земель. В першу чергу це стосується зимостійкості рослин. Актуальним є селекція на стійкість рослин конюшини лучної до підвищеної кислотності ґрунту на рівні рН – 4,5-4,8. Поряд з використанням біотехнологічних методів (метод культури клітин) і спеціальних вегетаційних споруд, ефективним може бути селекція з використанням природного фону ґрунтів з підвищеною кислотністю.

Для створення сортів інтенсивного типу необхідно посилити дослідження зі створення складногібридних і синтетичних популяцій з попереднім оцінюванням загальної і специфічної комбінаційної здатності вихідних форм. Залишається невирішеною проблема стабільності насінневої продуктивності для диплоїдних сортів, особливо в умовах Західного Лісостепу і передгірних районів Карпат.

Селекція конюшини лучної на стійкість до хвороб і шкідників проводиться у всіх селекційних установах. Найбільш шкідливі хвороби: рак, антракноз, фузаріоз, аскохітоз, бура плямистість, іржа і борошниста роса. Сходи ушкоджують довгоносики бульбочкові, листки і генеративні органи – довгоносики конюшинові.

Покращення якості вегетативної маси може бути досягнуто за рахунок підвищення вмісту сухого протеїну й незамінних амінокислот у зеленій масі, зниження вмісту клітковини і шкідливих речовин, підвищення перетравності корму.

16.2.3. Стоколос

Стоколос – вважається одним з найкращих серед злакових трав. Як кормова рослина він найбільш поширений серед злаків прохолодних регіонів, а його кормова цінність вища за більшість інших культур.

Має важливе значення як відновлювач родючості ґрунту, особливо за сівби з бобовими травами. Нагромаджує багато кореневих решток, ефективний у боротьбі з ерозією.

Систематика і походження. Рід Стоколос – *Bromopsis Fourr* включає біля 100 видів. Найбільше господарське значення має стоколос безостий, який вирощують як у чистому вигляді, так і сумішках з іншими злаковими і бобовими травами. Деякі інші види представляють інтерес для лучного і пасовищного використання і можуть бути включені в селекційний процес. Зокрема, в Україні вже введений в культуру стоколос прибережний – *Bromopsis riparia (Rehm.) Holub*.

Батьківщиною стоколосу безостого є Західна Європа і Північна Азія. В культуру він вперше введений в Угорщині. Вирощується з другої половини ХХ ст. у Європі та Північній Америці.

В Україні стоколос безостий висівають у травосумішках з люцерною на сіно, сінаж і силос. Найбільш поширений у Степу і Лісостепу.

Генетика. Стоколос безостий представляє собою аутоалооктаплоїд ($2n=56$). Але виявлені також і тетраплоїдні форми ($2n=28$).

Кількісні ознаки стоколосу безостого, висота рослин і висота основної маси листків, повітряно-суха маса однієї рослини, кущіння і кількість генеративних пагонів, маса насіння з однієї рослини і маса 1000 насінин, а також уміст абсолютно сухої речовини, білка і клітковини характеризуються різними типами успадкування. У гібридних популяцій F_2 , F_3 проявляються гетерозис, позитивне домінування, проміжне успадкування, негативне домінування і депресія.

Мінливість кількісних ознак, які визначають продуктивність і якість зеленої маси стоколосу безостого у сортів і створених на їх генетичній основі гібридних популяцій, неоднакова. Найбільш мінливі ознаки в гібридних популяціях – повітряно-суха маса однієї рослини, облістяність, кущіння рослин, кількість генеративних пагонів і маса насіння з однієї рослини; маса листків і маса 1000 насінин є середньомінливими ознаками; висота рослин належить до маловаріюючих ознак.

У гібридних популяціях F_2, F_3 стоколосу безостого отримана значна фенотипова різноманітність з вищепленням рослин, виявлення ознак у яких виходять за межі максимального і мінімального прояву їх у обох батьків.

Методом кореляційного аналізу встановлено, що у гібридів стоколосу безостого кормова продуктивність тісно поєднана з такими ознаками як кущіння і маса насіння з однієї рослини. Насіннева продуктивність залежить від ступеня кущіння рослин, кількості генеративних пагонів і маси 1000 насінин.

Ступінь вираження кількісних ознак, тип успадкування, показники коефіцієнта варіації і тісного зв'язку між ознаками залежать від компонентів схрещування, покоління гібридів, а також від умов зовнішнього середовища.

Умови року можуть істотно міняти ранги сортів і гібридів за проявленими ознаками, характером успадкування і мінливості.

Під час вивчення успадкування стійкості до бурі плямистості у стоколосу безостого показано, що розмір пустул збудника хвороби знаходиться під полігенним контролем і чутливість до захворювання домінує або епістатична відносно стійкості.

Завдання і напрями селекції. Нові сорти стоколосу безостого мають відрізнятися високою врожайністю зеленої маси і насіння, бути придатними для сінокісного і сінокісно-пасовищного використання. Сорти, які призначені для осушуваних торф'яників, повинні витримувати затоплення, а для легких ґрунтів – мати високу посухостійкість, стійкість до вилягання; для пасовищного використання – добре відростання та стійкість до випасання і витоптування, високу конкурентну здатність в травосумішах.

В селекції стоколосу безостого застосовуються добори, які базуються на внутрішньовидовому поліморфізмі і генетичній різноманітності рослин в популяціях. Відібрані клони і лінії вивчаються за комбінаційною здатністю для створення гібридних і синтетичних сортів. Може бути використана міжвидова гібридизація та індукований мутагенез.

16.2.4. Тимофіївка

Тимофіївка – це одна з найпоширеніших багаторічних злакових культур, сінокісно-пасовищного використання. В умовах прохолодного і вологого клімату переважає стоколос безостий і грястицю збірну. В основному її висівають у суміші з конюшиною лучною і лядвенцем рогатим.

Систематика і походження. Рід Тимофіївка – *Phleum* L. включає біля 20 видів. У культурі найбільше розповсюдження отримав тільки один – тимофіївка лучна (*Phleum pratense* L.). Тимофіївка альпійська (*Phleum alpinum* L.) і степова (*Phleum phleoides* (L.) Karst.) представляють інтерес для подальшого вивчення і використання у міжвидових схрещуваннях.

