

ХАРАКТЕРИСТИКА РЕДИПЛОИДНЫХ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ СЕЛЕКЦИИ ВИР ПО КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ И РЕАКЦИИ НА ЦМС

Хатефов Э.Б.^{1*}, Шомахов Б.Р.², Кушхова Р.С.²,
Кудаев Р.А.², Хаширова З.Т.², Гяургиев А.Х.²

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
✉ *haed1967@rambler.ru

² Институт сельского хозяйства – филиал Кабардино-Балкарского научного центра РАН, 360004 Кабардино-Балкарская республика, г. Нальчик, ул. Кирова, 224;
✉ kbniish2007@yandex.ru

Актуальность. Селекция гибридной кукурузы требует постоянного обновления исходного материала. В этой связи к числу приоритетных задач селекции культуры относится расширение спектра генетической изменчивости родительских линий, используемых при создании гетерозисных гибридов. Инновационным подходом для решения этой проблемы является получение редиплоидных линий из тетраплоидной популяции. **Результаты.** Материалом исследования служили 106 редиплоидных линий, которые были созданы с использованием метода разложения популяции триплоидов, полученных от скрещивания растений тетраплоидной популяции с широкой генетической основой и диплоидной линии, с последующим отбором диплоидных форм. В системе скрещиваний с 37 стерильными тестерами различных групп спелости ФАО дана оценка комбинационной способности редиплоидных линий и изучена реакция на ЦМС М- и С-типов. Полевые испытания проведены в условиях степной зоны Кабардино-Балкарии в 2019 году. Выделено 46 линий (43,3%) с комбинационной способностью в диапазоне от сверхвысокой до хорошей и 78 линий (73,6%), закрепляющих признак ЦМС. Среди них 59 линий (55,7%) закрепляли стерильность при ЦМС М-типа, 15 линий (14,1%) – при ЦМС С-типа и 4 линии закрепляли стерильность при обоих типах ЦМС, 16 линий (15,1%) восстанавливали фертильность при ЦМС М-типа, 11 линий (10,4%) – при ЦМС С-типа и одна линия оказалась универсальным восстановителем фертильности пыльцы. Ранжирование по продолжительности мефазного периода «всходы – цветение початков» показало, что большая часть линий, характеризующихся способностью закреплять стерильность или восстанавливать мужскую фертильность при М- и С-типах ЦМС (66,0%), а также комбинационной способностью от сверхвысокой до хорошей (32,6%) находится в группе с продолжительностью периода цветения початков 51-55 дней. По результатам оценки уборочной влажности зерна выделены гибриды ♀(РГС246с × OL213) × ♂92с5986_{2,3}, ♀714М × ♂1/67₁ и ♀714М × ♂92н136₄, со значениями 13,6%, 13,9%, 14,0% соответственно, а максимальными значениями селекционного индекса отличались гибриды ♀714М × ♂1/67₁, ♀(OL563С × KL1392) × ♂92с0653_{2,12} (5,03 и 5,13 соответственно). **Заключение.** Редиплоидные линии кукурузы перспективны для использования в качестве исходного материала для селекции гибридной кукурузы.

Ключевые слова: *Zea mays* L., гибридизация, цитоплазматическая мужская стерильность, тесткроссы, селекционная ценность, селекционно ценные признаки, урожай зерна, влажность зерна.

Прозрачность финансовой деятельности / Financial transparency Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. / The authors have no financial interest in the presented materials or methods. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2019-4-o2>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the author, and his or her employer

Все авторы одобрили рукопись / All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

COMBINING ABILITY AND RESPONSE TO CMS IN REVERSE DIPLOID MAIZE LINES DEVELOPED AT VIR

Khatefov E.B.^{1*}, Shomakhov B.R.², Kushkhova R.S.²,
Kudaev R.A.², Khashirova Z.T.², Gyaurgiev A.Kh.²

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia;
✉ *haed1967@rambler.ru

² Institute of Agriculture - a branch of the Kabardino-Balkarian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 224, Kirova Street, Nalchik 360004, Kabardino-Balkarian Republic;
✉ kbniish2007@yandex.ru

Abstract. Hybrid maize breeding requires constant renewal of the source material. In this regard, broadening of genetic variation in parental lines is one of the primary tasks in heterotic hybrid breeding programs. The use of reverse diploid inbred lines derived from a tetraploid population is considered as an innovative approach to achieve this goal. **Results.** The investigated material comprised 106 reverse diploid (rediploid) inbred lines originating from diploid plants selected in segregating selfed progenies of triploid populations and consequently subjected to inbreeding, while triploid populations resulted from a cross between plants of a tetraploid population with a broad genetic basis and a diploid line. The use of a system of crosses with 37 sterile testers belonging to different FAO maize maturity groups allowed the evaluation of the rediploid lines' combining ability and the response to M and C types of CMS. Field tests were conducted in 2019 in the steppe zone of Kabardino-Balkaria. Forty-six lines (43.3%) with the combining ability ranging from ultra-high to good, and 78 lines (73.6%) maintaining the CMS character were identified. Among them, 59 lines (55.7%) were maintainers for the M type CMS, 15 lines (14.1%) for C type CMS, and 4 lines maintained sterility for both CMS types. Sixteen lines (15.1%) restored pollen fertility of the forms with M type CMS, 11 lines (10.4%) were restorers for the C-type and one line turned out to be a universal restorer for both CMS types. Ranking by the "sprout – flowering of ears" interstage period duration showed that most of the lines (66.0%) with the ability to maintain sterility or restore male fertility of M and C CMS types, as well as with the combining ability from ultrahigh to good (32.6%) fell into the group with the flowering period duration of 51-55 days. According to the results of the harvested grain moisture assessment, the hybrids ♀(РГС246с × OL213) × ♂92с5986_{2,3}, ♀714М × ♂1/67₁ and ♀714М × ♂92н136₄, with the values of 13, 6%, 13.9%, 14.0%, respectively, were identified. The hybrids ♀714М × ♂1/67₁ and ♀(OL563С × KL1392) × ♂92с0653_{2,12} were characterized by the maximum value of the selection index, i.e. 5.03 and 5.13, respectively. **Conclusions.** The results of the studies showed the breeding value of rediploid lines as an initial material for hybrid maize breeding.

