

ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ И ЗАКРЕПИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ В СТЕРИЛЬНОЙ ЦИТОПЛАЗМЕ «М» И «С» ТИПОВ ЦМС

Г. Я. Кривошеев, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства кукурузы, genadiy.krivosheev@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-5876-7672;

А. С. Игнатьев, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства кукурузы, ignatv1983@rambler.ru, ORCID ID: 0000-0002-0319-4600

ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской», 347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Семена гибридов кукурузы в Российской Федерации получают с использованием ЦМС, поэтому перевод создаваемых гибридов на стерильную основу является необходимым условием внедрения их в производство. Цель исследований – изучение реакции самоопыленных линий кукурузы на различные типы ЦМС. Оценена реакция 26 самоопыленных линий кукурузы на «М» тип ЦМС и реакция 23 линий на «С» тип ЦМС. В качестве источников стерильности использованы тестеры – простые стерильные гибриды Милена М, Мадонна М, Круча М, Исток С, Нимфа С, Мальвина С, которые являются материнскими формами созданных новых трехлинейных гибридов кукурузы. Самоопыленные линии классифицированы по реакции на «М» тип ЦМС: закрепители стерильности (11), неполные закрепители стерильности (7), восстановители фертильности (6), неоднородные по восстановительной способности (2). По отношению к «С» типу ЦМС выделено 10 закрепителей стерильности, 3 неполных закрепителя стерильности, 7 восстановителей фертильности, 3 неоднородных по восстановительной способности. Наибольший практический интерес представляют восстановители молдавского типа ЦМС: FC 18 А, Т 22 А, ДС 768/83-3, ДС 768/85-4, ДС 768/85, ДС 768/85-5, которые могут быть использованы в качестве естественных восстановителей (отцовских форм) в созданных гибридных комбинациях. Практическую ценность имеют константные естественные восстановители «С» типа ЦМС (Т 22 А, PLS 61, ДК 22/325 как отцовские формы гибридов, выращиваемых на стерильной цитоплазме «С» типа). Использование в гибридизации стерильных тестеров позволяет одновременно с созданием новых гибридов начать первый этап перевода их на стерильную основу – оценить реакцию линий на стерильную цитоплазму.

Ключевые слова: линии, гибриды, стерильность, фертильность, частичная фертильность, закрепители, восстановители.



RECONSTRUCTIVE AND STABILIZING ABILITY OF THE MAIZE LINES IN STERILE CYTOPLASM “M” AND “C” TYPES OF CMS

G. Ya. Krivosheev, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the laboratory of maize breeding and seed-growing, genadiy.krivosheev@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-5876-7672;

A. S. Ignatiev, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the laboratory of maize breeding and seed-growing, ignatv1983@rambler.ru, ORCID ID: 0000-0002-0319-4600

FSBSI “Agricultural Research Center “Donskoy”, 347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Seeds of maize hybrids in the Russian Federation are obtained using CMS, therefore it is necessary to transfer the developed hybrids to a sterile basis to introduce them into production. The purpose of the work is to study the reaction of self-pollinated maize lines to various types of CMS. There was estimated the response of 26 self-pollinated maize lines to the “M” type of CMS and the response of 23 lines to the “C” type of CMS. The simple sterile hybrids “Milena M”, “Madonna M”, “Krucha M”, “Istok C”, “Nimfa C”, “Malvina C”, which are the mother forms of the new three-linear maize hybrids have been used as the testers of the sources of sterility. The self-pollinated lines have been classified according to the response to the “M” type of CMS as sterility fixers (11), incomplete sterility fixers (7), fertility reducing agents (6), non-uniform in reconstructing ability (2). In relation to the “C” type of CMS there were identified 10 sterility fixers, 3 incomplete sterility fixers, 7 fertility reducing agents, 3 non-uniform in reconstructing ability. The reducing agents of Moldavian type of CMS “FC 18 A”, “T 22 A”, “DS 768/83-3”, “DS 768/85-4”, “DS 768/85”, “DS 768/85-5” are of the greatest practical interest as they can be used as natural reducing agents (paternal forms) in the developed hybrid combinations. The constant natural reducing agents of the “C” type of CMS (“T 22 A”, “PLS 61”, “DK 22/325”, as paternal forms of hybrids grown on sterile cytoplasm of the “C” type) are of practical value. The use of sterile testers in hybridization allows simultaneously with the development of new hybrids to start the first stage of their transfer to a sterile basis, namely to evaluate the response of the lines to the sterile cytoplasm.