Введена в культуру з природної флори на початку XVIII ст. В природі поширена на луках, лісових галявинах, степових і кам'янистих схилах, найбільше в Лісостепу, на Поліссі, в Карпатах, рідше у степовій частині України. Як культурна рослина вирощується в Європі, інтродукована в Північну Америку і Австралію.

Генетика. Тимофіївка лучна є аутогексаплоїдом ($2n=42$). Методом діалельного аналізу у тимофіївки лучної виявлено, що найменший коефіцієнт успадкування складає по зеленій масі 0,33, а сухий речовині – 0,20. Ці ознаки контролюються комплексом генів і ступінь їх фенотипового вираження деякою мірою визначається умовами середовища.

Коефіцієнт успадковування висоти рослин тимофіївки лучної – 0,75, довжина суцвіття – 0,54. Варіабельність довжини суцвіття велика – від 9,7 до 18,8 см. Це показує, що можливість збільшення довжини суцвіття селекційним шляхом велика, хоча довжина суцвіття не має значення в підвищенні врожайності зеленої маси, але корелює з масою насіння однієї рослини.

Коефіцієнт успадковування кількості генеративних пагонів невисокий – 0,34, а вегетативних – вищий і складає 0,61. Ці показники генотипової мінливості кількісних ознак варіюють за роками, навіть за вивчення одного і того ж матеріалу. У селекційній роботі з тимофіївкою лучною цінним є високе успадкування ознаки числа вегетативних пагонів, яка має високий коефіцієнт кореляції з кількістю базальних листків ($r=0,62$). Обидві ці ознаки визначають кормову цінність тимофіївки лучної, особливо пасовищного типу. Коефіцієнт успадковування кількості базальних листків складає 0,41. Це показує, що за селекції в цьому напрямі можна досягти позитивних результатів.

Завдання і напрями селекції. Селекцію необхідно вести на покращення відростання після укосів і випасання, перетравності та інших показників кормової цінності. Потрібні сорти, більш стійкі до посухи і пристосовані рости на осушуваних торф'яниках.

У селекції тимофіївки лучної може бути використаний метод міжвидової гібридизації. Для створення пасовищних сортів доцільно включати в схрещування вид *Ph. alpinum* L., а більш посухостійких – *Ph. phleoides* (L.) Karst. В практичній селекції використовується також схрещування відібраних біотипів для створення гетерозисних гібридів і синтетичних сортів. Для покращення вихідного матеріалу за окремими ознаками застосовується метод експериментального мутагенезу.

16.3. Вихідний матеріал для селекції бобових і злакових трав

Основним вихідним матеріалом для селекції багаторічних трав є вітчизняні і зарубіжні селекційні й місцеві сорти, а також дикорослі популяції.

Оскільки місцеві сорти трав сформувались під дією тривалого природного добору і простих методів народної селекції, вони відрізняються високою пристосованістю до вирощування в конкретних ґрунтово-кліматичних умовах і характеризуються зимо- і посухостійкістю, скоростиглістю, стійкістю до затоплення, засолення і кислотності ґрунтів тощо.

За видовим складом і різноманіттям екотипів територія України, особливо між Дніпром і Дністром, може бути визнаною одним із центрів походження значної кількості видів трав. Зокрема, таких як: види конюшини і лядвенцю; люцерни жовтої, еспарцету піщаного, бурку-

ну білого і жовтого; види стоколосу, костриці, мітлиці, тонконогу, ти-мофіївки, житняка, пирію; грятисиці збірної та інші. По більшості з цих видів зустрічаються екотипи від польських до степових. Цінним вихідним матеріалом є дикорослі популяції зони Карпат і Криму.

Місцеві популяції конюшини лучної, відомі під назвою кряжів, які існують протягом 100 років і більше, до сьогодні є цінним вихідним матеріалом для селекції. В свій час на основі місцевих популяцій (кряжів) були створені сорти конюшини лучної: Волинська місцева, Гадяцька місцева, Закарпатська місцева, Кіцманська місцева, Носівська місцева, Подільська місцева та інші, які десятки років використовувались у виробництві. Із степового екотипу місцевої дикорослої конюшини Донецької області масовим добром був створений сорт Скіф, який характеризувався підвищеною посухостійкістю.

Дикорослі популяції бобових і злакових багаторічних трав мають деякі специфічні господарсько корисні ознаки й властивості, необхідні для лучного і пасовищного використання. Найбільш цінними із них є довголітні, стійкі до тривалого затоплення, зимо-, холодо- і посухостійкі, стійкі до хвороб, пристосовані до визначеного типу ґрунту (кислих, засолених та ін.). Але одночасно вони мають і небажані властивості, до яких належать розтягнутий період цвітіння і плодоутворення, осипання насіння, погана схожість внаслідок твердонасінності і тривалого періоду післязбирального досягання, недостатня відповідність інтенсивним методам землеробства, невисока реакція на удобрення і зрошення тощо. Все це слід враховувати в селекційній роботі. Зазвичай такі форми використовуються як батьківські компоненти за гібридизації, застосовують добір кращих біотипів із дикорослих популяцій та інші методи, що дозволяють виключати негативні генотипи.

На основі дикорослих популяцій в Україні створено багато цінних сортів люцерни посівної і мінливої, конюшини лучної та гібридної, костриці лучної, житняка гребінчастого та ін. Багато дикорослих популяцій і місцевих сортів України послужили вихідним матеріалом для створення селекційних сортів у Росії, Канаді, США та інших країнах. Для збирання насіння дикорослих популяцій трав систематично проводять експедиції Національний генетичний банк рослин України, селекційні установи і ботанічні сади.

Цінний вихідний матеріал, особливо для селекції на швидкий ріст та багатоукісність, стійкість до хвороб і високу якість корму, представляють зарубіжні сорти. Оскільки такі сорти зазвичай характеризуються невисокою зимостійкістю і недостатньою пристосованістю до місцевих умов, їх використовують в селекції переважно при створенні сортів інтенсивного типу для польового травосіяння.

