

УДК 631.527.5:635.67
© 2012

*О.Є. Клімова,
кандидат сільсько-
господарських наук
Інститут сільського
господарства степової
зони НААН*

РЕАЛІЗАЦІЯ ГЕНЕТИЧНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ІНБРЕДНИХ ЛІНІЙ ЗА ОЗНАКАМИ ПРОДУКТИВНОСТІ ПРИ ГЕТЕРОЗИСНІЙ СЕЛЕКЦІЇ ЦУКРОВОЇ КУКУРУДЗИ

Наведено результати формування ознак продуктивності, вияву гетерозису та показано характер їх успадкування у гібридів цукрової кукурудзи. Обґрунтовано пріоритетність використання ліній з високими та віддаленими значеннями. За потужністю поєднання ознак у ліній і гібридів встановлено ефективність сполучення складових продуктивності та відзначено найтісніші їхні зв'язки.

Створення гібридів є основним напрямом сучасних програм селекції цукрової кукурудзи. Значущість селекції на гетерозис цієї культури підтверджує те, що серед 44 занесених до Державного реєстру сортів рослин, придатних до поширення в Україні в 2011 р., зареєстровано 40 гібридів і лише 4 сорти [1].

Успіхи гетерозисної селекції цукрової кукурудзи пов'язані передусім з використанням інбредних ліній-носіїв генетичних детермінантів різних ознак. Генетичні властивості батьківських форм завдяки поєднанню господарсько цінних ознак і за доповнення їх одна одної визначають рівень урожайності гібридів. Гібридний організм при цьому містить у собі ознаки обох батьків, але йому властиві й свої особливості, що визначають комерційну цінність гібрида. Тому добір інбредних ліній, що різняться за генетичною організацією ознак, дає можливість синтезувати гібриди з високими технологічними показниками.

На сучасному етапі селекції гібридів цукрової кукурудзи вивчали закономірності вияву гетерозису за врожайністю, характером успадкування вмісту цукрів та ознак термостійкості [3, 4, 7]. При цьому інформації щодо реалізації генетичного потенціалу лінійного матеріалу за ознаками продуктивності майже немає. Водночас виробники товарної продукції і переробна промисловість потребують високоврожайних гібридів з досить великими, рівномірно виповненими качанами, високим відсотком виходу зерна [6]. Тому інформативність досліджень характеру передачі складових продуктивності від батьків до нащадків і розкриття механізмів їхнього генетичного контролю за гібридизації набуває значної науково-практичної актуальності.

Мета дослідження — встановити рівень гетерозису і характер успадкування ознак про-

дуктивності в гібридів під час схрещування батьківських форм з різним їхнім фенотиповим виявом.

Матеріал і методи досліджень. Дослідження проведено на Синельниківській селекційно-дослідній станції Інституту сільського господарства степової зони НААН. Погодні умови років досліджень були сприятливими для росту і розвитку кукурудзи. 2010 р. характеризувався як слабкопосушливий, ГТК=1,03, а 2011 — як оптимальний, ГТК=1,23. Матеріалом для досліджень були контрастні за ознаками лінії, дібрані з робочої колекції. Методом контрольованої гібридизації в сітових пробних схрещуваннях, різновидом яких є 2-тестерний аналіз [6], лінії залучено для одержання гібридів з імовірно різним рівнем гетерозису. Агротехніка в досліді — загальноприйнята для зони. Польові досліді та лабораторні обліки проведено згідно з методикою [5]. Батьківські форми та гібриди оцінювали за показниками структури продуктивності в технічній стиглості зерна за «Класифікатором-довідником виду *Zea mays* L.» [2]. Рівень гетерозису і характер успадкування ознак визначено за алгоритмами A.R. Hellauer [9] і F.C. Peter [10].

Результати досліджень. Згідно з наведеними даними (табл. 1) вибірка ліній характеризувалася різноманітністю ознак продуктивності. Максимальні показники за довжиною качана 16–17 см відзначено в ліній КЦ37-1, КЦ35-2, КЦ34-2. Багаторядність — 16,4–18,1 ряду власних ліній КЦ28-1, А209, КЦ26-7, КЦ37-1, КЦ34-2. У ліній КЦ28-1, КЦ26-7, КЦ37-1, КЦ34-2 кількість зерен з качана сягала 534–567 шт. Лінії КЦ36-1, КЦ37-1, КЦ35-2, КЦ34-2 з масою качанів без обгорток 143–155 г ідентифіковано як високопродуктивні. Низькі показники оцінюваних ознак встановлено в ліній PKL 522 і КЦ501-1, а за масою качана і в КЦ26-7. Усі інші

1. Показники структури продуктивності ліній і гібридів цукрової кукурудзи, ефекти їхнього гетерозису (Hd) та ступінь домінування (hp) (2010–2011 рр.)

