

УДК 633.15:633.52

КОМБІНАЦІЙНА ЗДАТНІСТЬ ІНБРЕДНИХ ЛІНІЙ КУКУРУДЗИ (*ZEA MAIZE L.*)

М.М. ФЕДЬКО - кандидат с.-г. н.,
Н.А. БОЖЕНКО - кандидат с.-г. н.,
О.Р. ЮХИМОВИЧ

Інститут сільського господарства степової зони НААН

О.О. ГАВРЮШЕНКО

Дніпропетровський державний аграрний університет

Постановка проблеми. Сучасна селекція гібридів кукурудзи базується на використанні ефекту гетерозису, що виникає при певному рівні гетерозиготності і сприятливому сполученні компонентів схрещування, які мають властивість давати максимальний приріст показників ознак у гібридів в порівнянні з батьківськими формами. Ця властивість має назву – комбінаційна здатність. Оцінка комбінаційної здатності стала необхідним і основним елементом при визначенні селекційної цінності вихідного матеріалу у гетерозисній селекції.

Стан вивчення проблеми. Комбінаційна здатність інбредної лінії може бути виражена двома величинами: перша – загальна (ЗКЗ), яка характеризується середнім рівнем гетерозису при схрещуванні з будь-якими іншими генотипами, друга – специфічна (СКЗ) однієї використаної батьківської форми по відношенню до другої [1]. Дві форми комбінаційної здатності відрізняються за своєю генетичною основою. Вважають, що ЗКЗ визначається адитивними спадковими факторами, а в основі СКЗ лежать епістаз, домінування і наддомінування [2]. Як повідомляє А. R. Hallauer [3], проблеми, зв'язані з домінуванням та наддомінуванням, як генетичної основи гетерозису, розглядалися селекціонерами ще в 50-х роках минулого століття, а з 90-х більше уваги приділяється визначенню ролі епістазу. Хоч широкі дослідження цих питань проводяться більш ніж 50 років, категоричних відповідей на них немає.

Є очевидним, що для кількісних ознак, таких як урожайність, ефекти епістазу мають бути присутні через велику кількість локусів, задіяних для їх вираження [3]. Оцінки відносної важливості варіанс епістазу до адитивності і варіансам домінування згідно деяких авторів були взагалі безрезультатні [4,5]. Однак, неспроможність оцінювати генетичні компоненти варіанси епістазу у кукурудзи не доводить те, що ефекти епістазу або відсутні, або незначні в успадкуванні кількісних ознак. Є численні свідчення наявності ефектів епістазу [6,7]. Тому є розумним прийняти положення, що через число генів, які задіяні у прояві кількісних ознак, ефекти

епістазу могли б бути настільки ж важливі як і ефекти домінування та адитивності.

Тривалі дебати з приводу механізму дії генів при гетерозисі продовжувались протягом усього минулого століття. Хоча селекціонери кукурудзи брали в них активну участь, дебати були в значній мірі академічними [8]. К. R. Lamkey і J. W. Edwards вказують: «Розмови про тип дії гена, керуючого гетерозисом, були стимулом для більшої частини досліджень кількісної генетики, що проводились з 1940-х років» [9]. На думку А. F. Troyer [8], для селекціонерів кукурудзи більш зрозуміліша і корисніша є стара первинна гетерозиготна теорія разом з історією кукурудзи і еволюцією її адаптивності.

Поряд з вивченням генетичної природи комбінаційної здатності не менш актуальним є питання вибору методів її оцінки. Один з найбільш простих з них є визначення комбінаційної здатності оснований на оцінці *per se* самих батьківських ліній. Його надійність залежить від того, наскільки високою є кореляція між урожайністю самозапилених ліній і їх тесткросами [1]. Деякі автори після проведення досліджень в цьому напрямі отримали порівняно невисокі коефіцієнти кореляції (до 0,247) між урожайністю ліній *per se* і їх комбінаційною здатністю в гібридах [10]. Проводились моделювання ситуацій з використанням споріднених та неспоріднених тестерів до аналізуючих ліній [11], але кореляції завжди були дещо вищі при використанні неспоріднених тестерів, хоча і в цих випадках коефіцієнти кореляції не перевищували 0,5. Тому, для отримання необхідних даних про комбінаційну здатність ліній найбільш надійним шляхом є схрещування з наступним випробуванням гібридного потомства [12]. При цьому вимірником комбінаційної здатності, як правило, виступає урожайність зерна гібридів, тому що це найбільш практично важлива ознака. Проте на жаль не завжди вдається всебічно оцінити вихідний матеріал за одним, хоч і найважливішим показником.