Основні джерела отримання вихідного матеріалу: колекція Національного генетичного банку рослин України (ІР, Харків), яка включає більше 2 тис. зразків багаторічних трав; взаємний обмін насінням між науково-дослідними установами; безпосередній збір місцевих сортів і дикорослих популяцій в природних умовах.

16.4. Методи селекції

Селекція кормових культур, зокрема багаторічних трав, принципово відрізняється від зернових та олійних культур, у яких успіх пов'язаний переважно із перерозподілом асимілятів у межах рослинного організму (від листя, стебел, колосових лусок в зерно і олію насіння). Об'єктом селекції багаторічних трав є вегетативна маса рослин, ріст якої залежить від багатьох об'єктивних біологічних і екологічних факторів.

Тому основним завданням селекції кормових рослин, поряд із підвищенням кормової продуктивності, є збільшення їх стійкості до абіотичних стресів – зимостійкості, кислото- і солестійкості, посухостійкості, ґрунтового перезволоження і біотичних факторів – збудників хвороб і фітоценотичного середовища.

Проблемним залишається низький рівень генетичного покращення кормової продуктивності багаторічних бобових і злакових трав через їх біологічні особливості, які гальмують селекційну роботу (поліплоїдія, переважно відкритий тип цвітіння, висока міжгенна взаємодія, багаторічний цикл розвитку, висока генотип-середовищна взаємодія). Використання генів-маркерів ознак кормової продуктивності багаторічних трав є також малоефективним через нестабільності їх прояву за час вегетації.

Все це має відповідний вплив на вибір методів селекції та їх ефективність у схемі селекційного процесу багаторічних трав.

Добір. Штучний добір із природних популяцій тривалий час був основним методом створення сортів багаторічних трав. Водночас він залишається обов'язковим етапом селекційного процесу під час виведення сортів іншими методами (гібридизація, мутагенез, поліплоїдія і т.д.).

Залежно від завдання селекції і складу вихідних популяцій при роботі з багаторічними травами застосовують наступні методи добору: екотиповий, масовий негативний, масовий позитивний, груповий біотиповий та індивідуально-родинний.

Екотиповий добір. Являє собою виділення сортів-популяцій в результаті вивчення дикорослих і місцевих популяцій, які сформувалися під дією природного добору в конкретних екологічних умовах. При цьому вихідна популяція повинна складатися в основному із цінних біотипів.

Масовий негативний добір. Полягає у видаленні всіх забракованих рослин з негативними ознаками і одержання насіння від вільного переzapилення решти рослин. Може використовуватися у поєднанні з екотиповим добром. Такий добір застосовують, якщо в популяції переважають біотики з комплексом господарсько цінних ознак. Масовий негативний добір проводять в розсадниках з індивідуальним розміщенням рослин.

Масовий позитивний добір. Це прямий добір кращих за господарсько корисними ознаками і властивостями рослин, який проводиться із популяцій з відносно невеликою часткою цінних рослин. Відібрані рослини клонують, або ж пересаджують цілими. Розміщують клони або цілі рослини на ізольованих ділянках, де вони перезапилюються. Такий добір проводять зазвичай багаторазово.

Груповий біотиповий добір. Цей метод застосовують під час роботи з популяціями, які складаються із кількох відмінних цінних біотипів, коли формуються групи за визначеними ознаками або кількома ознаками, наприклад, за зимостійкістю, показниками якості тощо. Рослини кожної відібраної групи ізолюють для перезапилення тільки в межах групи і насіння кожної групи збирають окремо.

Індивідуально-родинний добір. Його проводять у разі виявлення в популяціях окремих рослин для закріплення цінних ознак і при створенні самозапиленних ліній. Відібрані рослини ізолюють або клонують на ізольованих ділянках. Оскільки більшість багаторічних трав – перехреснозапильні, то після самозапилення зазвичай знижується зав'язування насіння і в потомстві проявляється депресія. Тому перспективним вважається метод періодичного добору, за якого виділення найбільш цінних рослин проводиться періодично на основі інцуху та їх перезапилення.

Гібридизація. В селекції багаторічних трав використовують різні способи гібридизації: природне (спонтанне) перезапилення, вільне (неконтрольоване) перезапилення, обмежене вільне перезапилення і штучне схрещування.

Природне (спонтанне) перезапилення відбувається в природних умовах на межі різних ареалів диких і культурних видів, завдяки схильності більшості видів багаторічних трав до перехресного запилення. Можливі як внутрішньовидові, так і міжвидові схрещування. Таким методом з гібридної популяції, одержаної в результаті спонтанного перезапилення люцерни синьої і жовтої дикорослої, з подальшими доборами, був створений сорт Зайкевич. Встановлені випадки спонтанного перезапилення між різними видами житняка, еспарцету та ін.

Вільне (неконтрольоване) перезапилення відбувається в колекційних та різних селекційних розсадниках випробування гібридів і сортів багаторічних трав. Цей метод широко застосовували на початку селекційної роботи з травами. Зібране з материнських рослин насіння відразу вивчають у конкурсному сортовипробуванні, або ж використовують для оцінювання загальної комбінаційної здатності сортів, виділених біотипів (рослин) і для формування гібридних гетерозисних сортів.

Обмежене вільне перезапилення здійснюється між спеціально підібраними сортами, біотипами і клонами на просторово ізольованих ділянках у розсадниках спрямованого перезапилення – полікросу.

Штучне схрещування дозволяє контролювати процес запилення і найширше застосовується в селекції багаторічних трав за віддаленої

гібридації, контрольованих насичуючих схрещувань і створення гетерозисних гібридів, а також в генетичних дослідженнях.

Більшість видів багаторічних трав мають високу самонесумісність, і тому можливе штучне схрещування без кастрації. У бобових трав в цьому випадку на відібраних для схрещування суцвіттях в їх середніх і нижніх частинах на початку розкриття залишають 25-30 квіток, а решту видаляють. Для запилення пилок збирають і наносять на приймочку за допомогою вузького шпателя, трубочки, пензлика або сірника, щільно обернутого ватою чи з наклеєною бархаткою. В окремих випадках застосовують схрещування бобових трав з кастрацією, яку проводять у фазі бутона, коли з чашечки виступає $\frac{1}{3}$ або $\frac{1}{2}$ забарвленого віночка, а пиляки ще незрілі. Тонкою, препаративною голкою розрізають прапорець, потім човник і оголюють колонку, знімають пиляки, обов'язково підраховуючи їх кількість. Ізолюють суцвіття і через 1-2 дні наносять пилок.

