ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ЛІНІЙ ЦУКРОВОЇ КУКУРУДЗИ НА ОСНОВІ ГЕНУ СТРУКТУРИ ЕНДОСПЕРМУ SH_2

О. Ю. КУЛІШ^{1,2}, молодший науковий співробітник

<https://orcid.org/0000-0002-2897-5606>; e-mail: olyakulish@ukr.net

М. Ф. ПАРИЙ^{1,2}, кандидат біологічних наук, доцент кафедри селекції і генетики, директор інституту

<https://orcid.org/0000-0001-9877-2241>; e-mail: pariimyroslov@gmail.com

¹Національний університет біоресурсів і природокористування України

²ТОВ «Всеукраїнський науковий інститут селекції»

Анотація. У селекції цукрової кукурудзи використовують один із трьох генів структури ендосперму, рецесивна мутація якого sh_2 активує накопичення цукрози в структурному комплексі цукрів і репресує синтез крохмалю. Гібриди «надцукрової» кукурудзи мають поліпшені смакові якості зерна та уповільнені темпи перетворення цукрів у крохмаль. Тому актуальним є використання різних генетичних джерел селекційних ознак під час створення нового лінійного матеріалу, який відповідає вимогам сучасної гетерозисної селекції цукрової кукурудзи. Метою роботи було вивчення ліній цукрової кукурудзи та виділення серед них нових джерел селекційно цінних господарських ознак. Проведено комплексну оцінку морфологічних ознак та продуктивності ліній цукрової кукурудзи. За результатами вивчення основних морфо-біологічних ознак ліній цукрової кукурудзи з мутантним геном sh_2 виділено джерела індивідуальних селекційно цінних ознак. Лінії SH-234 і SH-936 відмічено як донори високорослості рослин. За насінневою продуктивністю качана кращими були лінії SH-621, SH-234 і SH-936. За вегетаційним періодом усі лінії розподілено на ранні (4 лінії) і середньо стиглі (6 ліній). За продуктивністю кращими були лінії SH-234, SH-113 (кількість рядів зерен) і SH-621 (кількість насінин в ряду); за довжиною качана – лінії SH-318 (14,45 см) і SH-936 (13,26 см). Сильно зморшкувате насіння мала лише одна лінія SH-477. Отже, досліджені лінії цукрової кукурудзи характеризувалися високою генотиповою різноманітністю; за комплексом ознак кращими були лінії SH-936 і SH-621.

Ключові слова: цукрова кукурудза, мутантний ген sh_2 , вегетаційний період, морфо-біологічні ознаки, продуктивність

У селекції цукрової кукурудзи використовують в основному лінійний матеріал мутантного гена su_1 , дія якого блокує конвертацію цукрів у крохмаль і різко підвищує вміст вільних цукрів і

водорозчинних полісахаридів у зерні технічної стиглості (Nikolenko, 2003; Lertrat & Pulam, 2007; Pajić, 2007). Поряд із цим відомі й інші крохмальмоделювальні гени ендосперму, які можуть

бути використані в практичній селекції (Tymchuk et al., 2001; Hake & Ross-Ibarra, 2015; Fenzi et al., 2017). Серед них – рецесивна мутація гена sh_2 , яка спричиняє активізацію накопичення цукрози в структурному комплексі цукрів, повну відсутність синтезу декстринів і репресує синтез крохмалю. Сорти й гібриди, отримані із залученням такої мутації, називають «надцукровими» (Coe Polaco, 1994; Tracy & Janick, 1996; Lertrat & Pulam, 2007; Pajić, 2007; Teixeira et al., 2014). Завдяки високому вмісту цукрози замість декстринів, як у разі мутації su_1 , такі гібриди мають поліпшені смакові якості зерна. Крім того, «надцукрова» кукурудза характеризується уповільненими темпами перетворення цукрів у крохмаль у період дозрівання й особливо в післязбиральний період, що дозволяє подовжувати використання товарної продукції на 8–10 діб і вигідно відрізняє їх від інших цукрових генотипів на основі мутації su_1 (Zavertailo, 1980; Tracy & Janick, 1996).