Keywords: lines, hybrids, sterility, fertility, partial fertility, reducing agents, stabilizers.

Введение. Преимущество гибридов кукурузы над сортами доказано и не вызывает сомнения. Они более урожайны, выровнены, отличаются, как правило, большей устойчивостью к стресс-факторам среды, что обусловлено проявлением гетерозиса в гибридном потомстве (Югенхеймер, 1979).

Для выращивания гибридов необходимо закладывать участки гибридизации – высевать их ис-

ходные (родительские) формы. Выращивание семян на фертильной основе (с обрыванием метелок на материнских формах) – очень трудоемкий процесс (Сотченко, 2009). Поэтому для снижения затрат необходим перевод гибридов на стерильную основу. Применение ЦМС является необходимым условием организации крупного промышленного семеноводства в Российской Федерации. Зарубежные селекци-

онно-семеноводческие фирмы получают гибридные семена кукурузы преимущественно на фертильной основе, однако в последнее время увеличивается доля семян иностранных гибридов, выращиваемых без обрывания метелок.

Первым этапом перевода гибрида на стерильную основу считается определение реакции исходных форм самоопыленных линий на стерильную цитоплазму. В настоящее время в России наибольшее распространение получили молдавский «М» тип и парагвайский «С» тип ЦМС (Кривошеев, 2004).

Генетический контроль восстановления фертильности молдавского типа ЦМС осуществляется одним основным геном – восстановителем фертильности Rf3, действие которого могут усиливать гены-модификаторы. Генетический контроль «С» типа ЦМС осуществляется тремя комплементарными генами – восстановителями фертильности (Rf4, Rf5, Rf6) (Гонтаровский, 1986).

Цель исследований – изучить реакцию самоопыленных линий кукурузы на «М» и «С» типы ЦМС, используя в качестве стерильных источников тестеры, применяемые в скрещиваниях для создания новых гибридов.

Материалы и методы исследований. Исследования выполнены в Аграрном научном центре «Донской» в 2016–2018 гг. В качестве источников стерильности использованы простые стерильные гибриды на «М» типе ЦМС (Милена М, Мадонна М, Круча М) и простые стерильные на «С» типе ЦМС (Исток С, Нимфа С, Мальвина С). Они характеризуются высокой комбинационной способностью по признаку «урожайность зерна», поэтому подобраны не только для оценки реакции линий на стерильную цитоплазму, но и для создания высокогетерозисных трехлинейных комбинаций, представляющих практическую ценность для сельхозпроизводителей. То есть использование в программе скрещиваний форм, характеризующихся высокой комбинационной способностью и стерильностью, предпринято для одновременного решения двух задач.

Для проведения скрещиваний, получения трехлинейных гибридов и оценки реакции на «М» тип ЦМС подобраны 26 самоопыленных линий кукурузы. Для оценки реакции на «С» тип ЦМС взяты 23 линии.

В 2016 г. в полевых условиях самоопыленные линии скрещены с тестерами, получено 147 тесткроссных гибридов. Тесткроссные гибриды высеяны в 2017–2018 гг. и изучены по характеру цветения метелок.

Фертильность растений определяли по шкале Гонтаровского (Гонтаровский, 1971). Уровень фертильности растений выражали в следующих классах: 0 – полная стерильность, все или почти все стерильные пыльники в закрытых колосках; класс 1 – полная стерильность, значительное или массовое количество стерильных пыльников выходят наружу; класс 2 – неполная стерильность, количество фертильных пыльников не превышает 25%; класс 3 – частичная фертильность, количество фертильных пыльников составляет 25–75%; класс 4 – неполная фертильность, количество фертильных пыльников превышает 75%; класс 5 – полная фертильность. Классы 0 и 1 относятся к стерильным; классы 2 и 3 – к частично фертильным; классы 4 и 5 – к фертильным.

