

УСПАДКУВАННЯ ТА ТРАНСГРЕСІЯ ВМІСТУ ЦУКРІВ ПРИ РЕКОМБІНОГЕНЕЗІ ЦУКРОВОЇ КУКУРУДЗИ З ІНШИМИ ПІДВИДАМИ

О.Є. Клімова, кандидат сільськогосподарських наук
Інститут зернового господарства УААН

Наведено результати оцінки вихідного матеріалу і рекомбінантів кукурудзи з різним типом генетичного контролю вуглеводів у зерні технічної стиглості за вмістом цукрів. В F_1 відмічається значний формотворний процес за досліджуваною ознакою. Максимальні трансгресії за більшістю ознак цукристості встановлено для генотипів, у яких в F_1 простежувався гетерозис, зумовлений наддомінуванням показників кращих батьківських форм. Показники ступеня трансгресії в результаті цілеспрямованого добору підвищуються, що веде до виникнення нового селекційного матеріалу з високими параметрами гетерогенності і дивергентності за вмістом цукрів.

При створенні нових гібридів цукрової кукурудзи використовується в основному матеріал мутантного гена su_1 , який викликає часткову депресію синтезу крохмалю і різко збільшує в зерні технічної стиглості вміст цукрів і водорозчинних поліцукридів. Збільшення вмісту цукрів за рахунок цієї мутації розглядається як її вторинний ефект поряд з головним, який полягає в значному підвищенні вмісту декстринів [1].

Природне генетичне різноманіття цукрової кукурудзи досить обмежене. Для отримання нового вихідного матеріалу з підвищеними параметрами господарсько-цінних ознак здійснювали її рекомбіногенез з зерною кукурудзою. При цьому практично не враховується вплив останньої на якість зерна, що може призвести до зниження його харчових властивостей. Широке залучення кращих елітних ліній зернової кукурудзи для поліпшення цукрової обмежує гетерогенність її геноплазми, що певним чином позначається на новому звуженні генетичної основи селекції. Наявний в сучасному генофонді кукурудзи матеріал з різним типом генетичного контролю синтезу вуглеводів може значно удосконалити морфологічний тип цукрової кукурудзи, підвищити її врожайність, адаптивність та поліпшити біохімічний склад зерна [2-4].

Доцільність поліпшення якості зерна цукрової кукурудзи за рахунок використання ліній-носіїв крохмально-модельюючих генів ендосперму su_2 , sh_2 та wx зумовлена низкою їх переваг порівняно з цукровою кукурудзою за господарсько-цінними ознаками та різноякісним складом їх структурних вуглеводів [1, 4]. Застосування методів комбінаторної селекції створює перспективи для широкого формотворного процесу та появи спадкових новоутворень за рахунок різних типів хромосомних перебудов. Використання інбридингу дає змогу виділяти в ранніх поколіннях трансгресивні форми, що перевершують батьківські за однією або декількома ознаками.

Метою наших досліджень при рекомбіногенезі цукрової кукурудзи з лініями-носіями мутантних генів ендосперму було визначення вмісту цукрів у батьківських форм, використаних в схрещуваннях та встановлення характеру їх успадкування і ступеня трансгресії у ранніх поколіннях рекомбінантних форм.

Матеріалом для досліджень слугувала вибірка ліній цукрової (коди КС, МС, КЦ), крохмалистої (АС), воскоподібної (ВК) та суперцукрової (ІІІS) кукурудзи. Дослідження виконано в Інституті зернового господарства на Синельниківській селекційно-дослідній станції протягом 2006-2007 рр. Інбредні лінії – рекомбінанти F_1 - F_2 вирощували на фоні монокультури. Для визначення вмісту цукрів використано матеріал технічної стиглості, отриманий в умовах контролювання запилення. Фіксацію матеріалу здійснювали швидким заморожуванням. Вміст цукрів визначали за Д.И. Лисициным [5]. Ступінь успадкування і трансгресії обчислювали за відповідними алгоритмами [6, 7].