Keywords: *Zea mays* L., hybridization, cytoplasmic male sterility, testcrosses, breeding value, important breeding traits, grain yield, grain moisture.

Для цитирования: Хатефов Э.Б., Шомахов Б.Р., Кушхова Р.С., Кудаев Р.А., Хаширова З.Т., Гяургиев А.Х. Характеристика редиплоидных линий кукурузы селекции ВИР по комбинационной способности и реакции на ЦМС. Биотехнология и селекция растений. 2019;2(4):15-23. DOI: 10.30901/2658-6266-2019-4-o2

For citation: Khatefov E.B., Shomakhov B.R., Kushkhova R.S., Kudaev R.A., Khashirova Z.T., Gyaurgiev A.Kh. Combining ability and response to CMS in reverse diploid maize lines developed at VIR. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(4):15-23. (In Russ.) DOI: 10.30901/2658-6266-2019-4-o2

ORCID:

Khatefov E.B. <https://orcid.org/0000-0001-5713-2328>

УДК 575.222.7:635.25/26

Поступила в редакцию: 18.11.2019

Принята к публикации: 25.12.2019

Введение

При создании гибридов кукурузы необходимо постоянно обновлять исходный материал. В этой связи одной из основных задач селекции культуры является расширение спектра генетической изменчивости родительских линий, используемых при создании гетерозисных гибридов. Поэтому поиск новых методов, направленных на расширение генетического разнообразия исходного селекционного материала весьма актуален. Для этого применяются различные методы и подходы, в том числе искусственный мутагенез и полиплоидию. В мейозе тетраплоида гомологичные хромосомы образуют мультивалентные ассоциации в виде квадριвалентов и тривалентов. При этом, происходит кроссинговер между гомологичными участками всех хромосом, вовлеченных в мультивалентную ассоциацию. Число полиморфных вариантов хромосом, возникших в результате кроссинговера в квадριвалентных ассоциациях, характерных для мейоза у тетраплоида, выше, чем у диплоидного организма, у которого кроссинговер происходит в бивалентах (Alberts et al., 1987; Rodionov, 2013). Следовательно, можно ожидать, что диплоидные (редиплоидные) линии, полученные при разложении (редиплоидизации) такой тетраплоидной популяции, будут обладать более высоким уровнем генетического полиморфизма по сравнению с производными простых парных скрещиваний.

Впервые возможность редиплоидизации тетраплоидных геномов кукурузы с использованием гаплоиндукторов была показана Э. Б. Хатефовым и О. А. Шацкой (Khatefov, Shatskaya, 2007). Практическое получение восстановленных диплоидных (редиплоидных) линий кукурузы из тетраплоидных популяций было осуществлено Э.Б. Хатефовым в 2010 г. методом разложения популяций триплоидов, полученных от скрещивания растений тетраплоидной популяции с широкой генетической основой и диплоидной линии, на редиплоидные субпопуляции (Khatefov et al., 2018). Для вовлечения в гибридную селекцию нового исходного селекционного материала необходимо всесторонне изучить его селекционно ценные признаки и, в том числе, комбинационную способность и реакцию на цитоплазматическую мужскую стерильность (ЦМС).

Явление ЦМС нашло широкое применение в селекции и семеноводстве гибридной кукурузы. Она передается потомству в течение неопределенно многих поколений только по материнской линии и поэтому называется цитоплазматической. Признак мужской стерильности растений кукурузы проявляется в фенотипе в виде отсутствия выхода пыльников из мужских цветков на метелке, либо наличия в пыльниках нежизнеспособной пыльцы. В селекционной практике кукурузы описано свыше 130 различных источников ЦМС (Krupnov, 1973; Gorbacheva, 2019) из которых в практической селекции нашли широ-

кое применение техасский (Т), боливийский (Б), как один из аналогов техасского типа, молдавский (М) и си (С), обнаруженный в сорте Charrua из Бразилии (Gontarovskiy, 1980; Beckett, 1971). Различные типы стерильности различаются по фенотипическому проявлению. Контроль признаков стерильности и восстановления фертильности при каждом типе осуществляется разными генами. Для ЦМС Т-типа это гены *Rf1* и *Rf2*, для Б -типа – *Rf1* и *Rfvar*, для М-типа – *Rf3*, для С – три комплементарных доминантных гена *Rf4*, *Rf5* и *Rf6* (Beckett, 1971; Gorbacheva, 2019) при их взаимодействии с митохондрионом, который определяет тип цитоплазмы материнского растения. В настоящее время в практической селекции используется ЦМС М- и С-типа. На территории России с 1990 года Т-тип ЦМС запрещен для использования в семеноводстве гибридной кукурузы из-за его восприимчивости к расе Т *Helminthosporium maydis* Y. Nisik & C.

Селекционная ценность линий для использования в качестве родителей при создании гибридов определяется не только их реакцией на ЦМС, но и комбинационной способностью (Tarutina et al., 1991; Sprague, Tatum, 1942). Комбинационная способность – это свойство линии или сорта давать гетерозисное потомство при скрещивании с разными линиями (или гибридами). Комбинационная способность детерминирована многими генами и имеет градации от очень высокой до низкой. Различают комбинационную способность общую (ОКС) и специфическую (СКС). Влияние аддитивных эффектов генов способствует общей, а специфическая комбинационная способность зависит от доминантных и эпистатических эффектов генов (Sprague, Tatum, 1942; Anashenkov, 2012).

