УДК 633.15:[575.222.7+631.527] https://doi.org/10.70739/sstac2025.19

ХАРАКТЕРИСТИКИ ДИГАПЛОИДНЫХ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ

Михайлов М.Э., доктор биологических наук

Институт Генетики, Физиологии и Защиты Растений Государственного университета Молдовы, Кишинэу

Резюме. В результате комбинирования геномов линий кукурузы Rf7 и Ку123 были получены 240 дигаплоидных линий в ходе четырех циклов селекции. Селекция на продуктивность дигаплоидных линий сопровождалась увеличением высоты растения, диаметра початка и сдвигом сроков развития в более позднюю сторону. Исследование комбинационной способности дигаплоидных линий показало, что за гетерозис в гибридной комбинации Rf7×Ку123 отвечают главным образом доминантные взаимодействия, а не сверхдоминантные. Большинство дигаплоидных линий переносят засушливые условия легче, чем исходные формы Rf7 и Ку123.

Получена дигаплоидная линия, проявляющая как в благоприятные, так и в неблагоприятные годы продуктивность, сравнимую с продуктивностью, которая лучшая исходная форма проявляет в благоприятные годы.

Введение

В настоящее время в селекции кукурузы удвоенные гаплоиды занимают такое же место, какое раньше занимали рекомбинантные инбредные линии. Удвоенные гаплоиды, (дигаплоиды), так же представляют собой рекомбинантные гомозиготные линии, но отличаются способом получения – не многолетним инбридингом, а удвоением генома гаплоидов.

В нашей работе дигаплоидные линии использовались для того, чтобы скомбинировать между собой наиболее благоприятные аллели двух исходных форм, Rf7 и Ку123 с целью получения как можно более продуктивной гомозиготной линии. В третьем цикле селекции была получена дигаплоидная линия, превышающая по продуктивности лучшую исходную форму Rf7 на 30%, о чем было доложено в нашей предыдущей работе [2]. Здесь мы рассмотрим другие характеристики полученных в ходе селекции дигаплоидных линий.

Материалы и методы

Исходные формы–среднепоздние линии кукурузы Rf7 и Ку123, которые в благоприятные годы показывают урожайность, соответственно, 40-45 ц/га и 30 ц/га.Из гибрида Rf7×Ку123 было выведено 240 дигаплоидных линий в ходе четырех циклов селекции, которые по происхождению делятся на 8 групп (Табл. 1).

Таблица 1

Порядок дигаплоидной селекции в гибридной комбинации Rf7×Ку123

Номер цикла	Вариант	Происхождение	Число линий	Примечание
1	1	из F_1(Rf7×Ку123)	44	rk-6, rk-5 и rk-22 - дигаплоидные линии из варианта 1
2	2a	из rk-6×Rf7	52	
2	2b	из rk-5×F_1	40	
2	2c	из rk-22×Rf7	15	
3	3a	из rk-148×Rf7	24	rk-148, rk-138и rk-142 - дигаплоидные линии из варианта 2a
3	3b	из rk-138×Ку123	8	
3	3c	из rk-142×F_1	13	
4	4	из F_1×rk-433	44	rk-433 – дигаплоидная линия из варианта 3a

Примечание. Линии rk-5,rk-142 иrk-433 выбраны по продуктивности, rk-6,rk-22,rk-148 иrk-138 – по комбинационной способности

Каждый цикл селекции включал три стадии: 1) получение гаплоидов; 2) удвоение генома гаплоидов; 3) размножение дигаплоидных линий. Гаплоиды получали, опыляя выбраннуюпопуляцию (столбец 3 в Табл. 1) пыльцой гаплоидного индуктора (выведенные в нашем институте MHIи LHI), в результате чего часть зерен на початке (5-15%) развивается апомиктически, с гаплоидным зародышем. Далее гаплоидные семена проращивали и после колхициновой обработки [1]проростки пересаживали в поле. Находили и самоопыляли все растения с пылящими метелками. Потомство самоопыленных початков в следующем сезоне размножали и получали набор дигаплоидных линий. Полученныедигаплоидные линии испытывали на полевом участке без полива, при густоте стояния 2-4 раст./м^2 в разные годы, в зависимости от почвенно-климатических условий. Каждая линия испытывалась в 2-3 повторностях, с числом растений в повторности от 5 до 9. Средняя кратность испытания составила 1,7 для одной линии, а без 44 линий 4-го цикла, испытанных только в 2024 году – 1,9, то есть в среднем почти двукратное.

Испытания охватывали период с 2010 по 2024 год с перерывами в 2018, 2020-21 и 2023 гг. В разные годы линии испытывались в разном составе, но во всех испытаниях регулярно присутствовала в качестве контроля исходная форма Rf7, по результатам для которой годы испытания отчетливо делятся на благоприятные и неблагоприятные (табл. 2).

Различия между благоприятными и неблагоприятными годами обусловлены, главным образов, количеством осадков в период вегетации, что может сочетаться с повышенной температурой, как в 2024 году. Имеет значение также и распределение осадков во времени, особенно наличие длительных перерывов в критические периоды развития растений.