У зерні технічної стиглості гібридів типу su_1 і sh_2 із вмістом сухої речовини 25,0–28,0 % концентрація цукрози й загальних цукрів досягає відповідно 12,0 і 22,5 % та 25,9 і 37,7 %. За калорійністю sh_2 -гібриди є лідерами серед овочевих культур, мають високу поживну цінність і характеризуються дієтичними й лікувальними властивостями. Важливою особливістю цих гібридів є те, що вони накопичують у товарній продукції значно менше радіонуклідів і нітратів, що забезпечує одержання екологічно чистої продукції (Tracy & Janick, 1996; Klimova, 2013). Качани цих гібридів із технічно-стиглим зерном можна використовувати у свіжозвареному вигляді, заморожувати й консервувати, а також виготовляти різні концентрати, сиропи, напої й замітники цукру, що зумовлює високий рейтинг цих гібридів кукуру-

дзи. Як порівняти із зерновою, цукрова кукурудза містить удвічі більше жирів і в 1,5–2 рази цукру, значно більше декстринів і менше крохмалю й неповноцінного білка – зеїну.

Встановлено, що моногенна мутація su_1 певною мірою детермінує зменшення висоти рослин і величини качанів. Крім того, депресуючі ефекти рецесивних генів su_1 і sh_2 на вміст крохмалю зумовлюють зниження маси зерна й індивідуальної продуктивності рослин у фазу як технічної, так і повної стиглості (Tracy & Janick, 1996; Tymchuk et al., 2001; Nikolenko, 2003). Такий характер формування ознак морфоструктури за дії цих генів і значна природна спорідненість генетичної бази цукрової кукурудзи обмежує різноякісність її вихідного матеріалу і знижує його селекційну цінність. Тому актуальним є використання різних генетичних джерел селекційних ознак під час створення нового лінійного матеріалу, який відповідає вимогам сучасної гетерозисної селекції цукрової кукурудзи (Assunção et al., 2010; Kharchenko et al., 2016).

Наявний асортимент насіннєвої продукції цукрової кукурудзи повністю не забезпечує потреби споживачів готової продукції. Тому для задоволення зростаючих потреб населення в повноцінних продуктах харчування необхідно постійно розширювати асортимент біологічно цінних овочевих культур. Аналіз ринку виробництва насіннєвого матеріалу української селекції цукрової кукурудзи показав, що сучасні сорти й гібриди потребують удосконалення за врожайністю та іншими морфо-біологічними ознаками.

Метою цієї роботи було вивчення ліній цукрової кукурудзи та виділення серед них нових джерел селекційно цінних господарських ознак.

Матеріали і методи дослідження.

Нами було створено робочу колекцію насіннєвого матеріалу цукрової кукурудзи, яка включає понад 100 генетичних зразків, 22 з яких – лінії надцукрової кукурудзи. На основі аналізу адаптивних і фенотипових ознак нами було відібрано для досліджень 10 кращих ліній – SH-226, SH-318, SH-936, SH-234, SH-521, SH-113, SH-274, SH-477, SH-475 і SH-621. Згідно з «Методичними рекомендаціями для польового та лабораторного вивчення генетичних ресурсів кукурудзи» проведено комплексну оцінку та аналіз зразків за господарсько-цінними ознаками – продуктивністю з однієї рослини, групою стиглості тощо (Metodychni rekomendatsii, 2003). Оцінку морфологічних ознак здійснено за «Класифікатором-довідником виду *Zea mays* L.» (Klasyfikator – dovidnyk, 1994).

Отримані експериментальні результати оброблено статистично з використанням Microsoft Excel ($p > 0,05$).

Результати дослідження.