К закрепителям стерильности молдавского (ЗМ) и парагвайского (ЗС) типа отнесены самоопыленные линии, потомства которых от скрещивания со стерильными источниками отличались полной стерильностью (классы 0, 1); к неполным закрепителям молдавского (НЗМ) и парагвайского (НЗС) типа отнесены линии, тестеры которых характеризовались цветением невысокого уровня (классы 2, 3). Восстановителями фертильности молдавского (ВМ) и парагвайского (ВС) типа считали линии, потомства которых отличали цветением высокого уровня (классы 4, 5).

Результаты и их обсуждение. Тесткроссные гибриды, полученные от скрещивания стерильных тестеров Милена М, Мадонна М и Круча М с самоопыленными линиями KB 201, KB 315, С 255, ДК 22/325, KB 202, KB 276, СП 75/15-1, СП 75/15-4, СП 75/15-2, ДС 257/85-0, ДС 257/85-2, характеризовались полной стерильностью (классы 0, 1) (табл. 1).

1. Реакция самоопыленных линий кукурузы на «М» тип ЦМС (2017–2018 гг.)

1. Response of self-pollinated maize lines on “M” type CMS (2017–2018)

Линия	Тестер			Классификация линий по реакции на «М» тип ЦМС
	Милена М	Мадонна М	Круча М	
KB 201	с (0)	с (0)	с (0, 1)	ЗМ
FC 18 A	ф (4, 5)	ф (5)	ф (4, 5)	ВМ
Ух 719	с (0, 1)	с (0)	с, чф, ф (0–5)	ЗМ, НЗМ, ВМ
RD 12	с (0)	с, чф (0, 2)	с (0)	ЗМ
KB 315	с (0)	с (0)	с (0)	НЗМ
TVA 308	с (0)	с (0)	с (0)	ЗМ
T 22 A	ф (5)	ф (4, 5)	ф (4, 5)	ВМ
ГС 36	с, чф (1, 2)	с, чф (1–3)	с, чф, ф (1–4)	ЗМ, НЗМ, ВМ
С 255	с (0)	с (0)	с (0)	ЗМ
PLS 61	с (0)	с, чф (0–3)	с, чф (0, 1, 2)	НЗМ
ДК 22/325	с (0)	с (0)	с (0)	ЗМ
KB 202	с (0)	с (0)	с (0, 1)	ЗМ
KB 276	с (0)	с (0, 1)	с, чф (0, 1, 2)	НЗМ
СП 75/15-5	с (0)	с (0, 1)	с (0, 1, 2)	НЗМ
СП 75/15	с (0)	с (0, 1)	с, чф (0, 2)	НЗМ
СП 75/15-1	с (0)	с (0, 1)	с (0)	ЗМ
СП 75/15-4	с (0, 1)	с (0, 1)	с (0)	ЗМ
СП 75/15-2	с (0)	с (0, 1)	с (0, 1)	ЗМ
СП 75/15-3	с, чф (0, 2)	с (0, 1)	с (0)	НЗМ
ДС 768/83-3	ф (5)	ф (5)	ф (5)	ВМ
ДС 768/83-4	ф (5)	ф (5)	ф (4, 5)	ВМ
ДС 768/85	ф (4, 5)	чф, ф (2–5)	ф, чф (3–5)	ВМ
ДС 768/85-5	ф, чф (3–5)	ф, чф (2–5)	ф, чф (3–5)	ВМ
ДС 257/85-0	с (0)	с (0)	с (0)	ЗМ
ДС 257/85-2	с (0)	с (0)	с (0)	ЗМ
ДС 257/85-3	с (0)	с, чф (0–2)	с (0)	НЗМ

Примечание: 1, 2, 3, 4, 5 – классы по шкале Гонтаровского; с – стерильные; ф – фертильные; чф – частично фертильные.