Проведені дослідження виявили значний поліформізм лінійного матеріалу кукурудзи за фракційним складом цукрів та їх загальним вмістом. Рівень загальних цукрів в зерні технічної стиглості коливався в межах 5,00-39,31мг% на с.р. (табл. 1). Максимальний вміст

структурних та загальних цукрів характерний для суперцукрових (sh_2) ліній. Не встановлено значних розбіжностей за середнім рівнем моноцукридів між групами цукрових (su_1), крохмалистих (su_2) та воскоподібних (wx) ліній, хоча серед даного матеріалу виявлено лінії як з підвищеним їх вмістом, так і з низьким. Лінії wx -типу характеризувались більш високим

**1. Вміст цукрів (мг% на с.р) в зерні технічної стиглості
інбредних ліній кукурудзи з різним типом зерна**

Лінії	Тип зерна	Моноцукриди		Дицукриди		Сахароза		Загальний цукор	
		2006 р.	2007 р.	2006 р.	2007 р.	2006 р.	2007 р.	2006р .	2007 р.
КС209	su_1	2,80	3,49	6,61	9,34	3,62	4,61	9,41	12,83
МС58	su_1	2,25	3,04	8,75	9,40	7,62	6,40	11,10	12,44
КЦ7-1	su_1	2,48	3,15	5,17	9,05	4,59	8,74	7,65	12,20
ВК37	wx	1,25	2,94	7,22	9,61	5,67	6,34	8,47	12,55
ВК69	wx	2,50	4,59	8,29	8,55	5,5	3,76	10,79	13,14
АС28	su_2	2,25	3,17	3,96	7,62	1,60	5,18	6,21	10,79
АС11	su_2	1,97	3,35	3,03	7,80	1,01	6,16	5,00	11,11
ІІS1-1	sh_2	7,05	6,90	32,26	29,84	27,75	20,13	39,31	36,73
ІІS5-1	sh_2	5,56	6,28	29,95	24,73	20,33	20,20	35,51	31,01
Середнє		3,12	4,09	11,69	12,88	8,60	9,04	14,82	16,96
НІР _{0,05}		0,087	0,069	0,092	0,096	0,066	0,084	0,072	0,222

вмістом дицукридів – в середньому 8,42 проти 8,05 мг% у ліній цукрової кукурудзи. Низькі параметри ознаки у su_2 -ліній – в середньому 3,99 мг%. Більш високий вміст сахарози і загальних цукрів встановлено для su_1 -ліній – 5,93 та 10,91 мг%. Друге місце за цим показником посідали лінії wx -типу – 5,32 та 11,22 мг%, третє – su_2 лінії, середні показники яких були на рівні 3,49 і 6,88 мг% відповідно. При цьому спостерігались значні коливання вмісту структурних і загальних цукрів як в межах генотипів, так і за роками, що свідчить про їх різноякісність за дослідженими ознаками та мінливість під впливом погодних умов.

Згідно з аналізом значень структурних цукрів та їх загальною кількістю в F_1 та F_2 встановлено різноякісність рекомбінантів міжпідвидових схрещувань (табл. 2).

За вмістом моноцукридів рекомбінанти F_1 типу su_1sh_2 мали найвищі показники порівняно з іншими генотипами – 3,46 мг% проти 2,92 та 2,95 мг%. Для гібридів даного типу схрещувань характерні висока мінливість ознаки – $V = 28,7\%$ та значний розмах її варіювання. Середня мінливість вмісту дицукридів в F_1 притаманна генотипам su_1wx та su_1sh_2 – $V = 14,1$ та $15,5 \%$, а дуже висока su_1su_2 -типам – $V = 34,9\%$ при середньому та значному розмаху їх варіювання. Значних відмітностей між групами рекомбінантів за середнім рівнем даної ознаки не виявлено, хоча вміст дицукридів у генотипів su_1sh_2 був дещо вищим.

За рівнем сахарози кращі показники мали рекомбінанти su_1sh_2 – 7,62 мг% порівняно з 5,92 мг% у su_1wx та 4,63 мг% у su_1su_2 . Розмах варіювання ознаки у генотипів su_1su_2 був вищим порівняно з іншими рекомбінантами F_1 , що вказує на значну їх різноякісність – $V=42,0\%$ проти високої у su_1wx – $V= 25,2\%$ та середньої у su_1sh_2 – $V=15,9\%$. Максимальне варіювання вмісту загальних цукрів було у гібридів типу su_1su_2 – $V=29,2\%$ проти середніх показників в групах інших рекомбінантів. Діапазон варіювання вищий у su_1sh_2 гібридів, за підвищеного їх вмісту у даних генотипів – 14,05 мг% проти 12,54 та 21,73 мг% на с.р. у su_1wx і su_1su_2 типів схрещування.