Цель настоящего исследования – определение селекционной ценности редиплоидных линий на основе оценки их комбинационной способности и реакции на М- и С-типы ЦМС в системе тестерных скрещиваний.

Материал и методы

Материалом исследования служили потомства от скрещиваний между 106 редиплоидными линиями селекции ВИР со стерильными тестерами на основе М- и С- типов ЦМС (25 и 12 тестеров соответственно) селекции Всероссийского научно исследовательского института кукурузы, Научного центра зерна им. П. П. Лукьяненко, агрофирмы ОТБОР и Института сельского хозяйства – филиала Кабардино-Балкарского научного центра РАН, относящихся к различным группам спелости по классификации ФАО (Food Agricultural Organization, <http://www.fao.org>, таблица 1). Всего изучены 1152 гибридные комбинации. В качестве стандартов были использованы гибриды F₁ Машук 171 МВ, Р8521, Дарина МВ, Машук 220 МВ, Машук 355 МВ, Краснодарский 291 АМВ, ДКС 5007, Машук 355 МВ, Камила СВ.

Таблица 1. Стерильные линии и гибриды, использованные в качестве тестеров

Table 1. Sterile tester lines and hybrids

№ п/п	Тестер	Группа спелости ФАО	Тип ЦМС	Оригинатор
1	АльфаМ	140	М	ВНИИК
2	RG106M×OL245	150	М	ООО ИПА Отбор
3	МиленаМ	170	М	ВНИИК
4	МадоннаМ	170	М	ВНИИК
5	Мирт М	180	М	ВНИИК
6	703М*	200	М	НЦЗ им.П.П.Лукьяненко
7	OL273M × PH53*	200	М	ООО ИПА Отбор
8	OL273M × 346зМ*	200	М	ООО ИПА Отбор
9	РГС 246С × OL213*	200	С	ООО ИПА Отбор
10	(98с × OL245)*	200	С	ООО ИПА Отбор
11	МальвинаС*	220	С	ВНИИК
12	714М*	220	М	НЦЗ им.П.П.Лукьяненко
13	OL3104M × OL389	250	М	ООО ИПА Отбор
14	OL273M × OL3104зМ	250	М	ООО ИПА Отбор
15	OL3104M × OL213	250	М	ООО ИПА Отбор
16	P346M*	250	М	ООО ИПА Отбор
17	OL273M	250	М	ООО ИПА Отбор
18	A679M × OL320	300	М	ООО ИПА Отбор
19	SSS-2M × OL276	300	М	ООО ИПА Отбор
20	SSS-2M × OL2	300	М	ООО ИПА Отбор
21	МаяМ	350	М	ВНИИК
22	МагнолияС	400	С	ВНИИК
23	OL409M × OL563	400	М	ООО ИПА Отбор
24	OL563C × OLVO3	400	М	ООО ИПА Отбор
25	OL563C × A679зМ	400	М	ООО ИПА Отбор
26	A679M	400	М	ООО ИПА Отбор
27	OL563C × OL510	450	С	ООО ИПА Отбор
28	КалендулаС	450	С	ИСХ КБНЦ РАН
29	OL563C × SMAII*	500	С	ООО ИПА Отбор
30	OL563M × SMAII*	500	М	ООО ИПА Отбор
31	OL563C*	500	С	ООО ИПА Отбор
32	OL703M × OL510	500	С	ООО ИПА Отбор
33	OL563C × KL1392*	500	С	ООО ИПА Отбор
34	OL563C × KL1120	500	С	ООО ИПА Отбор
35	OL703M*	500	М	ООО ИПА Отбор
36	OL563M*	500	М	ООО ИПА Отбор
37	B73C*	600	С	ИСХ КБНЦ РАН

* Тестеры, показавшие в комбинации с редиплоидными линиями высокую комбинационную способность и высокую урожайность гибридного потомства.

Редиплоидные линии были получены в результате размножения потомства триплоидных растений, полученных от скрещивания растений тетраплоидной популяции МРПП-20 и диплоидной раннеспелой линии кукурузы, с последующим инцухтом и выделением из расщепляющегося потомства в F_2 истинных диплоидных генотипов, а также их длительным инцухтом до I_{7-8} . Тетраплоидная популяция МРПП-20 получена методом отбора на повышенную семенную продуктивность початка из тетрапло-

идной популяции, созданной В. С. Щербаком в КНИИСХ им. П. П. Лукьяненко на основе синтетической популяции Synthetic-B, сорта Кубанская сахарная и 1/8 *Zea perennis* Hitch (Khatefov, Scherbak, 2002).

Анализ уровня фертильности пыльцы гибридных растений проводили по 7 бальной шкале, предложенной Г. С. Галеевым (Galeev, 1962), согласно которой:

балл 0 – полная стерильность, пыльники сильно дегенерированы, не содержат жизнеспособной пыльцы и не

выходят из колосков;

балл 1 – в период цветения единичные пыльники (до 12%) выходят из колосков, но они остаются закрытыми;

балл 2 – в период цветения пыльники выходят из колосков (до 25%), но остаются закрытыми;

балл 3 – единичные пыльники открыты и выбрасывают пыльцу, метелка (мужское соцветие) почти вся (до 37%) стерильна;

балл 4 – до 50% пыльников на соцветии нормально развиты, хорошо пылят, образуют много пыльцы;

балл 5 – стерильны единичные пыльники;

балл 6 – все пыльники открыты и пылят, цветение проходит нормально.

Растениям кукурузы с полной стерильностью соответствуют баллы 0, 1, 2. Баллы 3 и 4 характеризуют полустерильные метелки с частично восстановленной фертильностью. Баллы 5 и 6 соответствуют полному восстановлению фертильности.