Такие результаты позволяют классифицировать перечисленные линии как закрепители стерильности «М» типа ЦМС, у которых ген – восстановитель фертильности «М» типа ЦМС (rf3) представлен в рецессивном состоянии. Учитывая, что полная стерильность отмечена в скрещивании со всеми тестерами, не вызывают сомнения надежность и полнота закрепительной способности линий. Они могут быть использованы в качестве естественных закрепителей стерильности, в частности в трехлинейных гибридах в качестве одного из компонентов материнской формы. Создание стерильных аналогов таких линий не сопряжено с какими-либо сложностями.

Другая группа линий (RD 12, PLS 61, KB 276, СП 75/15-5, СП 75/15-3, ДС 257/85-3) имела различия в характере цветения метелок в зависимости от комбинации скрещивания от полной стерильности (классы 0, 1) до частичной фертильности невысокого уровня (класс 2). Они классифицированы как неполные закрепители стерильности молдавского типа ЦМС, ген восстановления фертильности (rf3) у них в рецессивном состоянии. Например, самоопыленная линия KB 276 имела полностью стерильное потомство (классы 0, 1) в скрещивании с тестерами Милена М и Мадонна М, однако в потомстве от скрещивания с тестером Круча М встречаются частично фертильные растения (класс 2). Различия по полноте закрепительной способности может быть объяснено наличием или отсутствием генов-модификаторов.

Реакция таких линий в стерильной цитоплазме должна проверяться в каждой конкретной комбинации скрещивания. Решение о возможности использования в качестве естественного закрепителя стерильности принимается для каждой комбинации отдельно. Создание стерильных аналогов может быть сопряжено со сложностями: необходимо первоначально создавать аналог – закрепитель стерильности, а затем с его участием – стерильный аналог.

Самоопыленные линии FC 18A, T 22A, ДС 768/83-3, ДС 768/83-4 в скрещиваниях со всеми источниками стерильности имели фертильное потомство высокого уровня (классы 4, 5). Они имеют ген – восстановитель

фертильности в доминантном состоянии (Rf3), относятся к естественным восстановителям фертильности молдавского типа ЦМС и будут восстанавливать нормальное цветение в любой комбинации скрещивания. Они представляют наибольшую практическую ценность при создании гибридов кукурузы на стерильной основе и могут быть использованы непосредственно в качестве естественных восстановителей фертильности, в частности в трехлинейных гибридах как отцовские формы.

Тесткроссы самоопыленных линий ДС 768/85 и ДС 768/85-5 имеют растения с полностью восстановленной фертильностью (классы 4, 5) и не полностью (классы 2, 3), что объясняется отсутствием дополнительных генов-модификаторов, усиливающих действие основного гена Rf3.

Поведение линий Ух 719 и ГС 36 в стерильной цитоплазме молдавского типа ЦМС принципиально отличается от других линий. В скрещивании с одним и тем же источником стерильности, например Круча М, в потомстве присутствуют полностью стерильные растения (классы 0, 1) и растения с высоким уровнем фертильности (классы 4, 5). Это возможно лишь в том случае, если линии неоднородны по генам – восстановителям фертильности, имеются растения, в генотипе которых представлен ген Rf3 в доминантном состоянии и рецессивном (rf3). Следовательно, необходимо продолжить самоопыление этих линий для разделения на подлинии – естественные закрепители и восстановители фертильности.

Среди 23 самоопыленных линий, изучаемых по реакции на «С» тип ЦМС, 10 линий оказались закрепителями стерильности: Ух 719, ГС 36, СП7/15-5, СП 75/15, ДС 768/83-3, ДС 768/85-4, ДС 768/85, ДС 257/85-0, ДС 257/85-2, ДС 257/85-3. При скрещивании их с источниками стерильности Исток С, Нимфа С, Мальвина С получены тесткроссы, характеризующиеся полной стерильностью (класс 0). В гибридных комбинациях такие линии целесообразно использовать в качестве материнских форм, поскольку несложно создать их стерильные аналоги (табл. 2).