Мета і завдання. Метою нашого дослідження було визначення комбінаційної здатності інбредних ліній кукурудзи за різними морфо-біологічними ознаками, виявлення кореляційних взаємозв'язків між оцінками *per se* самозапилених ліній та їх комбінаційною здатністю і вивчення характеру успадкування визначених ознак.

Методика досліджень. Дослідження проводилися у дослідному господарстві „Дніпро” Інституту сільського господарства степової зони НААН України у 2005-2006 рр. Вихідним матеріалом були елітні інбредні лінії кукурудзи середньостиглої та середньопізньої групи стиглості генетичних плазм BSSS, Lancaster C103, Lancaster Oh43 і Iodent. Розмір ділянок складав 4,9 м², повторність – триразова з рендомізацією за повтореннями. Густота стояння рослин формувалась у фазі 4-5

листіків. Фенологічні та біометричні спостереження виконувалися у контрольному розсаднику при густоті стояння 40 та 60 тисяч рослин/га.

Досліди проводились згідно з “Методикою державного сортовипробування сільськогосподарських культур” (2001) та “Методическими рекомендаціями по проведению полевых опытов с кукурузой” (1980). Визначали статистичну достовірність експериментальних даних (за Б.А. Доспеховим, 1985), параметри варіювання і коефіцієнт кореляції (згідно методики Г. Ф. Лакина, 1990) та оцінка параметрів комбінаційної здатності в системі неповних тесткросних схрещувань (за методикою Г. К. Дремлюк, В. Ф. Герасименко, 1991).

Погодні умови 2005 р. були в цілому сприятливі для кукурудзи і відзначалися помірною температурою повітря та нерівномірним розподілом опадів на протязі вегетації кукурудзи. Проте, період інтенсивного водоспоживання характеризувався підвищеною кількістю опадів. Більш стресовим був 2006 р., з посушливими умовами в період наливу зерна. З середини липня бездощовий період тривав майже 50 днів. В цей період випало лише 1,3 % середньобогаторічної норми опадів.

Результати досліджень та їх обговорення. Найбільш сприятливі умови для вирощування інбредних ліній кукурудзи спостерігались у 2005 р. Середня врожайність ліній кукурудзи у цей рік сягала 5,86 т/га при густоті стояння рослин 60 тис./га, а середня збиральна вологість була найнижчою (18,2 %) (табл. 1).

Таблиця 1 – Врожайність та збиральна вологість зерна інбредних ліній кукурудзи у різних умовах вирощування, 2005-2006 рр.

Генетична плазма	Назва ліній	Урожайність зерна, т/га				Збиральна вологість зерна, %			
		2005 р.		2006 р.		2005 р.		2006 р.	
		40 тис./га	60 тис./га	40 тис./га	60 тис./га	40 тис./га	60 тис./га	40 тис./га	60 тис./га
BSSS	ДК507	5,67	6,02	2,79	3,05	17,8	17,4	23,3	25,9
	ДК377	5,47	5,95	2,49	2,80	17,9	17,5	26,5	23,2
	ДК146/527	6,32	7,10	2,99	3,12	20,9	21,0	41,1	38,5
Lancaster C103	ДК633	6,83	6,29	4,07	3,86	18,5	18,8	27,2	27,0
	ДК633/503	2,23	2,62	1,87	2,32	20,1	19,5	31,0	22,5
	ДК3070	4,70	5,56	2,47	2,95	18,0	18,5	22,1	21,1
Lancaster Oh43	ДК427	3,27	3,60	1,83	1,76	17,3	17,1	23,7	24,3
	ДК421	5,36	5,71	4,22	5,70	17,7	18,1	22,5	29,7
	ДК416	5,55	6,85	2,97	3,22	19,6	19,0	38,1	26,3
Iodent	ДК411	5,38	6,69	2,38	2,77	17,4	17,0	25,2	24,1
	ДК205/710	6,23	7,16	3,55	4,34	18,0	18,2	28,6	21,6
	ДК277-10	5,50	6,72	4,01	4,57	16,6	16,7	20,5	20,5
Середнє		5,21	5,86	2,97	3,37	18,3	18,2	27,5	25,4
HIP ₀₅		1,00	1,33	0,99	0,92	1,1	1,3	3,3	2,8