Для успішного проведення гібридації багаторічних злакових трав потрібно враховувати особливості їх розмноження, оскільки разом з переважно вітрозапильними видами зустрічаються самоzapильні (пирій безкореневищний, стоколос м'який), а також апоміктичні види (тонконіг лучний і болотний).

Віддалена гібридація. Під час схрещування різних видів та родів багаторічних бобових і злакових трав виникають труднощі, аналогічні з віддаленою гібридацією інших культур, тобто низьке зав'язування насіння, низька життєздатність гібридного насіння, часткова або повна стерильність першого і понижена фертильність пилку подальших поколінь.

За віддаленої гібридації схрещування проводять у полі або теплиці. Для виконання цього методу в теплиці батьківські форми викопують навесні (тобто після проходження яровизації), клонують і висаджують у посудини або ящики. Після появи суцвіть проводять кастрацію (у ряді випадків кастрація обов'язкова, оскільки за нанесення пилку інших видів і родів у багатьох навіть несумісних трав відбувається самоzapilenня) та ізоляцію суцвіть. У разі гібридації без кастрації використовують генетичні маркери – ознаки, які передаються по батьківській лінії, а за схрещування різнохромосомних видів підраховують кількість хромосом у гібридів. Для підвищення схрещуваності переводять диплоїдні види на тетраплоїдний рівень шляхом колхіцинування.

Під час проведення віддалених схрещувань у трав часто використовують метод ембріокультури. Гібридні зародки виділяють у злакових трав на 17-18-й, у бобових – 13-14-й день після запліднення і вирощують у живильному середовищі за спеціальною методикою.

Віддалена гібридація в селекції багаторічних трав застосовується досить часто для отримання гібридів, пристосованих до певних суворих умов вирощування, надання їм стійкості до хвороб та інших

потрібних ознак і властивостей. Так, в Інституті землеробства НААНУ методом міжвидової гібридизації злакових трав вдалося поєднати добре розвинену кормову масу пажитниці з високою морозостійкістю і багаторічним використанням костриці. Були одержані міжвидові пажитнице-кострицеві гібриди, на основі яких створені сорти Володар, Ярослав гібридний, Мирослав та інші.

Створення синтетичних і складногібридних сортів-популяцій.

Обмежене вільне переапилення широко використовують за створення штучних складногібридних (полікросних) сортів-популяцій багаторічних трав. Цим методом створено низку сортів люцерни, конюшини, злакових трав.

Залежно від завдання селекції і біологічних особливостей вихідного матеріалу застосовують різні методи створення складногібридних популяцій: еволюційний, еколого-географічний, періодичного добору та ін.

Еволюційний метод. Цей спосіб створення синтетичних складногібридних популяцій одержав найбільше розповсюдження. Він включає переапилення біотипів, клонів, інцухт-ліній, відібраних за комплексом ознак з одного або декількох сортів. Цінність синтетичного сорту значною мірою залежить від загальної комбінаційної здатності батьківських форм, яку заздалегідь визначають методом діалельних схрещувань, топкросу і полікросу. В селекції багаторічних трав для оцінювання загальної комбінаційної здатності на перших етапах селекційного процесу застосовують в основному метод полікросу, який дозволяє виділяти 20-30 % клонів з високою комбінаційною здатністю і формувати гетерозисні популяції. Як тестер за полікросу найчастіше використовують механічну суміш насіння всіх випробуваних зразків.

У розсаднику полікросу насіння кожного номера, що вивчається, збирають роздільно і висівають у спеціальному розсаднику для оцінювання загальної комбінаційної здатності за врожаєм зеленої і повітряно-сухої маси та іншими господарсько цінними ознаками (висота, облистяність, пошкодження хворобами, стійкість до раннього скошування і т.д.). При цьому застосовують різні способи сівби (суцільний, широкорядний, гніздовий) на ділянках площею 5-15м² в тричотириразовому повтореннях. Через 8-10 номерів розміщують стандарт. Після оцінювання кращі зразки, клони, лінії пересаджують з розсадника полікросу на нову ізольовану ділянку, де вони переапилюються між собою. Насіння збирають разом і одержують перше покоління нового синтетичного сорту (Syn₁). Вивчення і оцінювання синтетичного сорту проводять до Syn₃-Syn₄ і за кращих порівняно із стандартом показників його передають на державне випробування.

За формування синтетичних сортів певне значення має мінімальне число популяцій біотипів, клонів, ліній, оскільки це важливо для зниження або повного виключення депресії від інбридингу. Оптимальне

число вихідних компонентів залежить від їх походження, генотипу, завдань селекції і коливається від 3 до 15.

Еколого-географічний метод. Цей метод створення складногібридних популяцій вважається частиною еволюційного. Відмітна особливість його полягає у використанні як вихідного матеріалу для перезапилення цінних популяцій, що розрізняються за еколого-географічним принципом (а не окремих виділених біотипів, ліній, клонів, як за еволюційного методу). У ряді випадків відмічається, що за міжкотипових схрещувань гетерозис може зберігатися або навіть зростати в подальших поколіннях.

Прикладом сортів, отриманих в результаті вільного одноразового, дворазового або багаторазового перезапилення спеціально підібраних популяцій в Інституті кормів НААНУ, можуть слугувати у люцерни посівної – Регіна і конюшини лучної – Анітра.

Метод періодичного добору, або метод резервів (половинок). При створенні синтетичних популяцій цей метод застосовують в тих випадках, коли основним напрямом селекції є поліпшення якості хімічного складу рослин і його частин. Оскільки напрями штучного і природного добору не співпадають за селекції на зміну хімічного складу, необхідна перевірка відібраних компонентів популяції за потомством. Після такої перевірки кращі сім'ї відбирають для сіви на полікросній ізольованій ділянці. Тут же висівають насіння резервів, тобто оригінальне насіння, яке висівали в розсадниках першого і другого років вивчення. У цьому розсаднику проводять негативні добори.