Для розширення генетичного різноманіття цукрової кукурудзи в селекційному процесі потрібно використовувати зразки, які характеризуються широким спектром показників. Тому оцінку ліній «надцукрової» кукурудзи проводили за комплексом морфо-біологічних ознак: вегетаційний період; кількість листків на рослині; наявність пасинків і прилистків; висота рослин; форма волоті; висота прикріплення качана; величина качана і його форма; діаметр качана; кількість рядів зерен і кількість зерен у одному ряду; розмір насінин та їхнє забарвлення; продуктивність одного качана (Klimova, 2013) (табл. 1).

У процесі вивчення ліній цукрової кукурудзи показано значну мінливість фізіологічних функцій рослин, зокрема, продовження тривалості вегетаційного періоду. За рівнем прояву господарсько-цінних ознак «надцукрових» форм кукурудзи й морфо-біологічними ознаками встановлено їхню різноякісність (табл. 1).

Істотні відмінності між дослідженими лініями спостерігали за такими ознаками: кількістю насінин в одному ряду (коефіцієнт варіації становив 27,66 %) і за кількістю рядів зерен ($V = 18,9$ %). Тривалість вегетаційного періоду значною мірою залежить від абіотичних факторів (температури, кількості опадів тощо), тому отримання достовірних оцінок селекційного матеріалу є досить складним. Нами проведено вивчення зразків за ознакою «тривалість вегетаційного періоду» методом підрахунку кількості діб від появи сходів до воскової стиглості та за кількістю листків на головному стеблі. На основі вивчення вказаної ознаки зразки розподілено на дві групи стиглості: ранні – чотири лінії (18,2 %) з тривалістю періоду 70–75 діб і шість середньо стиглих ліній (27,3 %) з тривалістю вегетаційного періоду 76–81 діб. За вегетаційним періодом усі лінії розподілено на такі групи: ранні (SH-936, SH-521, SH-113, SH-477) і середньо стиглі (SH-234, SH-274, SH-475, SH-621, SH-226, SH-318).

Висота рослини і висота прикріплення качанів характеризує придатність зразків до механізованого збирання та відіграє важливе значення для цукрової кукурудзи. Оскільки в основному товарну продукцію цукрової кукурудзи збирають вручну, достатньо високе розміщення качанів дає змогу з меншими зусиллями проводити збір качанів, які досягли молочно-воскової стиглості. Окрім того, високорослі форми забезпе-

1. Різноманітність ліній надцукрової кукурудзи за морфо-біологічними показниками, 2014 – 2016 рр.

Ознака	Середнє значення	Міні значення	Макс значення	Коефіцієнт варіації V, %
Кількість діб від сходів до цвітіння качанів	61,5	53	70	9,82
Висота рослин, см	143,6	125	184	15,25
Кількість листків, шт.	10,4	9	12	10,1
Довжина качана, см	12,8	10,96	14,45	14,04
Діаметр качана, см	3,39	3	4	13,32
Кількість рядів зерен, шт.	13,08	12	14	18,9
Кількість насінин у ряду, шт.	23,51	18,5	28,67	27,66
Продуктивність одного качана, шт.	307,6	216	392	20,03

чують вищу врожайність. У результаті вивчення матеріалу за висотою рослин встановлено, що зразки варіювали в межах від 125 до 184 см. Для цукрової кукурудзи характерним є досить низьке прикріплення першого качана, який формувався в середньому на висоті 10 – 30 см від поверхні ґрунту. Прикріплення господарсько-цінного качана відмічалось на висоті 30 – 50 см. Лінії SH-234 і SH-936 відмічено як донори високорослості рослин. Кількість листків різних ліній цукрової кукурудзи варіювала від 8 до 15, причому в ранньостиглих груп їх було менше (табл. 2, рис. 1).