Исследования проводили на территории Кабардино-Балкарского опорного пункта ВИР в опытно-производственном хозяйстве (ОПХ) «Опытное» при Институте сельского хозяйства – филиале Кабардино-Балкарского (КБР) научного центра РАН в 2019 году. Семена высевали вручную, широкорядным способом (70х35см) по 2 растения в лунке с последующим ручным прореживанием до расчетной густоты стояния растений к уборке в перерасчете на 1 га 72 тыс. шт./га. Учетная площадь делянки – 4,9 м², повторность – двукратная, расположение на участке рандомизировано, число учтенных в каждом варианте растений – 15 шт. Почвенно-климатические условия опыта соответствовали требованиям роста и развития кукурузы (табл. 2). Почвы в степной зоне представлены обыкновенными черноземами (без достаточного увлажнения). Содержание в почве гумуса 3–3,5%, подвижного фосфора 15,6–28,7 мг/кг, обменного калия 200–300 мг/кг (по методу Б.П. Мачигина; Magnitsky, 1972). Реакция почвы слабощелочная (pH 7,6–8,0).

Таблица 2. Метеорологические условия в течение вегетационного периода 2019 г.

Table 2. Meteorological conditions during the growing season in 2019

Месяцы	Осадки по декадам, мм					t° воздуха за месяц, °C						
	I	II	III	всего за месяц	средне-многолетнее	I		II		III		среднее за месяц
						минимум.	максимум	минимум.	максимум	минимум.	максимум	
Апрель	1,5	33,2	15,7	50,4	44	-1,0	21,0	0,5	23,5	-2,0	27,0	23,8
Май	39,1	17,2	16,0	68,9	64	5,5	26,0	10,5	29,0	9,0	32,5	18,8
Июнь	1,2	7,7	20,0	28,9	78	14,0	36,0	15,5	36,0	14,5	38,0	25,9
Июль	6,1	34,4	16,2	56,7	60	13,0	37,0	15,5	33,0	17,0	39,5	25,5
Август	32,3	3,3	4,2	39,8	47	14,5	36,0	12,0	40,0	8,5	39,5	24,9

Фенологические наблюдения и учет урожая ридиплоидных линий кукурузы и их гибридов проводили по методике ВИР (Filev et al., 1980; Shmaraev, Matveeva, 1985), агротехнические мероприятия – согласно методическим указаниям по производству гибридных семян кукурузы (Sotchenko et al., 2019), систематизация групп спелости по шкале ФАО, хозяйственно ценные признаки и их описания даны согласно «Широкому унифицированному классификатору СЭВ вида *Zea mays* L.»

(Kukekov, 1977). Уборочную влажность зерна определяли в период уборки спелых початков влагомером для зерна «ФАУНА-М» в трехкратной повторности. Дисперсионный анализ проведен по методике Б.А. Доспехова (Dospikhov, 1985), оценка комбинационной способности линий по признаку «урожай зерна с делянки» проводилась по методике Г.В. Яковлева (Yakovlev, 1980). Селекционный индекс рассчитывался по методике, предложенной Н.А. Орлянским (Orlyansky, 2004).

Результаты и обсуждение

В результате определения реакции редиплоидных линий на ЦМС выявлены генотипы, способные как полностью, так и частично восстанавливать фертильность пыльцы или закреплять стерильность (табл. 3). Линии с неполной закрепительной и восстановительной способностью (более 70%) были отнесены к линиям с неустановленной реакцией и исключены из общего числа линий, учтенных в опыте. Остальные линии были распре-

делены на 6 групп по длине межфазного периода «всходы – цветение початка» (выход рылец из-под оберток початка). Такой подход к определению времени фазы цветения основан на том, что учесть время цветения метелок и выброса пыльников у стерильных гибридов невозможно. При оценке закрепительной способности в выборку закрепителей стерильности включили только те линии, гибриды с участием которых показали баллы 0 и 1 по шкале Г.С. Галеева (Galeev, 1962), а в число восстановителей стерильности – линии, для которых уровень фертильности гибридов соответствовал баллам 5 и 6.

Таблица 3. Число редиплоидных линий, выделенных по реакции на ЦМС М- и С- типов в тестерных скрещиваниях

Table 3. The number of rediploid lines noted for their response to M and C type CMS in testcrosses

Реакция на тип ЦМС	Продолжительность межфазного периода «всходы - цветение початков», дни						Всего
	до 50	51-55	56-60	61-65	66-70	71-75	
Закрепитель М	1	45	8	2	3	0	59
Закрепитель С	0	7	3	3	0	2	15
Закрепитель У*	0	1	1	1	0	1	4
Восстановитель М	0	10	1	1	3	1	16
Восстановитель С	0	7	1	2	1	0	11
Восстановитель У*	0	0	1	0	0	0	1
Всего линий	1	70	15	9	7	4	106
Всего, %	0,94	66,03	14,15	8,49	6,6	3,8	100

Закрепитель У*-универсальный закрепитель, способный закреплять одновременно ЦМС М- и С-типов.

Восстановитель У*- универсальный восстановитель, способный восстанавливать фертильность при ЦМС М- и С-типов

Линии редиплоидной кукурузы со значениями уровня фертильности от 2 до 4 баллов включительно были отнесены к неполным закрепителям стерильности или неполным восстановителям фертильности. Всего по результатам тестерных скрещиваний было выделено 78 (73,6%) линий, способных закреплять ЦМС М- и С-типов. Среди них 59 линий (66,7% от числа исследованных) оказались закрепителями стерильности М-типа, 15 линий (14,1%) закрепляли стерильность С-типа, а 4 линии (3,8%) оказались закрепителями универсального типа, способными закреплять стерильность обоих типов ЦМС. 28 линий (26,4%) отнесены к восстановителям фертильности. Из них 16 линий восстанавливали мужскую фертильность при ЦМС М-типа, 11 – при ЦМС С-типа и одна линия восстанавливали фертильность при обоих типах ЦМС. Ранжирование линий по продолжительности межфазного периода всходы-цветение початков показало, что значительная часть закрепителей и восстановителей относится к группе с 51-55-дневным периодом, немногим меньше (14,5%) - к 56-60-дневным. 8,5% от числа изученных линий отнесены к 61-65-дневным, 6,6% линий - к 66-70-дневным и у 3,8% линий цветение наступало через 71-75 дней после появления всходов. Продолжительно-

стью межфазного «периода всходы - цветение початка» до 50 дней характеризовалась только одна линия.