Створення гетерозисних гібридів. У виробництві в Україні поки що немає зареєстрованих гетерозисних гібридів багаторічних трав, але в деяких селекційних установах НААНУ (Інститут кормів, Інститут землеробства, Селекційно-генетичний інститут) проводяться дослідження, спрямовані на створення й вивчення стерильних і фертильних ліній люцерни, конюшини та інших трав, вивчення їх комбінаційної здатності й отримання високогетерозисних гібридів, травостої яких мають суттєво перевищувати за кормовою продуктивністю вирощувані сорти.

Створення гібридів шляхом використання чоловічої стерильності забезпечує 75-80 % гібридності, сортів-синтетиків на основі генотипів з підвищеним рівнем самонесумісності – 50-70 %.

Мутагенез і поліплоїдія. З метою створення вихідного матеріалу для селекції багаторічних трав останніми роками застосовують деякі мутагенні чинники (теплові нейтрони, рентгенівське і лазерне випромінювання, хімічні мутагени, з яких найбільш ефективні нітрозометилсечовина, нітрозоетилсечовина, диметилсульфат).

Оскільки багаторічні трави – переважно перехреснозапильні культури, виділення мутантних форм можливе після самозапилення M_1 під ізолятором або на ізольованій ділянці. В M_2 відібрані рослини перезапилюються в межах сім'ї, а в M_3 у деяких випадках здійсню-

ють вільне переzapилення в межах груп сімей, відібраних за загальними господарсько корисними і морфологічними ознаками. Для розмноження цінних мутантів застосовують вегетативне розмноження – клонування, живцювання і т.д.

Цінні за окремими ознаками мутантні форми використовують для гібридизації і створення нових сортів.

Вважається перспективним використання поліплоїдії у таких трав як еспарцет піщаний, райграс пасовищний, пажитниця багатоквіткова, райграс високий, тимофіївка лучна, житняк гребінчастий, пирій безкореневищний. Вони мають невисокий рівень плоідності (в основному диплоїди), тому позитивно реагують на поліплоїдизацію. Вирощувані сорти люцерни належать до тетраплоїдних видів ($2n=32$), тому в селекції застосовують поліплоїдизацію диплоїдних видів для покращення їх схрещування з тетраплоїдами. Аналогічний прийом використовують під час проведення міжвидових і міжродових схрещувань у деяких злакових багаторічних трав.

В селекції конюшини лучної отримують в основному мітотичні поліплоїдні форми шляхом обробки водним розчином колхіцину проростків, зануренням точок росту 7-10-денних проростків у розчин колхіцину, або пророщуванням насіння в ньому. Для отримання мейотичних тетраплоїдів застосовують запилення ди- або триплоїдних генотипів пилом тетраплоїдних форм. При цьому мейотичні тетраплоїди будуть мати більш високий рівень плодоутворення. Таким методом в Інституті землеробства створені сорти тетраплоїдної конюшини Кумач і Поліс, які характеризуються високою кормовою продуктивністю, особливо у західних регіонах України.

16.5. Методика і техніка селекційного процесу

В методиці і техніці селекційного процесу багаторічних трав багато специфіки порівняно з іншими сільськогосподарськими культурами.

Основною особливістю є те, що оцінювання проводять двома паралельними методами: в розсадниках з індивідуальним розміщенням рослин і в суцільних травостоях, близьких за структурою до виробничих.

Селекційні розсадники (добору, гібридні, поліплоїдні, клонові), іноді розсадники вихідного матеріалу, закладають з індивідуальним розміщенням рослин. Оцінювання в них проводять, в основному, окомірно по окремих рослинах за дев'ятибальною шкалою. Тільки за найбільш перспективними номерами або рослинами проводять прямий облік із зважуванням, вимірюванням, аналізами, з перерахунком показників на одну рослину.

Кожному етапу руху селекційного матеріалу в цих розсадниках відповідає паралельне оцінювання перспективних номерів у контрольному розсаднику, попередньому і конкурсному сортовипробуваннях.

Їх сівбу проводять суцільним способом, в чистому вигляді або в травосумішці. Склад травосумішки і норму висіву кожного компонента встановлюють згідно з прийнятими рекомендаціями для конкретної зони. Для оцінювання насінневої продуктивності, розпочинаючи з контрольного розсадника, паралельно закладаються насінневі травостої. Спосіб сівби і норма висіву окремих видів трав встановлюється згідно з відповідними технологіями вирощування їх на насіння. Випробування проводять за різних розмірів облікової площі. На перших етапах в контрольному розсаднику достатня площа ділянки 3-5 кв.м. За оцінювання включають велику кількість номерів (декілька десятків), що розвантажує наступні етапи: в попереднє сортовипробування поступає 20-25 номерів за облікової площі ділянки 8-10 кв.м; в конкурсному сортовипробуванні – 5-8 номерів, за облікової площі ділянки 10-15 кв.м. Повторність ділянок для контрольного розсадника – 2-3, попереднього – 3-4 і конкурсного сортовипробування – 4-5. Кращі за продуктивністю номери контрольного розсадника за наявності достатньої кількості насіння можуть бути висіяні відразу ж у конкурсному сортовипробуванні. Закладання конкурсного сортовипробування кожного сорту повторюють не менше двох разів при 2-3 і більшій кількості років використання травостою кожного циклу.

При оцінюванні селекційного матеріалу на заключних етапах сортовипробування слід дотримуватись Методики державного випробування сортів рослин на придатність до поширення в Україні.

16.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу

Оцінювання врожайності зеленої маси проводять за кожного укусу прямим зважуванням всієї зеленої маси з ділянки відразу ж після скошування і взяття пробного снопа. Пробний сніп беруть із кількох площадок (0,25-0,5 м²) по всій ділянці, як правило, з двох несуміжних повторень масою 0,5-2 кг. Його просушують до постійної повітряно-сухої маси в марлевих мішках, проводять визначення маси сухої речовини, вагового аналізу облістяності, аналізу ботанічного складу в травосумішках і забур'яненості.

При сінокісному використанні сортів облік урожаю зеленої маси проводять у період фази бутонізації – початок цвітіння для бобових і початок колосіння – злаків; за пасовищного використання – на початку пасовищної стиглості (висота травостою 15-20 см). Для одержання високобілкових кормів за багатоукісного використання бобові скошують у фазу початок бутонізації, злакові – початок виколошування суцвіття. Календарний облік урожаю проводять тільки за настання відповідних фаз по сортах.