Випуск 57

Найкращими лініями за продуктивністю виявилися представники гетерозисної групи Iodent, з середнім показником за два роки 3,97 т/га. Максимальна середня урожайність відзначена у лінії ДК205/710 – 4,21 т/га. Представники плазми Lancaster C103 характеризувались найнижчим середнім рівнем урожайності – 3,05 т/га. Лише у лінії ДК633 цей показник був досить високим – 4,06 т/га.

Найбільш стабільною за врожайністю зерна виявилася лінія ДК421, коливання якої за роки досліджень було у межах 10,4 % (0,58 т/га), що вказує, перш за все, на її екологічну пластичність. Максимальним варіюванням продуктивності відзначилися лінії ДК411 та ДК146/527, в яких зниження урожайності у посушливому 2006 р. склало 57,4 % (3,46 т/га) та 54,5 % (3,65 т/га) відповідно, порівняно з сприятливим 2005 р.

Мінімальну вологість зерна при збиранні у наших дослідженнях було зафіксовано у ліній геноплазми Iodent у середньому 21,0 %. Причому, у лінії ДК277-10 цей показник був найнижчим (19,9 %) серед вивчених зразків. Низькою вологістю зерна відзначилася також лінія ДК427 зародкової плазми Lancaster Oh43 – 20,4 %. Максимальний вміст води в зерні спостерігався у ліній ДК146/527 (32,5 %) та ДК633/503 (26,0 %).

Виявлений суттєвий вплив умов року на збиральну вологість зерна. Так, у стресовому 2006 р. порівняно з сприятливим 2005 р., відмічено збільшення цього показника в середньому на 8,2 %. Найбільший приріст її абсолютних значень спостерігався у ліній генплазми BSSS (на рівні 11,0 %), а високою стабільністю середньопопуляційних значень вологості зерна характеризувались лінії споріднені з плазмою Lancaster C103.

На підвищення густоти стояння рослин більшість ліній відреагували зменшенням збиральної волості – в середньому на 2,5 %. Лінія ДК421, єдина з вивчених, реагувала на загущення підвищенням рівня вологості зерна на 0,4 та 7,2 % відповідно у 2005-2006 рр.

Наступним етапом наших досліджень було визначення комбінаційної здатності ліній за основними господарсько-цінними та морфо-біологічними показниками. Всі вихідні лінії були протестовані за системою топ крос з використанням 9 інбредних тест кросів для кожної групи ліній. Всі одержані оцінки ефектів загальної комбінаційної здатності (ЗКЗ) були розділені на три класи. До першого класу ввійшли лінії, оцінки ЗКЗ яких були достовірно вище середньої; до другого – з оцінками ЗКЗ, що достовірно не відрізняється від середньої; до третього – з оцінками ЗКЗ з достовірно нижчими середньої.

Найвищим рівнем комбінаційної здатності за ознакою “урожайність зерна” характеризувались лінії генетичної плазми Lancaster C103 (табл. 2). Представники цієї зародкової плазми, в

умовах обох років випробування та за різних густот стояння рослин, мали достовірні стабільно високі значення ефектів ЗКЗ, особливо лінія ДК633.

Таблиця 2 – Оцінки ефектів загальної комбінаційної здатності інбредних ліній кукурудзи, (g_i)