Сорок шесть линий характеризовались значениями комбинационной способности от сверхвысокой до хорошей (табл. 4). Ранжирование линий по комбинационной способности осуществлялось по значению превышения урожая зерна над стандартом соответствующей группы спелости ФАО со следующей градацией: хорошая - превышение на 1 значение НСР (наименьшей существенной разности), высокая - на 2 значения НСР и сверхвысокая - на 3 значения НСР. К группе с хорошей комбинационной способностью отнесены 27 (58,7%) линий, к группе с высокой 10 (21,7%) линий и к группе со сверхвысокой - 9 (19,6%) линий. В зависимости от продолжительности межфазного периода всходы-цветение початков линии распределились следующим образом: к группе с 51-55-дневным периодом отнесены 32,6% от числа изученных линий, а к группе с 66-70-дневным периодом - 26,1% линий. По остальным группам значений комбинационной способности и продолжительности межфазного периода всходы-цветение початков линии распределились относительно равномерно, и их доля в каждом классе не превышала 10%.

Таблица 4. Число редиплоидных линий, выделившихся по значениям комбинационной способности в тестерных скрещиваниях

Table 4. The number of rediploid lines grouped according to combining ability values in testcrosses

Тип комбинационной способности	Продолжительность межфазного периода «всходы - цветение початков, дни»						Всего
	до 50	51-55	56-60	61-65	66-70	71-75	
Хорошая	2	9	1	1	12	2	27
Высокая	0	5	1	0	3	1	10
Сверхвысокая	0	1	0	0	7	1	9
Всего линий	2	15	2	1	12	4	46
Всего, %	4,34	32,6	4,34	2,17	26,1	8,69	100

43,4% от числа изученных редиплоидных линий, участвовавших в тестерных скрещиваниях, показали высокие значения урожая зерна (в пересчете на 1 га) при $HCP_{05} = 2,61$ ц/га (табл. 5). Продолжительность периода от всходов до цветения початков в группе лучших по урожаю зерна тесткроссов колебалась от 47 до 61 дней при варьировании значений урожая зерна от 5,47 до 11,14 т/га. Испытанные стандартные гибриды относятся к группам спелости по классификации ФАО от раннеспелой (ФАО 100-200) до среднеспелой (ФАО 302-400), тогда как две гибридные комбинации, полученные в тестерных скрещиваниях ((OL563C × KL1392) × 92c0653₂₋₁₋₂, (OL563M × SMA11) × 1/130₁₋₁), можно отнести к среднепоздней группе с показателем ФАО 401-500. Урожайность стандартов в группе ФАО 100-200 варьирует от 4,10 до 6,73 т/га, тогда как в скрещиваниях с тестерами из этой группы ФАО оно имеет значения в пределах от 5,47 до 7,81 т/га. Для стандартных гибридов, относящихся к группе ФАО 201-300, значения урожая зерна варьируют от 7,05 до 8,25 т/га. Гибриды от скрещиваний

с тестерами из той же группы ФАО характеризуются значениями урожая 6,83-9,63 т/га. Для стандартных гибридов, относящихся к группе ФАО 301-400, урожай зерна составляет от 6,63 до 7,77 т/га, а для гибридов от скрещиваний с тестерами из той же группы ФАО он варьирует в пределах 7,00–11,14 т/га. Во всей группе стандартных гибридов варьирование значения уборочной влажности зерна составляет от 13,4% до 21,3%, тогда как в группе всех тесткроссов оно варьирует от 13,6% до 30,2%. Наименьшая уборочная влажность зерна (до 14%) - один из важнейших показателей качества - отмечена в гибридных комбинациях ♀(РГС246с × OL213) × ♂92с5986₂₋₃, ♀714М × ♂1/67₁ и ♀714М × ♂92н136₄ - (13,6%, 13,9% и 14,0% влажности соответственно). Значение селекционного индекса в выборке варьирует от 2,37 до 5,11 для всей группы стандартов и от 3,28 до 5,13 для всех тесткроссов. Максимальное значение селекционного индекса было отмечено в комбинациях ♀(OL563C × KL1392) × ♂92с0653₂₋₁₋₂ и ♀714М × ♂1/67₁ (5,13 и 5,03 соответственно).

Таблица 5. Значения основных хозяйственно ценных признаков выделившихся по урожайности зерна гибридных комбинаций ($HCP_{05} = 2,61$ ц/га, ОПХ «Опытное», КБР, 2019 г.)