За довжиною качанів п'ять ліній цукрової кукурудзи відрізнялися короткими качанами (від 14 до 16 см), чотири лінії мали середню довжину й одна характеризувалася найбільшим розміром качана – понад 20 см. За довжиною качана нами відмічено такі лінії: 14,45 см – SH-318, 13,26 см – SH-936.

Для цукрової кукурудзи важливіми показниками є форма й діаметр качана. Вважають, що кращими є: циліндрична форма качана, його більший діаметр, довжина насіння. У процесі переробки на консервну продукцію качани циліндричної форми з довгим зерном (1,0–1,2 см) і діаме-

тром більше 4,5 см характеризуються меншими втратами й більшим виходом готової продукції.

За повного дозрівання «надцукрова» кукурудза має зморшкувате насіння. Кожна лінія має свій ступінь зморшкуватості насіння, який залежить від вмісту водорозчинних цукрів. Сильно зморшкувате насіння мала лише лінія SH-477.

Ознака «кількість зерен із качана» є однією з основних, оскільки забезпечує індивідуальну зернову продуктивність рослин. Ця ознака формується на основі двох показників: кількості рядів зерен і кількості зерен з одного ряду. За цією ознакою п'ять ліній мали середній показник продуктивності одного качана (351 – 450 шт.), три лінії – низьку озерненість (260 – 350 шт.) і дві лінії (SH-234 і SH-113) – високу озерненість (451 – 580 шт.).

За насінневою продуктивністю качана кращими були лінії SH-621, SH-234 і SH-936. За ознакою кількість рядів зерен відмічено лінії SH-234 і SH-113; лінія SH-621 характеризувалася кількістю насінин у ряду, що становить понад 28 шт.

Для цукрової кукурудзи характерними є наявність пасинків і прилистків на качанах. Ці ознаки мають складний

2. Варіювання господарсько-цінних ознак ліній надцукрової кукурудзи, 2014 – 2016 рр.

Ознака	Бал	Рівень ознаки	Кількість зразків
Вегетаційний період: кількість діб від сходів до цвітіння приймочок	3	50–60	4
	5	60–70	6
Висота рослин, см	5	100–130	2
	7	>131	6
Висота прикріплення нижнього качана, см	5	10–20	5
	7	21–30	3
	9	>31	2
Кількість листків на рослині, шт.	5	8–10	9
	7	>11	1
Довжина качана, см	3	14–16	5
	5	17–19	4
	7	>20	1
Діаметр качана, см	5	4–4,5	3
	7	4,6–5,0	4
	9	>5,1	3
Форма качана	1	конусна	2
	3	конусно-циліндрична	1
	5	циліндрична	7
Кількість рядів зерен, шт.	5	12–14	7
	7	>14	3
Кількість зерен в одному ряду, шт.	3	20–25	2
	5	26–30	5
	7	>31	3
Кількість зерен з качана, шт.	3	260–350	3
	5	351–450	5
	7	>451	2
Довжина насінини, см	3	0,8–0,9	3
	5	>1,0	7
Кількість пасинків, шт.	3	0–1	4
	5	2–3	5
	7	>3	1
Наявність прилистків	3	відсутні	1
	5	довгі	5
	7	короткі	4

Примітка: «*» – рівень ознак за класифікатором: 3 – низький, 5 – середній, 7 – високий, 9 – дуже високий

генетичний механізм, тому контролювати їх складно. Наявність пасинків має двояке значення: за сприятливих погод-

них умов пасинки можуть утворювати качани, що забезпечує збільшення урожаю, якщо погодні умови менш сприят-

Рис. 1. Різноманітність ліній цукрової кукурудзи на основі гену sh_2 :
 А – лінія SH-318 (наявність пасинків); Б – лінія SH-274 (пізньостигла);
 В – лінія SH-521 (низькоросла); Г – лінія SH-234 (донор високорослості);
 Д – лінія SH-477 (качан з високим ступенем зморшкуватості); Е – лінія SH-
 113 (16-рядний качан); Є – лінія SH-621 (циліндричний качан); Ж – лінія
 SH-936 (продуктивна лінія).