Під час обліку врожаю окремих рослин в розсадниках добору з індивідуальним розміщенням рослин зважують зелену масу кожної

рослини, визначають суху речовину і проводять аналіз структури кожної рослини.

Аналіз структури травостою і окремих рослин проводять за показниками: кількість рослин, кількість і маса пагонів різних типів на одиницю площі або на рослину.

Проби для аналізу беруть перед першим укосом або спасуванням із закріплених площадок двох несуміжних повторень кожного сортозразка (0,25-0,5 кв.м). Для оцінювання структури окремих рослин в селекційних розсадниках аналізують кожну виділену рослину.

При аналізі проби розділяють на такі фракції: генеративні пагони – стебла, несучі суцвіття (у бобових трав пагоном вважають стебло із всіма бічними гілками); видовжені вегетативні пагони – стебла з видовженими міжвузлями, але не несуть суцвіття; вкорочені вегетативні пагони без видовжених міжвузль і суцвітть – пучки листя злакових, розетка у бобових.

Оцінювання насінневої продуктивності проводять в розсадниках згідно зі схемою селекційного процесу, розпочинаючи з контрольного, в чистому вигляді за оптимальною для даної культури агротехнікою вирощування насіння. Спосіб сівби, як правило, широкорядний. Площа ділянки і повторність такі ж як і при обліку врожаю вегетативної маси.

Врожай насіння збирають із всієї ділянки малогабаритними комбайнами або ручним методом з наступним обмолотом снопів. Облік супроводжують аналізом структури насінневого травостою для розрахунку біологічного врожаю. Проби для аналізу відбирають перед збиранням насіння з площі 0,25-0,5 кв.м у двох несуміжних повтореннях. Під час їх аналізу одержують дані за наступними показниками на одиницю площі: кількість рослин; генеративних і вегетативних стебел; суцвітть за аналізом 10-20 стебел; насіння на одне суцвіття за аналізом 10-20 суцвітть; уміст у відсотках повноцінних і щуплих насінин після обмолоту всієї проби; маса 1000 насінин. За оцінювання насінневої продуктивності в розсадниках добору з індивідуальним розміщенням рослин аналізують кожну відібрану рослину. Для характеристики селекційного номера беруть 6-10 рослин з перерахунком даних на одну рослину.

Фенологічні спостереження характеризують особливості розвитку, темп росту, укісність, отавність, скоростиглість. Їх проводять протягом всього вегетаційного періоду. Дані спостереження і обліки є доповненням до оцінювання селекційного матеріалу за основними показниками продуктивності.

В рік сівби у багаторічних трав прийнято відмічати дати: сівба основної і покривної культури, початок і повна схожість, початок і повне кущіння, початок і повна бутонізація бобових трав, колосіння злакових, початок і повне цвітіння, дати укосу і припинення вегетації. Проводять оцінювання дружності сходів і стану травостою перед уходом у зиму.

У другий і наступні роки життя відмічають дати: початок і повне весняне відростання, пасовищна стиглість, початок і повне колосіння у злакових, бутонізація і повне цвітіння у бобових, проведення укосів, початок і повне відростання після укосів, припинення вегетації, проведення підкосів після початку заморозків. Характеризують дружність та інтенсивність відростання весною і після укосів, стан травостою перед уходом у зиму за дев'ятибальною шкалою. Якщо сортозразки оцінюють за насінневою продуктивністю, то додатково відмічають дати повного цвітіння, початок і повне формування насіння, дозрівання і збирання насіння. Початок фази росту і розвитку відмічають, коли вона настає у 10 %, повна – 75 % рослин. Початок кушіння відмічають за появи перших бічних пагонів.

Оцінювання зимостійкості, посухостійкості, кислото- і солестійкості проводять польовим методом шляхом підрахунку рослин, які збереглися на закріплених площадках і окомірним описом ступеня й характеру пошкодження. Оцінювання проводять весною за відростання й восени перед уходом у зиму, а також під час найбільшої реакції рослин на дію того чи іншого несприятливого фактора.

Лабораторне оцінювання з реакції на вказані несприятливі фактори проводять методами, які прийняті для інших сільськогосподарських культур.

Оцінювання якості. Хімічний склад, який характеризує поживну цінність трав, визначають по загальному і білковому азоту та амінокислотному складу, вмісту клітковини, вуглеводів, каротину, антипоживних речовин та ін. Його проводять загальноприйнятими методами у відповідні фази вегетації. Для аналізу беруть спеціальну пробу 0,5-1 кг зеленої маси у визначені ранні години, фіксують в апаратах Коха або в сушильній шафі за 105 °С: бобові – 15, злакові – 20 хвилин. Потім пробу просушують у вентиляційній сушильній шафі при 60 °С, перемелюють і зберігають в скляних банках із закритою пробкою. Перетравність визначають методом «in vitro», який базується на імітації травлення жуйної тварини або ж у дослідах на тваринах.

Оцінювання стійкості трав до хвороб за постійного природного навантаження проводять в селекційних розсадниках на природному інфекційному фоні. У разі періодичного прояву хвороби її виконують на штучному інфекційному фоні в полі або теплиці.

Спостереження за пошкодженням трав проводять протягом всієї вегетації. Оцінювання пошкоженості пов'язують із часом масового розвитку хвороби. Оцінювання на стійкість до хвороби коренів і зони кушіння здійснюють на другий і третій рік життя у період розетки – кушіння через 2-3 тижні після початку відростання і на початку цвітіння за зовнішніми ознаками, а в кінці вегетації – за пошкодженням кореня. В розсадниках з індивідуальним розміщенням рослин здійснюють оцінювання пошкодження кожної рослини; в суцільних травостоях – по 10 рослин підряд в п'яти місцях ділянки, а всього – 100 рослин.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які основні етапи селекції багаторічних трав в Україні?
2. Які види багаторічних трав найбільш поширені в Україні, їх систематика і походження?
3. Які основні напрями селекції люцерни посівної, конюшини лучної, стоколосу безостого і тимофіївки лучної?
4. Як враховуються особливості біології цвітіння багаторічних трав під час проведення гібридизації?
5. Яку роль відіграли місцеві дикорослі популяції в селекції багаторічних трав?
6. В чому заключається специфіка методики і техніки селекційного процесу багаторічних трав?
7. Які основні методи використовуються в сучасній селекції багаторічних трав?
8. За якими критеріями проводиться оцінювання селекційного матеріалу багаторічних трав?