Лінії і гібриди	Довжина качана, см	Hd, %	hp	Рядів зерен, шт.	Hd, %	hp	Зерен з качана, шт.	Hd, %	hp	Маса качана, г	Hd, %	hp
PKL522♀	13,7			11,0			328			110		
КЦ28-1♀	16,8			18,1			540			137		
A209♂	13,5			18,8			423			129		
КЦ501-1♂	14,4			11,0			298			131		
КЦ26-7♂	15,2			18,1			534			118		
КЦ36-1♂	15,5			14,4			461			149		
КЦ37-1♂	16,0			16,4			567			148		
КЦ35-2♂	16,7			13,9			481			155		
КЦ34-2♂	17,0			16,8			562			143		
PKL522×A209	18,3	33,8	46,0	15,3	10,1	0,5	563	42,5	3,4	224	86,7	5,5
PKL522×КЦ501-1	18,8	33,3	15,7	11,4	3,6	0,0	427	36,2	7,6	229	89,3	10,8
PKL522×КЦ26-7	19,8	36,6	6,6	16,0	9,6	0,4	628	45,6	1,9	211	85,0	24,3
PKL522×КЦ36-1	20,2	38,4	6,1	13,3	5,6	0,4	558	41,6	2,4	246	90,7	5,9
PKL522×КЦ37-1	21,2	42,2	5,7	14,6	6,6	0,3	650	45,4	1,7	248	92,2	6,3
PKL522×КЦ35-2	21,7	42,8	4,3	13,1	5,6	0,5	565	40,9	2,0	259	96,2	5,5
PKL522×КЦ34-2	22,1	44,4	4,0	15,4	10,8	0,5	639	43,6	1,7	240	90,5	6,7
КЦ28-1×A209	20,6	35,3	3,9	17,8	2,3	0,7	647	34,5	2,8	237	78,2	26,0
КЦ28-1×КЦ501-1	20,9	34,0	4,4	15,5	6,2	0,2	548	30,8	1,1	242	80,5	36,0
КЦ28-1×КЦ26-7	21,0	30,4	1,0	18,4	1,7	0,0	755	40,6	7,2	228	78,1	11,0
КЦ28-1×КЦ36-1	21,7	33,9	9,1	17,4	8,1	0,7	669	33,5	4,3	267	86,7	20,7
КЦ28-1×КЦ37-1	22,0	34,9	14,0	17,7	2,9	0,6	768	38,6	16,5	261	83,8	19,8
КЦ28-1×КЦ35-2	22,4	34,1	57,0	17,5	9,4	0,8	680	33,3	5,7	279	91,0	14,8
КЦ28-1×КЦ34-2	23,2	37,6	63,0	18,0	2,9	0,9	759	37,7	18,9	256	82,9	38,7

лінії характеризувалися середнім рівнем ознак.

Аналіз параметричних даних гібридів свідчить про те, що довжина качана в тест-кросів лінії PKL522 варіювала в межах 18,3–22,1 см. У гібридів, отриманих за участю довгокачанної лінії КЦ28-1, значення підвищувалися до 20,6–23,2 см. Максимальну довжину качана — 21,2–23,2 см відзначено в тест-гібридів довгокачанних ліній під час схрещування їх з коротко- і довгокачанним тестером. Короткокачанні лінії A209 і КЦ501-1 формували в F₁ качани завдовжки 18,3–18,8 см під час комбінування з короткокачанною лінією та підвищували цей показник до 20,6–20,9 см з використанням довгока-

чанного тестера. При цьому довжина качана в гібридів схилялася в бік довгокачанних компонентів схрещування та значно перевищувала кращу батьківську форму.

Рівень гіпотетичного гетерозису в F₁ за ознакою був середнім і коливався в тест-кросів короткокачанних ліній у межах 33,3–44,4 та 30,4–37,3% в довгокачанних. Віддаленість батьківських форм за довжиною качана забезпечувала підвищення ефектів гетерозису в комбінаціях до 42,2–44,4%. Ефекти гетерозису зближених короткокачанних ліній становили 33,7–33,8%, довгокачанних — 30,4–34,9% і були нижчими порівняно з гібридами віддале-

2. Поєднання (r , R) ознак продуктивності у ліній і гібридів (2010–2011 рр.)