2. Реакция самоопыленных линий кукурузы на «С» тип ЦМС (2017–2018 гг.)

2. Response of self-pollinated maize lines on “C” type CMS (2017–2018)

Линия	Тестер			Классификация линий по реакции на «С» тип ЦМС
	Исток С	Нимфа С	Мальвина С	
KB 201	чф (2)	с, чф (0–3)	чф (2, 3)	НЗС
FC 18 A	с, ф (0, 5)	с, чф (0, 2)	чф, ф (2–5)	ЗС, НЗС, ВС
Ух 719	с (0)	с (0)	с (0)	ЗС
С 13	с (0, 1)	ф (5)	ф (4)	ВС
KB 315	ф (5)	ф (4, 5)	ф, чф (2–5)	ВС
Т 22 А	ф (5)	ф (4, 5)	ф (4, 5)	ВС
ГС 36	с (0)	с (0, 1)	с (0)	ЗС
С 255	с (0, 1)	с (0, 1)	с, чф (0, 3)	НЗС
PLS 61	ф (5)	ф (5)	ф (5)	ВС
ДК 22/325	ф (5)	ф (5)	ф (5)	ВС
СП 75/15-5	с (0)	с (0)	с (0)	ЗС
СП 75/15	с (0)	с (0)	с (0)	ЗС
СП 75/15-1	чф (0, 2)	чф (0, 2)	с, чф (0–3)	НЗС
СП 75/15-4	ф, чф (3, 5)	ф, чф (2–4)	ф, чф (3, 4)	ВС
ДС 768/85-3	с (0)	с (0)	с (0)	ЗС
ДС 768/85	с (0)	с (0)	с (0)	ЗС
ДС 768/85	с (0)	с (0)	с (0)	ЗС
ДС 257/85-0	с (0)	с (0)	с (0)	ЗС
ДС 257/85-2	с (0)	с (0)	с (0)	ЗС
ДС 257/85-3	с (0)	с (0)	с (0)	ЗС
СП 56/57	с, ф, чф (0–5)	чф, ф (3, 4)	ф (4, 5)	ВС
СП 56/57-2	чф, ф (2–4)	ф (4, 5)	ф, чф (3–5)	ВС
СП 56/57-3	с, ф (0–5)	чф, ф (3, 4)	ф, чф (3–5)	ЗС, НЗС, ВС

Примечание: 1, 2, 3, 4, 5 – классы по шкале Гонтаровского; с – стерильные; ф – фертильные; чф – частично фертильные.

К неполным закрепителям стерильности отнесены линии KB 201, С 255 и СП 75/15-1. Потомства от скрещивания со стерильными тестерами характеризовались полной стерильностью (класс 0) или частичной фертильностью (классы 2, 3), что объясняется сложной природой генетического контроля «С» типа ЦМС. Наличие или отсутствие в доминантном состоянии комплементарных генов Rf4, Rf5, Rf6 влияло на полноту стерильности.

Самоопыленные линии Т 22 А, PLS 61, ДК 22/325 имели фертильное потомство высокого уровня (классы 4, 5) от скрещиваний со всеми тестерами, то есть в генотипе этих потомств представлены все три гена – восстановителя «С» типа стерильности в доминантном состоянии (Rf4, Rf5, Rf6). Они относятся к константным восстановителям фертильности «С» типа ЦМС. Можем предположить, что в скрещивании с любыми другими формами, имеющими стерильную цитоплазму «С» типа, будет происходить полное восстановление фертильности. Линии Т 22 А, PLS 61, ДК 22/325 представляют наибольшую ценность при переводе гибридов кукурузы на стерильную основу и могут использоваться в качестве естественных восстановителей «С» типа ЦМС (отцовских форм) в гибридах любой структуры (простых, трехлинейных, двойных межлинейных).