Кращими за більшістю ознак виявилися гібридні комбінації КЦ7-1х ВК69, КЦ7-1х АС28 та КЦ7-1х ІІS1-1, батьківські форми яких мали високі індивідуальні показники складу цукрів та їх загального рівня. Вміст сахарози у цих комбінацій був низьким, що зумовлюється незначним їх вмістом у материнської лінії КЦ7-1. Низькі показники моноцукридів та загальних цукрів встановлено для гібридів F_1 МС58х ВК37, МС58х АС11 та МС58х ІІS5-1. Материнська форма МС58 також характеризувалась низьким значенням

цього параметру. Вона мала дуже високий вміст дицукридів і сахарози. Батьківським компонентам притаманний як високий, так і низький рівень цих ознак. В F_1 у більшості випадків з'являлися рекомбінанти з підвищеним рівнем цих компонентів. Це дає можливість стверджувати, що в формуванні різних типів цукрів чітко проявляється материнський ефект за оцінюваними ознаками.

У межах вивчених комбінацій фракційний склад цукрів і їх загальний вміст визначався належністю компонентів схрещування до певних біотипів кукурудзи та зумовлювався їх специфічними спадковими факторами. Найявний прояв ознак в F_1 свідчить про значну різноякісність одержаного експериментального матеріалу за оцінюваними параметрами якості зерна.

В F_2 після цілеспрямованого добору на цукровий тип ендосперму мінливість рекомбінантів знижувалась. За всіма компонентами у генотипів su_1wx варіювання, порівняно з F_1 , знижувалось незначно і було в межах середніх значень, в той час як у su_1su_2 та su_1sh_2 воно знижувалось з високих до середніх і навіть низьких рівнів. Абсолютні значення коефіцієнтів варіації свідчать про певну гомозиготацію та стабілізацію генотипів за досліджуваними ознаками. При цьому підвищувались середні значення ознак, а розмах варіювання зміщувався в сторону більш високих показників при підвищенні як нижніх, так і верхніх порогових значень. Кількість гібридів, що перевищували середні значення батьківських форм та показники вмісту цукрів гібридів F_1 в другому поколінні зростала. Такий характер прояву ознак після проведеного відповідного добору вказує на значні позитивні зрушення за вмістом цукрів у рекомбінантів F_2 .

Більш детальний аналіз рекомбінантів проведено за параметрами успадкування та ступенем трансгресії цукрів (табл. 3).

Процеси успадкування вмісту фракційних цукрів та їх загальної кількості в рекомбінантів F_1 - F_2 йдуть незалежно один від одного і визначаються генотипом батьківських компонентів та зумовлюються ефектом дози позитивно діючих генів, що контролюють дану ознаку.

Як свідчать дані, успадкування моноцукридів в F_1 у генотипів su_1wx зумовлювалось в основному наддомінуванням високого їх вмісту, у su_1su_2 – проміжним успадкуванням та наддомінуванням високих, а в su_1sh_2 – проміжним успадкуванням та наддомінуванням низьких показників. Вміст дицукридів у гібридів su_1wx та su_1su_2 зумовлювався позитивним наддомінуванням та домінуванням, в той час як у su_1sh_2 – негативним домінуванням-наддомінуванням. Сахароза у гібридів su_1wx успадковувалась за типом наддомінування високих показників та проміжним успадкуванням; у su_1su_2 за типом позитивного наддомінування-домінування; у su_1sh_2 – в основному за домінуванням низьких показників і незначної частки проміжного успадкування та негативного домінування. Успадкування загальної кількості цукрів у рекомбінантів su_1wx і su_1su_2 тривало, як правило, за типом наддомінування високих значень, а у su_1sh_2 за проміжним типом та домінуванням більш низьких показників батьківських форм.