Ознаки	Парні кореляції				Ознаки	Множинні кореляції			
	ліній		гібридів			ліній		гібридів	
	r	d	r	d		R	R ²	R	R ²
4.1	0,693*	0,480	0,738**	0,544	4.12	0,709*	0,502	0,757**	0,573
4.2	0,172	0,029	0,232	0,054	4.13	0,699	0,489	0,775**	0,598
4.3	0,477	0,228	0,346	0,120	4.23	0,665	0,436	0,371	0,138
1.2	0,426	0,213	0,513	0,264	1.23	0,867**	0,753	0,714**	0,510
1.3	0,773**	0,598	0,694**	0,481	2.13	0,915**	0,828	0,887**	0,787
2.3	0,858**	0,737	0,877**	0,770	3.12	0,958**	0,918	0,992**	0,980

Примітка. 1 — довжина качана, 2 — кількість рядів зерен, 3 — кількість зерен з качана, 4 — маса качана; * істотно при P=0,95; ** істотно при P=0,99.

них компонентів схрещування. Комбінування високих та близьких показників у комбінації КЦ28-1×КЦ34-2 підвищувало ефекти гетерозису до 37,7%. Враховуючи специфічність механізму формування довгокачанності, слід відзначити можливість селекції довгокачанних гібридів під час добору віддалених ліній і батьківських форм з близькими значеннями.

Довжина качана інбредних ліній вибірки завдяки її гетерогенності зумовлювала в F_1 контроль за ознакою полімерними генами. Успадкування ознаки в оцінюваних комбінацій відбувалося за типом наддомінування довгокачанних компонентів — $h_p > 1$.

Кількість рядів зерен на качані детермінується генотипами ліній. Тест-кроси малорядної лінії PKL522 формували низьку та середню кількість рядів — 11,4–16. Підвищені показники серед цих тест-гібридів — 15,3–16 рядів виявлено в комбінацій, де одним із компонентів взято лінію з високими значеннями. Нащадкам багаторядної лінії КЦ28-1 властиві вищі значення — 15,5–18,4 ряду. Максимальну кількість рядів — 18–18,4 серед цих гібридів забезпечували лінії КЦ26-7 і КЦ34-2. Комбінування ліній КЦ28-1 і КЦ501-1 з високими і низькими параметрами ознаки знижувало її рівень до 15,5 ряду.

Вияв гетерозису за ознакою в F_1 був низьким — $H_d=1,1$ –10,8%, що зумовлено її консервативністю. Підвищені значення ефектів гетерозису — $H_d=6,2$ –10,8% характерні для комбінацій різноякісних ліній. Схрещування ліній з близькими показниками обмежувало результативність селекції. У комбінаціях ліній з низькою і високою значущістю ознаки гетерозису майже не було — $H_d=1,7$ –3,6%. Кількість рядів у гібридів схилилася в бік кращої батьківської

форми, у них спостерігалися показники проміжного типу.

Успадкування ознаки в тест-кросів малорядної лінії PKL522 відбувалося за проміжним типом — $h_p=0,0$ –0,5. У тест-кросів лінії КЦ28-1 переважало неповне домінування багаторядності — $h_p=0,6$ –0,9, за винятком гібрида КЦ28-1×КЦ501-1, одержаного від схрещування багато- і малорядної ліній, та КЦ28-1×КЦ26-7, батьківські форми якого були багаторядними і близькими за ознакою. У них спостерігалось проміжне успадкування.

Кількість зерен з качана перебувала на рівні 427–650 шт. у тест-кросів лінії PK522, що було менше, ніж у тест-кросів КЦ28-1, в яких сформовано 548–768 шт. зерен. Найвищі показники — 628–650 і 755–768 шт. зерен відзначено в комбінацій, де одним із компонентів взято генотипи з максимальним їх виявом. Схрещування лінії КЦ501-1 з низькими значеннями ознаки як з одноптипним тестером, так і віддаленим, забезпечувало середні показники 427–548 шт. зерен. Кількість зерен із качана в гібридів значно перевищувала показники кращої батьківської форми.