ливі, то пасинки є додатковим джерелом пилку для запилення качанів і кращої озерненості. Деякі автори наводять дані про те, що пасинки забирають поживні речовини, що так само зменшує продуктивність рослин кукурудзи (Kharchenko et al., 2016). Тому роль пасинків є досить дискусійним питанням. Наявність прилистків на качанах утруднює процес збору качанів і очищення їх від обгорток. Якщо прилистків немає або вони невеликих розмірів, це сприяє процесу підготовки качанів до переробки.

Отже, за результатами проведених досліджень ми можемо розподілити лінії на дві групи: батьківська й материнська форми. У таблиці 3 наведено відповідні ознаки, які характеризують

кожну (батьківську й материнську) лінію. Серед ліній надцукрової кукурудзи виділено зразки-джерела господарсько-цінних ознак, які можуть бути використані в практичній селекції.

За наведеною схемою групування ліній ми плануємо провести схрещування і здійснити оцінку гібридів для встановлення кращих гібридних комбінацій.

Висновки і перспективи.

За результатами вивчення основних морфо-біологічних ознак ліній цукрової кукурудзи з мутантним геном sh_2 виділено джерела індивідуальних селекційно цінних ознак. Лінії SH-234 і SH-936 відмічено як донори високорослості рослин.

3. Групування ліній за ознаками батьківських компонентів

Лінія	Компонент	Ознака
SH-226	Батьківський	Волоть з високою здатністю до утворення пилку
SH-318	Материнський	Велика кількість рядів зерен
SH-936	Батьківський	Волоть з високою здатністю до утворення пилку
SH-234	Материнський	Високо продуктивний качан
SH-521	Материнський	Високо продуктивний качан
SH-113	Батьківський	Волоть з високою здатністю до утворення пилку
SH-274	Батьківський	Волоть з високою здатністю до утворення пилку
SH-477	Материнський	Велика кількість рядів зерен
SH-475	Материнський	Високо продуктивний качан
SH-621	Материнський	Високо продуктивний качан

За насіннєвою продуктивністю качана кращими були лінії SH-621, SH-234 і SH-936. За вегетаційним періодом усі лінії розподілено на такі групи: ранні (SH-936, SH-521, SH-113, SH-477), середньо стиглі (SH-234, SH-274, SH-475, SH-621, SH-226, SH-318). За ознакою кількість рядів зерен відмічено лінії SH-234 і SH-113; лінія SH-621 характеризувалася кількістю насінин у ряду, що становить понад 28 шт. За довжиною качана нами відмічено такі лінії: 14,45 см – SH-318, 13,26 см – SH-936. Сильно зморшкувате насіння мала лише одна лінія SH-477. Отже, досліджені лінії цукрової кукурудзи характеризувалися високою генотиповою різноманітністю; за комплексом ознак кращими були лінії SH-936 і SH-621.