Таблица 2

Характеристики годов испытания дигаплоидных линий

Год испытания	Густота стояния, раст./м^2	Средние характеристики линии Rf7		
		высота растения, см	озерненность первого початка, %	продуктивность первого початка, г
Благоприятные годы				
2010	4	180	98	86
2011	4	196	98	115
2013	2	178	100	137
2014	4	185	99	98
2016	3	177	96	111
2017	3	169	99	104
2019	3	181	98	100
Неблагоприятные годы				
2012	4	160	76	54
2015	3	166	73	52
2022	3	170	60	36
2024	3	162	41	33

Результаты и обсуждение

Целью селекции было повышение продуктивности дигаплоидных линий, и онав благоприятные годы возрастала от цикла к циклу. Если в первом цикле ни одна из 44 линий не превышала по продуктивности лучшую исходную форму Rf7 (считая усредненно по разным годам), то во втором цикле их было 19 из 107, а в третьем 11 из 45(Табл. 3).Лучшая из них, rk-433 из варианта 3а, превысила по продуктивности Rf7 на 30%[2].

Рост продуктивности сопровождался в большей степени увеличением диаметра початка, чем его длины. Из 196 линий 1-3 циклов 69 превзошли форму Rf7 по диаметру початка и только 27 – по длине, причем для диаметра початка наблюдалась и более отчетливая возрастающая динамика от первого цикла к третьему. Сыграла роль и заметная элиминация малоозерненных генотипов, приводящая к повышению средней озерненности.

Селекция на продуктивность сопровождалась и увеличением размеров растения, главным образом за счет его высоты. Из 196 линий 1-3 циклов 58 превзошли линию Rf7 по высоте растения и только 12 – по его диаметру в нижнем междоузлии. Особо отметим линию rk-459, которая сравнялась по высоте с гибридом Rf7×Ку123, что означает закрепление гетерозиса по этому признаку.

Таблица 3

Распределение характеристик дигаплоидных линий относительно контрольной формы Rf7 в благоприятные годы

Номер цикла	Число линий	Число линий, превышающих Rf7 (доля в общем количестве)						
		Срок цветения метелки	Высота растения	Диаметр стебля в нижнем междоузлии	Озерненность початка	Длина початка	Диаметр початка	Продуктив-ность первого початка
1	44	27 (0,61)	10 (0,23)	2 (0,05)	12 (0,27)	1 (0,02)	10 (0,23)	0
2	107	84 (0,79)	33 (0,31)	2 (0,02)	36 (0,34)	17 (0,16)	31 (0,29)	19 (0,18)
3	45	31 (0,69)	15 (0,33)	8 (0,18)	17 (0,38)	9 (0,20)	28 (0,62)	11 (0,24)

Примечание. Показана продуктивность первого початка, так как вторые початки, как правило, значительно менее развитые, чем первые, учитывались не всегда.

Что касается сроков развития, то дигаплоидные линии чаще былиболее поздними, чем Rf7, таких было в 1-3 циклах 142 из 196, и только 54 были более ранние. Отчетливой динамики между циклами не прослеживается, а в среднем цветение метелки у дигаплоидных линий наступает на 1,5 дня позже, чем у Rf7, цветение початка – на 1 день позже, а разрыв между метелкой и початком сокращается, таким образом, на 0,5 дня по сравнению с типичным для Rf7 разрывом в 2,5 дня.

Исследовалась также комбинационная способность дигаплоидных линий в скрещиваниях с исходными формами Rf7 и Ку123 в целях изучения генетики гетерозиса. Продуктивность таких беккроссов в среднем равна продуктивности F_2(Rf7×Ку123), но в отдельных случаях может доходить до уровня F_1 и даже незначительно превышать.У беккросса rk-29×Rf7 превышение надF_1наблюдалось в обоих годах испытания (2011 и 2016) и еще у 4-х беккроссов наблюдались эпизодические превышения в отдельные годы. Этот результат лучше согласуется с теорией доминирования, чем сверхдоминирования. При сверхдоминантных взаимодействиях не только невозможен выход за уровень F_1, но и приближение к нему маловероятно. Более строгое обоснование теория доминирования получила в анализе дисперсий комбинационной способности [3].

Все вышесказанное относилось к благоприятным годам, теперь остановимся на результатах испытаний в неблагоприятные годы. Таковых было 4 из 11, и на них выпало испытание 113 линий, в том числе и всех 44 линий 4-го цикла, которые были испытаны только в 2024 году. Остальные 69 линий (почти все из которых относятся к первому и второму циклам) испытывались хотя бы раз и в благоприятном году.