Алеломорфність ознаки вибірки ліній сприяла формуванню середнього рівня гетерозису в гібридних нащадків — $H_d=30,8$ –45,7%. Значними у вияві гетерозису — $H_d=40,9$ –45,7% були внески віддалених ліній з невеликою кількістю зерен з качана, з одного боку, і середньою та великою — з другого. Використання лінії КЦ28-1 з високими показниками знижувало рівень гетерозису в F_1 до 33,3–40,6%, що зумовлено поєднанням ліній з близькими значеннями. Лінія КЦ501-1 з невеликою кількістю зерен в обох тест-кросах забезпечувала низькі ефекти гетерозису — $H_d=30,8$ –36,4%. Максимальні зна-

чення гетерозису — $H_d=40,6\text{--}45,7\%$ забезпечувала лінія КЦ26-7.

В успадкуванні кількості зерен з качана визначальну роль відігравало наддомінування високих показників. Значення h_p варіювало в межах 1,7–7,6 для тест-кросів лінії PKL522 і 1,1–18,9 — для рекомбінантів КЦ28-1. Провідними в генетичному контролі за ознакою є гени, що контролюють високі значення ознаки.

Маса качана є інтегральною ознакою і певною мірою детермінує продуктивність рослин та зумовлюється селекційною цінністю батьківських форм. Лінії з низькими і середніми показниками формували в тест-кросах лінії PKL522 качани масою 211–229 г та збільшували абсолютні значення в тест-кросах лінії КЦ28-1 до 228–242 г. Підвищена маса качана лінійного матеріалу та значна його дивергованість від тестерів забезпечувала в нащадків формування качанів масою 246–259 і 256–279 г. Максимальні показники — 267–279 г зафіксовано в гібридів, одержаних від схрещування ліній з високою масою качана і значною їх різноякісністю. Приріст маси качанів у гібридів порівняно з кращою батьківською формою становив 92–118 г.

Диверсифікація маси качана оцінюваних ліній зумовлювала у F_1 високі значення ефектів гетерозису — 78,1–96,2%. Віддаленість ознаки в компонентів схрещування забезпечувала зростання ефектів гетерозису в гібридів за участю високопродуктивних ліній до 90,7–96,2% під час взаємодії їх із тестером PKL522. Нижчі значення — 82,9–91% відзначено за комбінування цих самих ліній з тестером КЦ28-1, що є результатом поєднання близьких за ознакою ліній. Відносно низький потенціал у реалізації маси качана встановлено в низькопродуктивній лінії КЦ26-7 — $H_d=78,1$ і 85%.

Функціонування ознаки маси качана в системі батьки — нащадки згідно з оцінками ступеня успадкування — $h_p=5,5\text{--}38,7$ визначалося наддомінуванням високих показників.

Характер успадкування складників продуктивності зумовлений їхньою природою та незалежністю комбінування. Специфічність особливостей їх успадкування дала можливість виділити донори і реципієнти цих ознак. Під час досліджень лінії КЦ37-1, КЦ35-2, КЦ34-2 ідентифіковано як донори довгокачанності, КЦ28-1, A209, КЦ26-7, КЦ34-2 як донори багаторядності. Лінії КЦ28-1, КЦ26-7, КЦ37-1, КЦ35-2, КЦ34-2 діагностовано як донори великої кількості зерен з качана, а КЦ36-1, КЦ37-1, КЦ35-2, КЦ34-2 — як донори великої маси качана. Комплексним донором ознак є лінія КЦ34-2. Лінії PKL522, A209, КЦ501-1 переважно є реципієнтами структури продуктивності. За рекомбінації ліній зі значними донорсько-реципієнтними зв'язка-

ми в F_1 формуються високі значення оцінюваних ознак.

У зв'язку з тим, що маса качана формується завдяки потужності поєднання інших ознак, у системі кореляційного аналізу досліджено сили зв'язків у ліній і гібридів та проаналізовано ефективність передавання ознак від батьків до нащадків (табл. 2).

Аналіз парних кореляцій у ліній і гібридів виявив низьку залежність маси качана від кількості рядів зерен. Між масою качана і кількістю зерен з качана та його довжиною відзначено середні та високі зв'язки. Кількість рядів зерен корелювала з довжиною качана на середньому рівні. Істотне поєднання відзначено між кількістю зерен з качана, його довжиною і кількістю рядів зерен.

Про внесок складників продуктивності у формування маси качана свідчать коефіцієнти детермінації (d). Маса качана на 48 і 54,4% зумовлювалася впливом його довжини. Значущість кількості рядів зерен і кількості зерен з качана була низькою, вони зумовлювали 2,9% і 5,4 та 12 і 22,4% мінливості його маси. Детермінація довжини качана кількістю рядів зерен становила 21,3 і 26,4%, кількість зерен з качана — 59,7% у ліній та 48,1% — гібридів. Взаємозалежність кількості рядів зерен та кількості зерен з качана зростала до 73,7 і 77%. Ступінь тісноти спряженості ознак гібридів визначали експресивністю зв'язків батьківських форм, переважно він був вищим порівняно з ними.