Література

1. Бабич А.О. Кормові і лікарські рослини в ХХ-ХХІ століттях / А.О. Бабич. – К.: Аграрна наука, 1996. – 822 с.
2. Мухина Н.А. Культурная флора: т.ХІІІ. Многолетние бобовые травы / Под ред. Н.А. Мухиной и А.К. Станкевич. – М.: Колос, 1993. – 335 с.
3. Макаренко П.С. Луківництво / П.С. Макаренко, Г.І. Демидась, О.М. Козяр. – К.: Нора - Прінт, 2002. – 394 с.
4. Ніколайчук В.І. Лядвенець (біологія, генетика, екологія) / В.І. Ніколайчук. – Ужгород, 2002. – 206 с.
5. Слесаравичюс А.К. Генетические методы в селекции злаковых культур / А.К. Слесаравичюс. – МП Издатель, 1992. – 160 с.
6. Ткаченко И.К. Селекция и семеноводство люцерны и других трав / И.К. Ткаченко, Н.А. Сурков, В.И. Чернявских и др. – Белгород: Крестьянское дело, 2005. – 392 с.
7. Утеуш Ю.А. Кормові ресурси флори України / Ю.А. Утеуш, М.Г. Лобас. – К.: Наукова думка, 1996. – 223 с.

Авторський колектив

Бугайов Василь Дмитрович – канд. с.-г. наук, заступник директора Інституту кормів НААНУ

Васильківський Станіслав Петрович – д-р с.-г. наук, професор, зав. кафедри генетики, селекції і насінництва Білоцерківського національного аграрного університету

Власенко Володимир Анатолійович – д-р с.-г. наук, зав. науково-дослідної частини, в.о. професора кафедри біотехнології та фітофармакології Сумського національного аграрного університету

Гірко Володимир Сергійович – д-р с.-г. наук, професор, заступник директора, зав. відділу селекції пшениці озимої ННЦ «Інститут землеробства НААНУ»

Дзюбецький Борис Володимирович – д-р с.-г. наук, професор, академік НААНУ, зав. відділу селекції кукурудзи Інституту зернового господарства НААНУ

Кириченко Віктор Васильович – д-р с.-г. наук, професор, академік НААНУ, директор Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААНУ

Лінецький Анатолій Адамович – д-р с.-г. наук, професор, академік НААНУ, зав. відділу селекції ячменю Селекційно-генетичний інститут НААНУ – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення

Логінов Михайло Іванович – д-р с.-г. наук, зав. відділу селекції і насінництва льону Інституту луб'яних культур НААНУ

Матрос Олександра Пилипівна – канд. с.-г. наук, зав. лабораторії селекції вівса Носівської селекційно-дослідної станції Інституту агро-екології НААНУ

Молоцький Михайло Якович – д-р с.-г. наук, професор кафедри генетики, селекції і насінництва Білоцерківського національного аграрного університету

Осипчук Андрій Антонович – д-р с.-г. наук, професор, зав. відділу селекції картоплі Інституту картоплярства НААНУ

Перевертун Лариса Іванівна – канд. с.-г. наук, провідний наук. співробітник відділу селекції круп'яних культур ННЦ «Інститут землеробства НААНУ»

Роїк Микола Володимирович – д-р с.-г. наук, професор, академік НААНУ, директор Інституту біоенергетичний культур і цукрових буряків НААНУ

Січкач В'ячеслав Іванович – д-р с.-г. наук, професор, зав. відділу селекції, генетики та насінництва зернобобових культур Селекційно-генетичного інституту НААНУ – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення

Скорик Віктор Варфоломійович – д-р с.-г. наук, професор, зав. відділу селекції Носівської селекційно-дослідної станції Інституту агро-екології НААНУ

Шевченко Анатолій Михайлович – д-р с.-г. наук, професор, академік НААНУ, головний наук. співробітник лабораторії селекції зернових і зернобобових культур Луганського інституту агропромислового виробництва НААНУ

Яцишен Олег Леонідович – канд. с.-г. наук, старший наук. співробітник відділу селекції круп'яних культур ННЦ «Інститут землеробства НААНУ»

ЗМІСТ

Передмова	3
1. Селекція пшениці – Власенко В.А.	5
1.1. Досягнення, завдання і напрями.....	5
1.2. Філогенез, систематика, споріднені таксони, генетика.....	9
1.3. Вихідний матеріал.....	21
1.4. Методи селекції.....	24
1.5. Методика і техніка селекційного процесу.....	30
Контрольні запитання.....	31
2. Селекція жита озимого – Скорик В.Ф.	33
2.1. Значення, походження і досягнення, напрями селекції.....	33
2.2. Генетика.....	35
2.3. Вихідний матеріал для селекції жита озимого	49
2.4. Методи створення вихідного матеріалу для селекції.....	50
2.5. Методика і техніка селекційного процесу.....	56
Контрольні запитання.....	57
3. Селекція тритикале – Гірко В.С.	59
3.1. Досягнення, походження культури, її морфологічні ознаки.....	59
3.2. Напрями та завдання селекції	63
3.3. Селекція на короткостебловість та стійкість до вилягання.....	71
3.4. Методи селекції	77
Контрольні запитання.....	85
4. Селекція ячменю – Лінчевський А.А.	87
4.1. Походження, розповсюдження культури та історія селекції.....	87
4.2. Напрями і завдання селекції ячменю.....	89
4.2.1. Напрями селекції на підвищення адаптивності.....	91
4.3. Методи селекції і техніка селекційного процесу.....	103
Контрольні запитання.....	105
5. Селекція вівса – Матрос О.П.	106
5.1. Походження, завдання, досягнення і напрями.....	106
5.2. Генетика.....	111
5.3. Вихідний матеріал.....	114
5.4. Методи селекції.....	114
5.5. Методика і техніка селекційного матеріалу.....	117
5.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу.....	118
Контрольні запитання.....	119
6. Селекція кукурудзи – Дзюбецький Б.В.	120
6.1. Походження і розповсюдження.....	120
6.2. Напрями і завдання селекції	122
6.3. Генетика	129