Table 5. Values of the main economically important traits of hybrid combinations noted for grain yield ($HCP_{05} = 0.261$ t/ha, «Opytnoye» EIF*, KBR, 2019)**

Название гибридов	Продолжительность межфазного периода «всходы - цветение початков», дни	Урожай зерна при 14% влажности, т/га	Уборочная		Селекционный индекс
			влажность зерна, %	густота, тыс. раст./га	
St - Машук 171 MB	46	6,73	14,5	67,1	4,62
St - P 8521	48	6,15	13,4	69,2	4,58
St - Дарина MB	48	4,10	16,7	60,3	2,45
St - Машук 220 MB	49	4,91	15,6	65,7	3,14

Название гибридов	Продолжительность межфазного периода «всходы - цветение початков», дни	Урожай зерна при 14% влажности, т/га	Уборочная		Селекционный индекс
			влажность зерна, %	густота, тыс. раст./га	
St - Машук 355 MB	53	7,05	15,8	64,1	4,46
St - Краснодарский 291 AMB	54	7,91	16,5	68,2	4,79
St - ДКС 5007	56	8,25	16,6	60,8	4,97
St - Машук 355 MB	58	6,63	16,5	56,4	4,01
St - ДКС 5007	59	7,77	14,5	62,2	5,11
St - Камилла СВ	59	7,06	21,3	58,0	3,32
МальвинаС × 92с6156 ₃₋₁₋₁	47	6,58	14,4	66,7	4,57
P346M × 93т015 ₁₋₁	47	6,37	15,3	65,3	4,16
703M × 92с5433 ₁	48	5,99	16,1	64,1	3,72
(OL273M × PH53) × 92с5280 ₂₋₂₋₃	48	7,05	17,4	71,1	4,05
(PTC246с × OL213) × 92с5986 ₂₋₃	49	6,71	13,6	69,3	4,93
714M × 92н136 ₄	49	5,47	14,0	63,4	3,90
714M × 92с5530 ₂	49	5,61	15,6	66,7	3,59
(98C × OL245) × 92с5428 ₂₋₁₋₄	49	7,81	17,1	71,7	4,57
(98C × OL245) × 92с5195 ₃₋₃₋₇	49	7,37	17,3	66,7	4,26
(OL273M × 346зМ) × 92с5458 ₁₋₃	49	6,29	17,3	67,9	3,63
703M × 92с5003 ₂	50	6,52	15,6	67,9	4,17
703M × 92с5521 _{1×2}	51	6,83	15,4	70,5	4,43
OL563M × 92с0493 ₂₋₅	56	9,63	22,5	67,9	4,28
(OL563C × KL1392) × 92с0427 ₂₋₄	58	8,88	22,5	65,3	3,94
(OL563C × KL1392) × 92с0493 ₂₋₃	58	9,02	22,9	65,3	3,94
OL563M × 92с0493 ₂₋₁	58	9,46	24,2	62,8	3,91
B73с × 92с0262 ₂₋₁	58	8,47	25,8	56,4	3,28
714M × 1/67 ₁	59	7,00	13,9	65,3	5,03
(OL563C × SMA-11) × 1/99 ₃₋₂	59	7,59	16,9	43,5	4,49
(OL563C × KL1392) × 92с0493 ₂₋₅	59	9,41	19,2	64,1	4,90
(OL563C × KL1392) × 92с 0546 ₂₋₁₋₃	59	8,44	20,5	60,2	4,12
(OL563M × SMA11) × 92с0427 ₂₋₅	59	8,72	20,9	68,5	4,17
(OL563C × KL1392) × 92с 0546 ₂₋₁₋₁	59	8,51	21,5	62,8	3,96
(OL563C × KL1392) × 92н 129 ₆₋₃	59	8,57	22,0	57,6	3,89
(OL563C × KL1392) × 92с0493 ₂₋₃	59	8,79	22,0	66,7	3,99
(OL563M × SMA11) × 92с0427 ₂₋₆	59	8,99	22,3	67,3	4,03
(OL563C × SMA-11) × 92с0507 ₂₋₁	59	7,45	22,4	51,2	3,32
(OL563C × SMA-11) × 1/75·3	59	9,05	22,4	47,4	4,04
(OL563C × KL1392) × 92с0427 ₂₋₆	59	8,90	23,3	71,1	3,82
(OL563M × SMA11) × 92н139 ₉₋₂	59	11,14	26,3	63,4	4,23
(OL563C × SMA-11) × 1/130 ₆	60	8,72	19,7	54,7	4,43
(OL563C × KL1392) × 92с0493 ₂₋₄	60	8,49	21,8	64,1	3,89
OL563C × 92с0427 ₂₋₃	60	10,33	23,3	57,6	4,43
OL703M × 92с0493 ₂₋₁	60	9,64	26,3	63,6	3,66
B73C × 92с0493 ₂₋₄	60	10,28	30,2	64,7	3,40
(OL563C × KL1392) × 92с0653 ₂₋₁₋₂	61	10,26	20,0	57,2	5,13
(OL563M × SMA11) × 1/130 ₁₋₁	61	8,41	20,9	60,2	4,02

*EIF – experimental-industrial farm; KBR – Kabardino-Balkar Republic

Результаты исследований селекционной ценности редиплоидных линий кукурузы показывают эффективность применения метода редиплоидизации тетраплоидных популяций для расширения генетического полиморфизма и обогащения генофонда кукурузы новым исходным материалом, обладающим высоким потенциалом продуктивности. Редиплоидные линии кукурузы, изученные в опыте, прошли через полиплоидное состояние и претерпели существенные перестройки генетического материала, которые привели к расширению спектра изменчивости хромосом, несущих гены хозяйственно ценных признаков. Возможно, что этот механизм повышения уровня генетической изменчивости был выработан в процессе длительной эволюции растений как путь для преодоления инбредной депрессии тетраплоидов, сопровождающейся снижением фертильности растений, которая угрожала его сохранности как вида в природе. Поэтому, перестройки внутри генома, возникающие в процессе редиплоидизации тетраплоидного генома, неизбежно влекут за собой возникновение новых сочетаний аллелей генов, отличных от исходных родительских форм, и появление более продуктивных генотипов (Gordei et al., 2013). Таким образом, использование механизма редиплоидизации тетраплоидных генотипов имеет перспективы в создании нового исходного материала для гибридной селекции растений.