Оказалось, что дигаплоидные линии переносят неблагоприятные условия в среднем лучше, чем исходные формы Rf7 и Ку123.Если у исходных форм продуктивность в засушливые годы падала в среднем в 2,5 и в 3 раза, то у дигаплоидных линий – в среднем на 1/3. В засушливые годы среднее превышение по продуктивности надRf7 проявили 4 из 20 испытанных линий первого цикла и 38 из 53 линий второго цикла. Тогда как для обычныхлет этидоли составили 0/44 и 19/107. Для линий четвертого цикла эта доля в экстремальном 2024 году составила 11/44, но сравнить ее с благоприятными годами нет возможности за отсутствием соответствующих испытаний (Табл. 4).

Меньшее, по сравнению с Rf7, падениепродуктивности в засушливых условиях проявилось примерно в равной степени и за счет длины початка, и за счет его диаметра, и за счет его озерненности. Высота же растения и его диаметр уменьшались у дигаплоидных линий примерно в такой же степени, как и у Rf7.

Что касается срока цветения, то линии первого цикла в условиях засухи сохранили обычное среднее запаздывание относительно Rf7, зато линии второго цикла оказались в среднем на один день более ранними.

Таблица 4

Распределение характеристик дигаплоидных линий относительно контрольной формы Rf7 в неблагоприятные годы

Номер цикла	Число линий	Число линий, превышающих Rf7 (доля в общем количестве)						
		Срок цветения метелки	Высота растения	Диаметр стебля в нижнем междоузлии	Озерненность початка	Длина початка	Диаметр почат-ка	Продуктивность первого початка
1	15	10 (0,67)	4 (0,27)	0	7 (0,47)	5 (0,33)	5 (0,33)	4 (0,27)
2	53	19 0,36)	16 (0,30)	4 (0,08)	40 (0,75)	35 (0,66)	39 (0,74)	38 (0,72)
4	44	26 (0,59)	10 (0,23)	1 (0,02)	16 (0,36)	8 (0,18)	15 (0,34)	10 (0,23)

Продуктивность дигаплоидных линий в неблагоприятных годах падала в среднем на одну треть, однако между ними проявился значительный разброс по этому показателю, что позволило выбрать линии, которые могут оказаться перспективными для одновременной селекции на продуктивность и засухоустойчивость.У 11 линий из 69 продуктивность в условиях засухи упала не более чем на 10% и еще у 6 – не более чем на 15%. Из этих относительно засухоустойчивых линий 6 отличаются наиболее высокой абсолютной продуктивностью, >90 г/раст., что составляет примерно >90% от продуктивности лучшей исходной формы Rf7 в благоприятные годы. К сожалению, самая продуктивная в благоприятных условиях линия rk-433 оказалась неустойчивой и в засушливом 2024 году ее продуктивность упала в 5 раз по сравнению с благоприятными 2017 и 2019 годами.

Оптимальное сочетание продуктивности и засухоустойчивости наблюдалось у линии rk-206 из варианта 2b, которая в благоприятные 2017 и 2019 гг. показала продуктивность 116 и 106 г/раст., а в неблагоприятные 2015 и 2022 гг. – 115 и 98 г/раст. Среднее падение продуктивности составило всего 4%, а абсолютная продуктивность в благоприятные годы превысила значения Rf7

в среднем на 9%. Эта линия и была выбрана в качестве донора генов засухоустойчивости для дальнейшей селекции.

Селекция на засухоустойчивость в условиях Молдовы будет иметь все большее значение, так как в настоящее время наблюдается тенденция к более частой повторяемости неблагоприятных лет, которые характеризуются отсутствием существенных осадков в июле-августе.

Выводы

1. В гибридной комбинации Rf7×Ky123 селекция на продуктивность дигаплоидных линий сопровождается увеличением высоты растения, диаметра початка и сдвигом сроков развития в более позднюю сторону.

2. За гетерозис в гибридной комбинации Rf7×Ky123 отвечают главным образом доминантные взаимодействия, а не сверхдоминантные.

3. Большинство дигаплоидных линий переносят засушливые условия легче, чем исходные формы Rf7 и Ky123.

4. Получена дигаплоидная линия, проявляющая как в благоприятные, так и в неблагоприятные годы продуктивность, сравнимую с продуктивностью, которая лучшая исходная форма проявляет в благоприятные годы.

Литература

1. Deimling S., Röber F., Geiger H.H.Methodik und Genetik der in-vivo HaploideninduktionbeiMais // Vortr. Pflanzenzüchtung, 1997, 38: 203-204.

2. МихайловМ.Э. Дигаплоидная селекция на собственную продуктивность инбредных линий кукурузы //Мат. междунар. науч.-практ. конф. «Селекция, семеноводство и технологии возделывания сельскохозяйственных культур». Тираспол, 2020, с. 110-113.

3. Михайлов М.Э., БотнарьВ.Ф. Биометрический анализ генетической организации гетерозиса у кукурузы // Мат. IV Междунар. науч.конф. "Тенденции развития агрофизики: от актуальных проблем земледелия и растениеводства к технологиям будущего", ФГБНУАФИ, 13-15 сентября 2023 г., Санкт-Петербург, с. 163-177.