Группа линий С 13, KB 315, СП 75/15-4, СП 56/75-2 характеризовалась варьированием уровня фертильности в зависимости от комбинации скрещивания от полной стерильности (класс 0), например в комбинации Исток С × С 13, до полной фертильности (класс 5) – в комбинации Нимфа С × С 13. Они относятся к варибельным восстановителям «С» типа ЦМС, в генотипе этих линий представлены не все гены-восстановители, полнота восстановления должна быть проверена в каждой конкретной комбинации скрещивания.

Выявлены самоопыленные линии FC 18 А, СП 56/57, СП 56/57–3, растения которых различаются по восстановительной способности, то есть в скрещивании с одним и тем же стерильным тестером получены гибридные растения, полностью стерильные (класс 0) и полностью фертильные (класс 5). Это возможно в том случае, если линии неконстантны по генам – восстановителям фертильности, необходимо продолжить их самоопыление для разделения на подлинии – восстановители и закрепители стерильности «С» типа ЦМС.

Соотношение линий кукурузы различной реакции на «М» тип ЦМС составило: закрепители стерильности – 42%; неполные закрепители стерильности – 27%; восстановители фертильности – 23%; линии, неоднородные по реакции, – 8%. По реакции на «С» тип ЦМС соотношение оказалось следующее: закрепители стерильности – 43%; неполные закрепители стерильности – 13%; восстановители – 31%; неоднородные – 13%. Наиболее многочисленной оказалась группа закрепителей стерильности, что свидетельствует о большей частоте встречаемости их в природе.

Выводы. Определена реакция линий в конкретной гибридной комбинации и проведена классификация линий, что позволит прогнозировать их поведение в скрещиваниях с другими стерильными источниками. Выделены следующие линии: закрепители, неполные закрепители и восстановители фертильности «М» и «С» типов ЦМС. Использование в гибридизации в качестве тестеров простых стерильных гибридов Милена М, Мадонна М, Круча М, Исток С, Нимфа С, Мальвина С позволило совместить создание новых гибридных комбинаций с оценкой реакции линий кукурузы на «М» и «С» типы ЦМС.

Библиографические ссылки

1. Гонтаровский В. А. Генетическая классификация источников цитоплазматической мужской стерильности у кукурузы // Генетика. 1971. № 9. С. 22–30.
2. Кривошеев Г. Я. Реакция самоопыленных линий кукурузы на ЦМС молдавского «М» и «С» типов // Технология, селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур: сб. статей Азово-Черноморского инженерного института. Зерноград, 2004. С. 60–61.
3. Кукуруза. Современная технология возделывания / под ред. академика РАСХН В. С. Сотченко. М.: РосАгроХим, 2009. 127 с.
4. Югенхеймер Р. У. Кукуруза: улучшение сортов, производство семян, использование. М.: Колос, 1979. 519 с.

References

1. Gontarovskij V. A. Geneticheskaya klassifikaciya istochnikov citoplazmaticheskoy muzhskoj steril'nosti u kukuruzy [Genetic classification of cytoplasmic male sterility sources in maize] // Genetika. 1971. № 9. S. 22–30.
2. Krivosheev G. Ya. Reakciya samoopylennyh linij kukuruzy na CMS moldavskogo "M" i "S" tipov [Response of self-pollinated maize lines to Moldovan CMS and "C" types] // Tekhnologiya, selekciya i semenovodstvo sel'skohozyajstvennyh kul'tur: sbornik statej Azovo-Chernomorskogo inzhenernogo instituta. Zernograd, 2004. S. 60–61.
3. Kukuruza. Sovremennaya tekhnologiya vozdel'yvaniya [Maize. Modern cultivation technology] / pod red. akademika RASKHN V. S. Sotchenko. M.: RosAgroHim, 2009. 127 s.
4. Yugenhejmer R. U. Kukuruza: uluchshenie sortov, proizvodstvo semyan, ispol'zovanie [Maize: improvement of varieties, seed production, use]. M.: Kolos, 1979. 519 s.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.