Выводы

Результаты проведенных исследований селекционной ценности 106 линий редиплоидной кукурузы, полу-

ченной методом разложения (редиплоидизации) тетраплоидной кукурузы и их гибридизации с 37 стерильными тестерами различных селекционных центров показали их ценность в качестве исходного материала для гибридной селекции кукурузы. Выделено 46 (43,3%) линий с комбинационной способностью в диапазоне от сверхвысокой до хорошей. 78 линий (73,6%) закрепляли признак ЦМС. Среди них 59 линий (55,7%) закрепляли ЦМС М-типа, 15 линий (14,1%) отнесены к закрепителям С типа и 4 линии (3,8%) оказались закрепителями универсального типа 28 линий (26,4%) восстанавливали фертильность, из них к восстановителям фертильности при ЦМС М-типа отнесено 16 линий (15,1%), а фертильность пыльца при ЦМС С типа восстанавливали 11 линий (10,4%) и одна линия оказалась восстановителем универсального типа. Наибольшее число селекционно-ценных линий имеет продолжительность межфазного периода «всходы - цветение початков» в диапазоне 51-55 дней. Лучшие результаты уборочной влажности зерна (до 14%), показали гибриды ♀(РГС246с × OL213) × ♂92с5986_{2,3}, ♀714М × ♂1/67₁ и ♀714М × ♂92н136₄, со значениями 13,6%, 13,9%, 14,0% соответственно, а по индексу селекционной ценности выделены комбинации ♀714М × ♂1/67₁, ♀(OL563С × KL1392) × ♂92с0653_{2,1,2} со значениями индексов селекционной ценности 5,03 и 5,13 соответственно.

Работа выполнена в рамках государственного задания ВИР № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

References/Литература

- Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J. Molecular Cell Biology. Vol. 4. Moscow: Mir; 1987. p.17-18 [in Russian] (Албертс Б., Брэй Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки: [перевод с английского]. В 5 томах. Т. 4. Москва: Мир. 1987. С.17-18)
- Anashenkov S.S. Analysis of the combining ability of new self-pollinated lines and corn testers (Analiz kombinatsionnoy sposobnosti novykh samoopylennykh liniy i testerov kukuruzy). *Polythematic online scientific journal of Kuban State Agrarian University*. 2012;80(06):264-273 [in Russian] (Анашенков С.С. Анализ комбинационной способности новых самоопыленных линий и тестеров кукурузы. *Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета*. 2012;80(06):264-273. URL: <http://ej.kubagro.ru/2012/06/pdf/01.pdf> [дата обращения: 25.12.2019].
- Beckett J.B. Classification of Male-Sterile Cytoplasm in Maize (*Zea mays* L.). *Crop Science*. 1971;11(5):724-727. DOI: 10.2135/cropsci1971.0011183X001100050037x
- Dospekhov B.A. Field experiment methodology (with the basics of statistical processing of research results) (Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy)). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). Москва: Агропромиздат; 1985).
- Galeev G.S. The results of the study and breeding utilization of cytoplasmic male sterility of corn at the VIR Kuban experimental station (Rezultaty izucheniya i selekcionnogo ispolzovaniya citoplazmaticheskoy muzhskoy sterilnosti kukuruzy na Kubanskoj opytnoj stancii VIR). In: *Cytoplasmic male sterility in breeding and seed production of corn*. Kiev; 1962. p. 8-38 [in Russian] (Галеев Г.С. Результаты изучения и селекционного использования цитоплазматической мужской стерильности кукурузы на Кубанской опытной станции ВИР. В кн.: *Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве кукурузы*. Киев; 1962. С. 8-38.)
- Gontarovskiy V.A. Genetic control of the Bolivian type of CMS in corn (Geneticheskiy kontrol' boliviyskogo tipa CMS u kukuruzy). *Russian Journal of Genetics*. 1980;16(1):143-155 [in Russian] (Гонтаровский В.А. Генетический контроль боливийского типа ЦМС у кукурузы. *Генетика*. 1980;16(1):143-155.
- Gorbacheva A.G. Discovery and genetic identification of CMS types in maize (Otkrytiye i geneticheskaya identifikatsiya tipov CMS u kukuruzy). *Kukuruza i sorgo = Corn and Sorghum*. 2019;(2):22-34 [in Russian] (Горбачева А.Г. Открытие и генетическая идентификация типов ЦМС у кукурузы. *Кукуруза и сорго*. 2019;(2):22-34. DOI: 10.25715/KS.2019.2.31830
- Gordei I.S., Belko N.B., Gordei I.A. The molecular-genetic effects of genome duplication in winter rye (*Secale cereale* L.). *Faktory eksperimentalnoi evolyutsii orhanyzmiv = Factors of the exper-*