Високе позитивне наддомінування ознак цукристості зерна зумовлювало високий гетерозис у значної частини su_1wx гібридів F_1 за вмістом моно-, дицукридів та загальною кількістю цукрів. Високогетерозисних гібридів за вмістом сахарози для даного типу схрещувань не виявлено. У su_1su_2 типів значний гетерозис за вмістом дицукридів та загальних цукрів спостерігався у 66,6 та 83,3 %, а за вмістом моноцукридів і сахарози – у 33,3% рекомбінантів. Підвищена кількість гібридів серед генотипів su_1su_2 та su_1wx з позитивним домінуванням та проміжним успадкуванням вмісту сахарози і проміжним успадкуванням моноцукридів і загальних цукрів у su_1sh_2 -типів, зумовлювала середній гетерозис цих ознак. Значна кількість генотипів su_1sh_2 з негативними показниками успадкування цукристості, і особливо сахарози, формує низькогетерозисні і навіть депресовані за цими ознаками гібриди F_1 . В другому поколінні частка гібридів з підвищеними показниками цукристості значно збільшувалась. Основним типом успадкування було позитивне наддомінування-домінування високих показників та проміжне успадкування у рекомбінантів su_1wx та su_1su_2 . Підвищена

кількість гібридів з проміжним типом успадкування дицукридів, сахарози і загальних цукрів та з домінуванням-наддомінуванням більш низьких показників моноцукридів, які характерні лініям цукрової кукурудзи, виявлено для su_1sh_2 типів.

Значні частки рекомбінантів даної вибірки з домінуванням-наддомінуванням позитивних і негативних показників ознак цукристості свідчать, що у їх прояві в F_1 - F_2 основне значення мають неадитивні гени алельної та неалельної дії. Більш низький рівень негативного успадкування ознак цукристості зерна при цьому характерний для генотипів su_1sh_2 . Проміжний тип успадкування фракційних цукрів у середньої кількості досліджених рекомбінантів вибірки виявляє більш низький вплив генів адитивної дії, ніж специфічні зв'язки компонентів схрещувань.

Одержані дані виявляють експресивність гену su_1 при формуванні цукрів у різних генотипових середовищах. Сила його дії в F_2 при відповідному доборі значно підвищується. При цьому утворюються дискретні ряди за ступенем домінування ознак внаслідок відсутності алельних генів у певних генотипів при формуванні гамет, тому в F_2 йде нетиповий кросинговер, що веде до появи позитивних за генотипом новоутворень та зумовлює різні ступені трансгресії досліджуваних ознак.

Згідно з даними у рекомбінантних форм виявлено широкий діапазон нижніх і верхніх порогових значень ступеня трансгресій за ознаками, що оцінюються. Значні коливання показників позитивних трансгресій встановлено для рекомбінантів su_1wx та su_1su_2 , в яких у F_1 проявлявся гетерозис. При позитивному домінуванні та депресії ознак за всіх типів схрещування знижувалась мінливість ступеня трансгресії.

Максимальна трансгресія за більшістю ознак встановлена для генотипів зі значним гетерозисом, зумовленим наддомінуванням кращих батьківських форм. Особливістю трансгресивності сахарози в рекомбінантів F_2 є наявність максимальних показників ступеня її трансгресії, який становив 63,1-151,7%. При цьому найбільш високі показники характерні su_1sh_2 комбінаціям зі значною віддаленістю вмісту сахарози у батьківських форм, які в F_1

2. Різноманітність рекомбінантів міжпідвидових схрещувань за вмістом цукрів

Ознака	Статистики	Вміст цукрів (мг% на с.р.) в зерні рекомбінантів					
		su ₁ wx		su ₁ su ₂		su ₁ sh ₂	
		F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Моноцукриди	X	2,92	3,84	2,95	4,06	3,46	3,95
	Lim	2,60-3,80	3,25-4,83	1,99-3,73	3,73-4,45	2,41-4,57	3,42-4,41
	V, %	17,8	15,1	18,4	6,3	28,7	9,58
Дицукриди	X	9,62	12,98	9,36	13,21	10,60	16,55
	Lim	8,15-12,16	11,28-15,17	4,85-13,95	12,15-15,97	8,49-11,80	14,86-18,02
	V, %	14,1	10,4	34,9	15,5	15,5	8,3
Сахароза	X	5,92	8,63	4,63	8,54	7,62	12,05-
	Lim	4,05-7,71	7,76-9,82	2,62-6,95	7,42-10,49	5,89-9,36	10,04-13,69
	V, %	25,2	12,1	42,0	13,8	15,9	10,8
Загальний цукор	X	12,54	16,77	12,75	17,26	14,05	20,49
	Lim	10,75-15,96	15,13-20,00	7,35-17,32	14,78-20,00	10,78-16,37	21,95-18,95
	V, %	14,3	10,4	29,3	12,9	16,8	6,9