Гене-тична плазма	Назва ліній	Урожайність зерна, т/га				Збиральна вологість зерна, %			
		2005 р.		2006 р.		2005 р.		2006 р.	
		40 тис./га	60 тис./га	40 тис./га	60 тис./га	40 тис./га	60 тис./га	40 тис./га	60 тис./га
BSSS	ДК507	-0,15 ^{2§}	-0,28 ²	-0,33 ³	-0,15 ^{2*}	-0,24 ^{3*}	-0,35 ³	-0,13 ²	-0,23 ²
	ДК377	0,44 ¹	-0,23 ²	-0,33 ³	0,44 ¹	0,62 ¹	0,41 ¹	1,00 ¹	0,74 ¹
	ДК146/527	0,20 ²	-0,35 ³	-0,05 ²	0,20 ²	1,01 ¹	0,81 ¹	1,79 ¹	1,32 ¹
Lancaster C103	ДК633	0,46 ¹	0,43 ¹	0,48 ¹	0,46 ¹	0,04 ²	0,25 ²	-0,64 ³	-0,64 ²
	ДК633/503	0,10 ²	0,17 ²	0,10 ²	0,10 ²	0,95 ¹	1,29 ¹	3,35 ¹	5,09 ¹
	ДК3070	0,19 ²	0,36 ¹	0,42 ¹	0,19 ²	-0,32 ³	-0,04 ²	-1,61 ³	-1,15 ³
Lancaster Oh43	ДК427	-0,71 ³	-0,55 ³	-0,29 ³	-0,71 ³	-0,95 ³	-0,91 ³	-1,78 ³	-1,71 ³
	ДК421	-0,35 ³	-0,22 ²	-0,06 ²	-0,35 ³	-0,42 ³	-0,33 ³	-0,48 ²	-0,79 ³
	ДК416	-0,33 ³	-0,01 ²	0,38 ¹	-0,33 ³	0,79 ¹	0,85 ¹	1,04 ¹	0,39 ²
Iodent	ДК411	0,33 ¹	0,96 ¹	0,13 ²	0,33 ¹	-0,13 ²	-0,32 ³	-0,19 ²	-0,78 ³
	ДК205/710	0,13 ²	0,03 ²	-0,06 ²	0,13 ²	-0,23 ²	-0,32 ³	-0,62 ³	-0,67 ³
	ДК277-10	-0,31 ³	-0,30 ³	-0,40 ³	-0,31 ³	-1,14 ³	-1,36 ³	-1,71 ³	-1,58 ³
HIP _{05 g(i)}		0,23	0,30	0,21	0,20	0,24	0,29	0,62	0,67
HIP _{05 (g(i)-g(i))}		0,34	0,44	0,30	0,30	0,36	0,44	0,92	0,99

Примітка: § – вказані класи значень ЗКЗ відносно середнього по досліді. Достовірно у межах HIP₀₅.

Нестабільними оцінками ЗКЗ характеризуються представники генетичної плазми BSSS. Вони виявились нестійкими до стресових умов і знизили ефекти ЗКЗ як при їх погіршенні у 2006 р., так і при підвищенні густоти стояння рослин до 60 тис. рослин/га.

Лінія ДК411, зародкової плазми Iodent, характеризувалась подібною реакцією на умови року за значеннями ефектів ЗКЗ. Маючи одні з найвищих оцінок у 2005 р. – 0,33 і 0,96 т/га відповідно при 40 і 60 тис./га, вона знизилась до другого класу значень у 2006 р. (0,13 і -0,04 т/га відповідно). Решта ліній цієї генетичної групи ДК205/710 та ДК277-10 мали досить стабільні оцінки ефектів ЗКЗ як за роками, так і за густотами.

За показником „збиральна вологість зерна” серед інбредних ліній, що вивчались, одними з найкращих були представники генетичної плазми Iodent. Окремо слід виділити лінію ДК277-10, яка за два роки випробування, мала достовірно низькі оцінки ефектів ЗКЗ.

На досліджувану ознаку впливали як генотип ліній, так і умови вирощування, в т. ч. густина стояння рослин. Зокрема, лінія ДК411 знизилася оцінки ефектів ЗКЗ при збільшенні густоти стояння рослин від 40 до 60 тис./га з -0,13 % до -0,32 % у 2005 р. та з -0,19 % до -0,78 % у 2006 р. відповідно. Лінія ДК205/710 цієї ж плазми тільки в умовах 2005 р. зменшила цей показник з -0,23 % до -0,32 % при загущенні.