- imental evolution of organisms. 2013;13:156-161 [in Russian] (Гордей И.С., Белько Н.Б., Гордей И.А. Молекулярно-генетические эффекты дупликации генома у ржи (*Secale cereale* L.) Фактори експериментальної еволюції організмів. 2013;13:156-161)
- Filev D.S., Tsikov V.S., Zolotov V.I., Logachev N.I. Guidelines for conducting field trials with corn (Metodicheskiye rekomendatsii po provedeniyu polevykh opytov s kukuruzoy). Dnepropetrovsk: All-Union Corn Research Institute; 1980 [in Russian] (Филев Д.С., Циков В.С., Золотов В.И., Логачев Н.И. Методические рекомендации по проведению полевых опытов с кукурузой. Днепропетровск: ВНИИ кукурузы; 1980).
- Khatetov E.B., Scherbak V.S. Cytogenetic studies of seed productivity in tetraploid corn (Tsitogeneticheskiye issledovaniya semennoy produktivnosti tetraploidnoy kukuruzy). *Vestnik Kabardino-Balkarskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologicheskiye nauki* = *Bulletin of the Kabardino-Balkarian State University. Series: Biological Sciences*. 2002;(5):83-88 [in Russian] (Хатефов Э.Б., Щербак В.С. Цитогенетические исследования семенной продуктивности тетраплоидной кукурузы. *Вестник Кабардино-Балкарского государственного университета. Серия: Биологические науки*. 2002;(5):83-88).
- Khatetov E.B., Shatskaya O.A. The use of haploinductors in heteroploid crosses to expand the diversity of the genetic basis of corn. In: *Genetic resources of cultivated plants in XXI century: current status, problems, perspectives: Abstracts; 2007 November 26-30; St. Petersburg, Russia*. St. Petersburg: VIR; 2007. p.367-369 [in Russian] (Хатефов Э.Б., Шацкая О.А. Применение гаплоиндукторов в гетероплоидных скрещиваниях для расширения разнообразия генетической основы кукурузы. В кн.: *Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы: тезисы докладов II-й Вавиловской международной конференции; 26-30 ноября 2007; Санкт-Петербург, Россия*. Санкт-Петербург: ВИР; 2007. С.367-369).
- Khatetov E.B., Kerv Yu.A., Boyko V.N., Golovina M.A., Appaev S.P. Expansion of the genetic polymorphism of the initial selection material of corn by the method of rediploidization of tetraploid populations. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2018;16(4):192-203 [in Russian] (Хатефов Э.Б., Керв Ю.А., Бойко В.Н., Головина М.А., Аппаев С.П. Расширение генетического полиморфизма исходного селекционного материала кукурузы методом редиплоидизации тетраплоидных популяций. *Таврический вестник аграрной науки*. 2018;16(4):192-203. DOI: 10.25637/TVAN.2018.04.18)
- Krupnov V.A. Genic and cytoplasmic male sterility (Gennaya i tsitoplazmaticheskaya muzhskaya sterilnost.). Moscow: Kolos; 1973 [in Russian] (Крупнов В.А. Генная и цитоплазматическая мужская стерильность. Москва: Колос, 1973).
- Kukekov V.G. A comprehensive unified COMECON list of descriptors and the international COMECON list of descriptors for the species of *Zea mays* L. (Shirokiy unifikirovanny klassifikator SEV i mezhdunarodnyy klassifikator vidov SEV *Zea mays* L.). Leningrad: VIR; 1977 [in Russian] (Кукеков В.Г. Широкий унифицированный классификатор СЭВ и международный классификатор СЭВ видов *Zea mays* L. Ленинград: ВИР; 1977).
- Magnitsky K.P. Diagnostics of plant fertiliser requirements (Diagnosticska potrebnosti rasteniy v udobreniyakh). Moscow: Moskovskiy Rabochiy; 1972. [In Russian] (Магницкий К.П. Диагностика потребности растений в удобрениях. Москва: Московский рабочий; 1972).
- Orlyansky N.A. Breeding and seed production of grain corn to increase adaptability in the conditions of the Central Black Earth Region (Selektiya i semenovodstvo zernovoy kukuruzy na povyshenie adaptivnosti v usloviyakh Centralnogo Chernozem'ya) [dissertation]. Voronezh; 2004 [in Russian] (Орлянский Н.А. Селекция и семеноводство зерновой кукурузы на повышение адаптивности в условиях Центрального Черноземья: дис. ... д-ра с.-х. наук. Воронеж; 2004).
- Rodionov AV. Polyploidy and interspecific hybridization in the evolution of flowering plants (Poliploidiya i mezhydivovaya gibridizatsiya v evolyucii cvetkovykh rasteniy). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(4/2):916-929 [in Russian] (Родионов А.В. Полиплоидия и межвидовая гибридизация в эволюции цветковых растений. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(4/2):916-929). URL: <https://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/212> [дата обращения: 25.12.2019].
- Sotchenko V.S., Gorbacheva A.G., Bagrineva V.N., Sotchenko E.F., Lavrenchuk N.F., Suprunov A.I., Toloraya T.R., Zhukov N.I., Smirnova L.A. Guidelines for the production of hybrid corn seed (Metodicheskie ukazaniya po proizvodstvu gibridnykh semyan kukuruzy). Pyatigorsk: All-Russian Corn Research Institute; 2019 [in Russian] (Сотченко В.С., Горбачева А.Г., Багринцева В.Н., Сотченко Е.Ф., Лавренчук Н.Ф., Супрунов А.И., Толорая Т.Р., Жуков Н.И., Смирнова Л.А. Методические указания по производству гибридных семян кукурузы. Пятигорск: Всероссийский научно-исследовательский институт кукурузы; 2019).
- Shmaraev G.E., Matveeva G.V. Methodical guidelines for studying and maintaining accessions of the corn collection (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i podderzhaniyu obraztsov kolekcii kukuruzy). Leningrad: VIR; 1985 [in Russian] (Шмараев Г.Е., Матвеева Г.В. Методические указания по изучению и поддержанию образцов коллекции кукурузы. Ленинград: ВИР; 1985).
- Sprague G.F., Tatum L.A. General vs. combining ability in single crosses of corn. *Journal of the American Society of Agronomy*. 1942;34(10):923-932.
- Tarutina L.A., Poskannaya S.I., Kapusta I.B., Khotyleva L.V. Nature of the expression of combining ability in inbred lines of maize during ontogeny. *Agricultural Biology*. 1991;(1):65-69 [in Russian] (Тарутина Л.А., Посканная С.И., Капуста И.Б., Хотылева Л.В. Характер проявления комбинационной способности самоопыленных линий кукурузы в онтогенезе. *Сельскохозяйственная биология*. 1991;(1):65-69).
- Yakovlev G.V. Concerning methods of evaluating combining ability of onion sterile lines and varieties (K metodike otsenki kombinatsionnoy sposobnosti sterilnykh liniy i sortov repchatogo luka). *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1980;66(2):62-72 [in Russian] (Яковлев Г.В. К методике оценки комбинационной способности стерильных линий и сортов репчатого лука. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1980;66(2):62-72).