3. Частка гібридів (%) за типом успадкування та ступінь трансгресії цукрів (Tc, %) у рекомбінантних форм кукурудзи

Тип успадкування	Тип зерна	Моноцукриди			Дицукриди			Сахароза			Загальний цукор		
		F ₁	F ₂	Lim Tc	F ₁	F ₂	Lim Tc	F ₁	F ₂	Lim Tc	F ₁	F ₂	Lim Tc
h _p >+1,0	su ₁ wx	100,0	100,0	3,2-58,9	66,6	100,0	20,8-61,1	33,3	83,3	51,6-77,8	100,0	100,0	17,8-60,8
	su ₁ su ₂	33,3	83,3	66,9-41,3	66,6	100,0	48,5-63,9	33,3	83,3	36,4-74,2	83,3	100,0	15,2-68,0
h _p =-0,51-+1,0	su ₁ wx	-	-	-	33,3	-	37,4-44,9	-	16,7	51,6	-	-	-
	su ₁ su ₂	16,7	16,7	27,0-32,6	33,3	-	23,8-69,9	49,9	16,7	45,8-63,1	16,7	-	15,2
h _p =±0,5	su ₁ wx	-	-	-	-	-	-	66,7	-	52,0-77,8	-	-	-
	su ₁ su ₂	49,9	-	-	-	-	-	66,7	-	52,0-77,8	-	-	-
	su ₁ sh ₂	49,9	-	8,57-11,5	-	66,6	79,3-89,1	16,7	83,3	89,4-151,7	33,3	49,9	61,0-77,2
h _p =-0,5 – 1,0-	su ₁ sh ₂	33,3	49,9	20,1-45,1	49,9	33,3	24,7-29,8	66,6	16,7	117,8-143,6	49,9	49,9	42,6-74,5
h _p ,<-1,0	su ₁ sh ₂	16,7	49,9	9,57-20,1	49,9	-	61,1-89,4	16,7	-	103,9	16,7	-	76,4

виявляли проміжне успадкування та домінування низького її вмісту. Під час досліджень серед вибірки рекомбінантів F_2 спостерігалась найбільша кількість гібридів з максимальними позитивними трансгресіями за всіма цукрами при наддомінуванні високих показників структурних цукрів в F_1 . Практично не виявлено трансгресій за вмістом різних цукрів серед схрещувань типу su_1wx при позитивному домінуванні та проміжному успадкуванні, а також у su_1su_2 при проміжному успадкуванні. Завдяки рекомбіногенезу батьківських форм в F_1 та добору на цукровий тип ендосперму в F_2 спостерігався перехід певної кількості генотипів в групи з більш позитивними типами успадкування.

Як свідчать дані, в селекції на підвищення результативності вмісту цукрів високе значення мають високогетерозисні комбінації F_1 , які в F_2 мали високу гетерогенність та високий ступінь трансгресії за вмістом моноцукридів – MC58x BK 69 ($T_c=58,9\%$), MC58x AC28 ($T_c=39,8\%$), MC58x AC11 ($T_c=69,9\%$), сахарози – KC209x AC11 ($T_c=74,2\%$), MC58x AC11 ($T_c=63,9\%$) КЦ7-1 x BK37 ($T_c=60,5\%$), КЦ 7-1x AC28 ($T_c=55,5\%$) та загальних цукрів – MC58x BK69 ($T_c=60,8\%$), MC58x AC11 ($T_c=68,0\%$), КЦ7-1x AC28 ($T_c=58,1\%$). Висока результативність селекції на вміст цукрів притаманна комбінаціям, отриманим з залученням ліній з різновекторним характером їх формування, що особливо чітко простежується в комбінаційного типу su_1sh_2 . Незважаючи на негативне домінування, а інколи і депресію цукрів в F_1 , для них характерний в F_2 значний ступінь трансгресії та висока гетерогенність ознак.