Множинні коефіцієнти кореляції (R) поєднання маси качана з елементами структури засвідчили тісний зв'язок між ними. Варіабельність маси качана при цьому на 43,6–59,8% детермінувалася взаємодією компонентних ознак. Винятком були зв'язки в тріаді модуля «маса качана — кількість рядів зерен і кількість зерен з качана», і лише 13,8% мінливості маси качана забезпечувалося сполученням складників її продуктивності. Це пояснюється низькою експресивністю ефекту гетерозису за кількістю рядів зерен. Спряженості компонентних ознак маси качана властиві високі значення. Варіабельність цих ознак на 51–98% пов'язана з поєднаною дією їх перемінних.

За більшістю ознак гібридам властиві вищі зв'язки порівняно з батьками, що зумовлено переорієнтацією генетичної організації процесів формування елементів структури качана в F_1 . Збільшення достовірних зв'язків у гібридів свідчить про підвищення полігенності ознак та оптимізацію генотипу гібридів за рахунок узгодженості процесів формування структурних показників.

Низькі та середні зв'язки ряду ознак продуктивності підтверджують відсутність обмежень їх вільного комбінування за синтетичної селекції.

Висока експресивність поєднання результативних компонентів забезпечуватиме формування сукупності комерційно цінних ознак у гібридів. Логістика гетерозисної селекції цукрової куку-

рудзи свідчить про доцільність пріоритетного використання інбредних ліній з максимально високими та віддаленими абсолютними значеннями ознак продуктивності.

Висновки

Дослідженнями встановлено, що максимальний рівень гетерозису забезпечувало схрещування різноякісних і дивергованих за ознаками ліній. Успадкування довжини качана, кількості зерен з нього та маси качана визначалося наддомінуванням високих показників, а кількості рядів зерен — проміжним типом та домінуванням багаторядності. За більшістю ознак гібриди виявляли тіснішу

спряженість складників продуктивності, ніж батьки. Рівень оцінюваних параметрів ознак у F_1 зумовлювався значеннями їхніх батьківських форм.

Генетичний потенціал лінійного матеріалу з високими показниками складових продуктивності реалізувався в нащадках ефективніше, ніж у ліній з низькими і середніми значеннями ознак.

Бібліографія

1. Державний реєстр сортів рослин, придатних до поширення в Україні в 2011 р. // www.sops.gov.ua.
2. Класифікатор-довідник виду *zea mays* L. / В.К. Кириченко, І.А. Гур'єва та ін. — Харків, 2009. — 82 с.
3. Клімова О.Є. Успадкування, комбінаційна здатність та генетичний контроль ознаки «вміст цукрів» у ліній цукрової кукурудзи / О.Є. Клімова / Бюл. Ін-ту зерн. госп-ва УААН. — Дніпропетровськ, 2005. — № 23–24. — С. 75–81.
4. Клімова О.Є. Оцінка та добір цукрової кукурудзи на адаптивну стійкість при гетерозисній селекції / О.Є. Клімова, М.В. Вишневський // Генетичні ресурси рослин. — Харків, 2004. — № 1. — С. 57–61.
5. Методичні рекомендації польового і лабораторного вивчення генетичних ресурсів кукурудзи / І.А. Гур'єва, В.К. Рябчун та ін. — Харків, 2003. — 43 с.
6. Наместников А.Ф. Чтобы консервы были вкусными / А.Ф. Наместников, В.Д. Луговкин // Кукуруза. — 1962. — № 10. — С. 56–57.
7. Новоселов С.Н. Проявление гетерозиса у сахарной кукурузы / С.Н. Новоселов // Аграр. наука. — 2007. — № 8. — С. 13–15.
8. Савченко В.К. Генетический анализ сетевых пробных скрещиваний / В.К. Савченко. — Минск: Наука и техника, 1984. — 223 с.
9. Hellauer A.R. Quantitative genetics in maize breeding (Second edition) / A.R. Hellauer, J.B. Miranda // Iowa State Univ. Press. Ames. IA. — 1981. — P. 468.
10. Peter F.C. Genotypic correlations, dominance and Heritability of quantitative characters oats / F.C. Peter, C.J. Frey // Crop Science. — 1966. — № 3, V. 6. — P. 259–262.