6.4. Вихідний матеріал.....	132
6.5. Методи селекції.....	135
6.6. Методи і техніка селекційного процесу.....	142
Контрольні запитання.....	146
7. Селекція гороху – Шевченко А.М.	147
7.1. Досягнення, завдання і напрями.....	147
7.2. Генетика.....	150
7.3. Вихідний матеріал.....	152
7.4. Методи селекції.....	154
7.5. Методика і техніка селекційного процесу.....	156
7.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу.....	157
Контрольні запитання.....	158
8. Селекція сої – Січкач В.І.	160
8.1. Досягнення, завдання і напрями селекції.....	160
8.2. Генетика.....	166
8.3. Вихідний матеріал.....	169
8.4. Методи селекції.....	170
8.5. Методика і техніка селекційного процесу.....	173
8.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу.....	175
Контрольні запитання.....	178
9. Селекція гречки – Яцишен О.Л.	179
9.1. Досягнення, завдання та напрями селекції гречки.....	179
9.2. Генетичні особливості культурного виду гречки.....	180
9.3. Вихідний матеріал.....	184
9.4. Методи селекції.....	186
9.5. Методика і техніка селекційного процесу.....	191
9.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу.....	193
Контрольні запитання.....	194
10. Селекція проса – Перевертун Л.І.	195
10.1. Досягнення, завдання і напрями селекції проса.....	195
10.2. Генетика	197
10.3. Вихідний матеріал для селекції проса.....	204
10.4. Методи селекції.....	205
10.5. Методика і техніка селекційного процесу.....	208
10.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу.....	210
Контрольні запитання.....	212
11. Селекція соняшнику – Кириченко В.В.	213
11.1. Історія виникнення соняшнику	213
11.2. Емпірична селекція соняшнику.....	214
11.3. Основні етапи наукової селекції соняшнику.....	215

11.4. Походження роду <i>Helianthus L.</i> , його класифікація та ботанічна характеристика.....	218
11.5. Морфологічна характеристика культурного соняшнику.....	220
11.6. Органогенез соняшнику.....	224
11.7. Стадії розвитку рослин соняшнику (за методикою Уров).....	226
11.8. Хімічний склад сім'янок.....	227
11.9. Особливості селекції сортів-популяцій соняшнику.....	229
11.10. Гетерозис і його практичне використання у соняшнику.....	232
11.11. Інбридинг в селекції соняшнику.....	235
11.12. Випробування гібридів соняшнику.....	242
Контрольні запитання.....	244
12. Селекція ріпаку – Васильківський С.П.	245
12.1. Систематика та походження ріпаку.....	245
12.2. Завдання й основні напрями селекції ріпаку.....	246
12.3. Вихідний матеріал для селекції ріпаку.....	249
12.4. Створення гетерозисних гібридів з використанням цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС).....	254
12.5. Методика і техніка схрещування	257
12.6. Методи добору в селекції ріпаку.....	257
Контрольні запитання.....	259
13. Селекція льону-довгунця – Логінов М.І.	260
13.1. Досягнення, класифікація.....	260
13.2. Генетика.....	261
13.3. Методи селекції.....	263
13.4. Вихідний матеріал.....	264
13.5. Методика і техніка селекційного процесу.....	264
13.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу.....	267
Контрольні запитання.....	274
14. Селекція цукрових буряків – Роїк М.В., Корнєєва М.О.	276
14.1. Історія введення цукрових буряків у культуру. Систематика та вихідний матеріал.....	276
14.2. Лінійна селекція цукрових буряків.....	280
14.3. Селекція на гетерозис на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності.....	287
14.4. Створення материнського компонента гібридів.....	291
14.5. Створення батьківського компонента гібридів.....	300
14.6. Оцінювання компонентів гібридів за комбінаційною здатністю і випробування гібридних комбінацій.....	305
Контрольні запитання.....	313
15. Селекція картоплі – Осипчук А.А., Молоцький М.Я.	314
15.1. Досягнення, поширення картоплі, історія розвитку селекції.....	314

15.2. Завдання і основні напрями селекції.....	320
15.3. Генетика.....	326
15.4. Вихідний матеріал.....	333
15.5. Методи селекції картоплі.....	334
15.6. Методика і схема селекційного процесу.....	338
15.7. Методи оцінки селекційного матеріалу.....	339
Контрольні запитання.....	341
16. Селекція багаторічних трав – Бугайов В.Д.	342
16.1. Досягнення і завдання селекції.....	342
16.2. Селекція окремих культур.....	344
16.2.1. Люцерна.....	344
16.2.2. Конюшина.....	346
16.2.3. Стоколос.....	348
16.2.4. Тимофіївка.....	350
16.3. Вихідний матеріал для селекції бобових і злакових трав.....	351
16.4. Методи селекції.....	353
16.5. Методика і техніка селекційного процесу	358
16.6. Методи оцінювання селекційного матеріалу.....	359
Контрольні запитання.....	362

Наукове видання

СПЕЦІАЛЬНА СЕЛЕКЦІЯ ПОЛЬОВИХ КУЛЬТУР

За редакцією доктора
сільськогосподарських наук, професора
М.Я. Молоцького

Редактори: Драчук В.І., Трегубова О.М., Грушко О.О.
Комп'ютерна верстка: В.С. Горшунова

Здано до складання 1.12.2010. Підписано до друку 16.12.2010.
Формат 60×90¹/₁₆. Папір офсетний № 1. Гарнітура Times New Roman.
Друк офсетний. Ум. друк. арк. 23. Тираж 300 прим. Зам.

РВІКВ, Сектор оперативної поліграфії БНАУ.
09117, Біла Церква, Соборна площа, 8/1, тел. 33-11-01

Віддруковано на ВАТ "Білоцерківська книжкова фабрика",
09117, м. Біла Церква, вул. Леся Курбаса, 4.