Комбінації MC58x ILS1-1, KC209x ILS1-1, KC209x ILS5-1, MC58x ILS5-1 мали, як правило, підвищений ($T_c=45,1-74,6\%$) ступінь трансгресії за вмістом моно-, дицукридів та загальних цукрів. Рекомбінанти KC209x ILS1-1, KC209 x ILS5-1, MC58x ILS1-1, MC58x ILS1-1, КЦ7-1x ILS1-1 та КЦ7-1 ILS1-1, зберігаючи тенденцію до негативного успадкування сахарози, в F_1 - F_2 виявили максимальну трансгресію за ознакою $T_c = 89,4-151,7\%$. Ці зразки представляють практичний інтерес для подальшої селекційної роботи.

Таким чином, залучення до гібридизації біотипів кукурудзи з різним типом генетичного контролю вуглеводів у зерні зумовлює значний процес формотворення структурних та загальних цукрів. У гібридних поколіннях формуються ознаки якісного складу цукрів, поява яких неможлива при гібридизації лише цукрових su_1 -ліній. Внаслідок розщеплення та добору в F_2 формотворні процеси посилюються, що веде до появи трансгресивних новоутворень та виникнення форм з високими параметрами гетерогенності і дивергентності ознак вмісту цукрів. Подальша гомозиготація кращих генотипів дасть можливість одержати нові інбредні лінії цукрової кукурудзи, які віддалені в генетичному відношенні від цукрових генотипів, з поліпшеними показниками якості зерна технічної стиглості.

Бібліографічний список

1. Тимчук С.М. Вуглеводний склад насіння мутантів цукрової кукурудзи / С.М. Тимчук, О.Ю. Дерезізова, Г.С. Потапенко // Селекція і насінництво. – Х., 2001. – Вип.85. – С. 91-97.
2. Rubino D.B. Performance of a sweet corn x tropical maize composite in mass selection for temperate-zone adaptation / D.B. Rubino, D.W. Devis // J. Am. Soc. Hortis. – 1990. – V. 5. – P. 843-853.
3. Trasy W. Potential of field corn germplasm for improvement of sweet corn / W. Trasy // Crop. Sci. – V. 30. – № 5. – 1990. – P. 1041-1045.
4. Гур'єва І.А. Каталог зразків кукурудзи Національного центру генетичних ресурсів рослин України (біохімічний склад зерна) / І.А. Гур'єва, В.К. Рябчун. – Х., 2001. – 73 с.
5. Лисицын Д.И. Полумикрометод для определения сахаров в растениях / Д.И. Лисицын. // Биохимия. – М.: 1950. – Т. 15. – Вып. 2. – С. 165-167.
6. Гужов Ю.Л. Применение ЭВМ в селекционно-генетических исследованиях / Ю.Л. Гужов, Н.С. Малюжинец. – М.: изд-во ун-та Дружбы народов, 1986. – 79 с.
7. Воскресенская Г.С. Трансгрессия признаков у гибридов Brassica и методика количественного учета этого явления / Г.С. Воскресенская, В.И. Шнота // Докл. ВАСХНИЛ. – 1967. – № 7. – С. 18-19.

Климова О.Е. Унаследование и трансгрессия содержания сахаров при рекомбиногенезе сахарной кукурузы с другими подвидами. Приведены результаты оценки содержания сахаров исходного материала и рекомбинантов кукурузы различающихся типом генетического контроля

углеводов в зерне технической спелости на наличие сахаров. В F_1 отмечается значительный формообразовательный процесс исследуемых признаков. Максимальные трансгрессии по большинству признаков сахаристости установлены для генотипов, в которых в F_1 наблюдается гетерозис, обусловленный сверхдоминированием родительских форм. Значения степени трансгрессии в результате целенаправленного отбора повышаются, что ведет к возникновению нового селекционного материала с высокой гетерогенностью и дивергентностью содержания сахаров.

Klimova O.E. Enfostering and transgression sugar content at recombinogenoze of sugar corn with another subvarieties. The Broughted results of the estimation of the contents sugar source material and recombination of the corn differing type of the genetic checking carbohydrate in grain of technical ripeness. Broad formative process under investigation sign passes In F_1 . Maximum transgressions on majority sign sugary are installed for *генотипов*, in which in F_1 exists heterosis, given transhdomination parental forms. Importance degree transgression as a result of goal-directed selection increase that leads to origin new selection material with high heterogenic and divergence of the sugar contents.