Подібно варіювали оцінки ефектів ЗКЗ у ліній ДК421 та ДК416 зародкової плазми Lancaster Oh43. Тобто вологість зерна їх тескросів знижувалась при погіршенні умов розвитку. З представників даної гетерозисної групи слід виділити лінії ДК427 та ДК421, які мали низькі оцінки ЗКЗ відносно ознаки „вологість зерна” в обидва роки випробування. Тому, при створенні гібридів з низькою вологістю зерна найбільш доцільно використовувати саме дані самозапилени лінії.

Максимальні значення оцінок ЗКЗ стосовно даної ознаки мали лінії ДК377, ДК146/527, ДК633/503 та ДК416, які відносяться до різних гетерозисних груп, але мають схожі закономірності наслідування вологості зерна у гібридах. Зокрема, поєднання високих оцінок ЗКЗ та порівняно низьких варіанс СКЗ у цих ліній вказує на те, що всі гібриди, створені за їх участю, будуть мати підвищену збиральну вологість зерна. Загалом, можна зробити висновок, що на детермінацію оцінок ефектів ЗКЗ за даною ознакою, генотип мав первинне значення, а агрокліматичні умови вторинне.

Науковцями різних установ ведуться постійні пошуки побічних ознак, пов'язаних з визначенням комбінаційної здатності за основними ознаками за допомогою побічних показників. Найбільш простим та доступним методом є визначення її за оцінками *per se* інбредних ліній.

В своїх дослідженнях ми провели кореляційний аналіз між основними морфо-біологічними ознаками та їх оцінками комбінаційної здатності. Найвищі коефіцієнти кореляції ми отримали між оцінками *per se* та ефектами ЗКЗ самозапилених ліній за ознаками „вологість зерна” і „висота прикріплення качана”, вони були достовірно високими незалежно від умов року та густот стояння рослин – у межах 0,49...0,94 (табл.3). Це свідчить, про високу генетичну обумовленість даних ознак, а також про можливий цілеспрямований добір за збиральною вологістю зерна та висотою прикріплення качана у інбредних поколіннях з високим ступенем гарантування успадкування цих показників гібридами.

Також виявлені стійкі кореляції між оцінками ліній *per se* за висотою прикріплення качана та оцінками ефектів ЗКЗ ліній за ознакою „збиральна вологість зерна”. Коефіцієнт взаємозв'язку коливався в межах $r = 0,56-0,75$. Тобто, вивчені інбредні лінії з

низьким прикріпленням качана з вірогідністю $\approx 60-70\%$ давали гібриди з пониженою вологістю зерна.

Слід зазначити, що стабільних високих кореляційних зв'язків за ознакою „врожайність зерна” та „висота рослин” у наших дослідженнях не відзначено. Щоправда, висота рослин ліній при оцінці per se в умовах 2005 р., порівняно тісно корелювала ($P=0,05$) з оцінками ЗКЗ ліній за ознаками „вологість зерна” та „висота прикріплення качана” ($r = 0,59-0,72$).

Таблиця 3 – Коефіцієнти кореляції між оцінками per se та ефектами ЗКЗ інбредних ліній кукурудзи за різними ознаками

Показники		Рік	Ефекти ЗКЗ							
			Врожайність зерна		Збиральна вологість зерна		Висота прикріплення качана		Висота рослин	
			2005 р.	2006 р.	2005 р.	2006 р.	2005 р.	2006 р.	2005 р.	2006 р.
Оцінка per se	Врожайність зерна	2005	0,09... -0,37	0,07... 0,36	0,01... 0,17	-0,24... -0,47	-0,18... -0,37	0,03... -0,18	-0,61... -0,75*	-0,30... -0,49
		2006	0,02... -0,07	0,02... 0,19	-0,29... -0,30	-0,28... -0,4	-0,30... -0,37	-0,18... -0,30	-0,59... -0,63*	-0,30... -0,54
	Збиральна вологість зерна	2005	0,01... 0,29	0,18... 0,47	0,76... 0,90*	0,60... 0,81*	0,43... 0,45	0,44... 0,49	0,22... 0,36	0,29... 0,48
		2006	-0,08... -0,16	0,15... 0,28	0,53... 0,74*	0,49... 0,66*	-0,17... -0,05	0,03... -0,09	-0,01... -0,28	0,12... 0,25
	Висота прикріплення качана	2005	0,31... 0,77*	0,22... 0,38	0,56... 0,72*	0,60... 0,66*	0,79... 0,87*	0,78... 0,89*	0,21... 0,34	-0,15... 0,25
		2006	0,20... 0,74*	0,11... 0,23	0,65... 0,72*	0,65... 0,75*	0,85... 0,91*	0,88... 0,94*	0,20... 0,47	0,09... 0,32
	Висота рослин	2005	0,25... 0,69*	0,11... 0,40	0,61... 0,71*	0,59... 0,61*	0,67... 0,70*	0,69... 0,72*	0,17... 0,39	0,08... 0,34
		2006	0,12... 0,37	0,14... 0,48	0,32... 0,43	0,26... 0,40	0,43... 0,55	0,41... 0,51	0,08... 0,31	0,02... 0,34

Примітка: * - достовірно при 5 % рівні значущості;

Висновки. В результаті проведених досліджень було виявлено, що прогнозування або визначення комбінаційної здатності інбредних ліній кукурудзи за оцінками per se можливий лише за ознаками „збиральна вологість зерна” та „висота прикріплення качана”. Також було встановлено, що вивчення та прогнозування комбінаційної здатності інбредних ліній кукурудзи за ознакою „врожайність зерна” за оцінками per se не можливе, а самим надійним методом залишається випробування тестерних гібридів.

Виділено самозапилені лінії кукурудзи ДК411 (плазма Iodent), ДК633 та ДК3070 (плазми Lancaster C103), які мали високі значення ефектів комбінаційної здатності за основними морфо-біологічними та господарсько-цінними ознаками і рекомендовані до включення їх у подальший селекційний процес.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Тарутина Л. А. Взаимодействие генов при гетерозисе / Л. А. Тарутина, Л. В. Хотылева. – Мн. : Навука і техника, 1990. – 173 с.
2. Sprague G. F. General v.s. specific combining ability in single crosses of corn / G. F. Sprague, L. A. Tatum // *Agron. J.*, – 1942. – V. 34. – P. 923–932.
3. Hallauer A. R. History, contribution, and future of quantitative genetics in plant breeding: Lessons from maize / A. R. Hallauer // *Crop Sci.*, – 2007. – V. 47. – P. S4–S19.
4. Eberhart S. A. Epistatic and other genetic variances in two varieties of maize / S. A. Eberhart, R. H. Moll, H. F. Robinson, C. C. Cockerham // *Crop Sci.*, – 1966. – V.6. – P. 275–280.
5. Wolf D. P. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize / D. P. Wolf, A. R. Hallauer // *Crop Sci.* – 1997. – V. 37. – P. 763–770.
6. Moreno-Gonzalez J. Epistasis in related and unrelated maize hybrids determined by three methods / J. Moreno-Gonzalez, J. W. Dudley // *Crop Sci.* – 1981. – V. 21. – P. 644–651.
7. Melchinger A. E. Epistasis in maize: Genetic effects in crosses among flint and dent inbred lines determined by three methods / A. E. Melchinger, H. H. Geiger, F. W. Schnell // *Theor. Appl. Genet.* – 1986. – V. 72. – P. 231–239.
8. Troyer A. F. Adaptedness and heterosis in corn and mule hybrids / A. F. Troyer // *Crop Sci.*, – 2006. – V. 46. – P. 528–543.
9. Lamkey K. R. Breeding plants and heterosis / K. R. Lamkey, J. W. Edwards // In Robert M. Goodman (ed.) *Encyclopedia of plant and crop science*. Marcel Decker, New York, 2004. – P. 189–192.
10. Hayes H. K. The breeding of improved selfed lines of corn / H. K. Hayes, I. J. Johnson // *Agron. J.*, – 1939. – V. 31. – P. 710–724.
11. Horner E. S. Comparison of selection based on yield of topcross progenies and S2 progenies in maize (*Zea mays* L.) / E. S. Horner, W. H. Chapman, M. C. Lutrick, H. W. Lundy // *Crop. Sci.* – 1969. – V. 9. – P. 539–543.
12. Obaidi M. Family per se response in selfing and selection in maize based on testcross performance: A simulation study / M. Obaidi, B. B. Johnson, L. D. Van Vleck [et al.] // *Crop Sci.* – 1998. – V.38. – P. 367–371.