References

- Assunção, A., Madureira Brasil, E., Pereira de Oliveira, J., dos Santos Reis, A.J., Ferreira Pereira, A., Gomes Bueno, L., Ribeiro Ramos, M. (2010). Heterosis performance in industrial and yield components of sweet corn. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 10, 183–190.
- Coe Polaco, M. (1994). Gene list and working maps. *Maize Genet. Newslett.*, 68, 157–191.
- Fenzi, M., Jarvis, D.I., Aias Reyes, L.M., La-tournerie Moreno, L., Tuxill, J. (2017). Longitudinal analysis of maize diversity in Yucatan, Mexico: influence of agro-ecological factors on landraces conservation and modern variety introduction. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 15(1), 51–63. doi: 10.1017/S1479262115000374
- Hake, S., Ross-Ibarra, J. (2015). Genetic, evolutionary and plant breeding insights from the domestication of maize. *eLife*, 4:e05861. doi: 10.7554/eLife.05861
- Kharchenko, Yu.V., Kharchenko, L.Ya., Klimova, O.E. (2016). *Biologichna i hospodarska otsinka novykh zrazkiv tsukrovoy kukurudzy na Ustymivskiy doslidniy stsntsiy roslinnytstva* [Biological and economic assessment of new samples of sweet corn at the Ustymivka plant research station]. *Bulletin of Poltava State Agrarian Academy*, 1-2, 25–29.
- Klasyfikator – dovidnyk vydu Zea mays L. [Clasifier – handbook of Zea mays L.] (1994). IR, 72.
- Klimova, O.E. (2013). Rekombinantni linii tsukrovoy kukurudzy – novi dzhherela selektsino-tsinnnyh oznak [Recombinant sweet corn lines are new sources of breeding and valuable signs], *Genetični resursi roslin* (Plant Genetic Resources), 12, 63–72. http://nbuv.gov.ua/UJRN/grr_2013_12_9.
- Lertrat, K., Pulam, T. (2007). Breeding for increased sweetness in sweet corn. *Interna-*

- tional Journal of Plant Breeding, 1(1), 27–30.
9. Metodichni rekomendatsii dlya poliovoho ta laboratornoho vyvchennya henetychnykh resursiv kukurudzy (druhe vydannya) [Methodical recommendations for field and laboratory study of genetic resources of corn (second edition)]. (2003). IR, 43.
10. Nikolenko, I.A. (2003). Effect of endosperm mutations on the capacity and structure of the seed of maize inbred lines. 2nd Intern. conf. of young scientists: Modern problems of genetics, biotechnology in plant breeding, Khar'kov, 197–198.
11. Pajić, Z. (2007). Breeding of maize types with specific traits at the maize research institute, Zemun Polje. Genetika, 39(2), 167–180.
12. Teixeira, F.F., Dias Paes, M.C., Gomes e Gama, E.E. et al. (2014). BRS Vivi: single-cross super sweet corn hybrid. Crop Breeding and Applied Biotechnology, 14(2), 124–127. doi: 10.1590/1984-70332014v14n2c21
13. Tracy, W.F., Janick, J. (1996). History, Genetics, and Breeding of Supersweet (shrunk2) Sweet Corn. In: Plant Breeding Reviews, Volume 14 / J. Janick (ed). John Wiley & Sons, Inc., 189–236. doi: 10.1002/9780470650073.ch7
14. Tymchuk, S.M., Deribazova, O.Yu., Potapenko, H.S. (2001). Vyhlevodnyi sklad nasinnia mutantiv tsukrovoi kukurudzy [Carbohydrate seed composition of sweet maize mutants]. Plant Breeding and Seed Production, 85, 91–97.
15. Tymchuk, S.M., Pyabchun, V.K., Boguska-vsky, R.L. et al. (2001). Collection of maize endosperm structure mutants: working out, evaluation and utilization in breeding. Intern. conf.: Genetic Collection Isogenic and Alloplasmic Lines. Novosibirsk, 240–242.
16. Zavertailo, T.F. (1980). Selektisia sakharnoi kukuruzy na kachestvo zenna [Selection of sweet corn for grain quality], Shtiintsa, 110.

O.Yu. Kulish, M.F. Parii (2020). GENETIC ANALYSIS OF SWEET CORN LINES BASED ON SH2 ENDOSPERM STRUCTURE GENE. PLANT AND SOIL SCIENCE, 11(3): 80–87.

<https://doi.org/10.31548/agr2020.03.080>

Abstract. One of the three genes of the endosperm structure is used in the selection of sweet corn; its recessive mutation *sh2* activates the accumulation of sucrose in the structural complex of sugars and represses the starch synthesis. Hybrids of “super-sweet” corn have improved grain taste and slower conversion of sugars into starch. Therefore, it is important to use different genetic sources of breeding traits in the creation of a new linear material that meets the requirements of modern heterosis selection of sweet corn. The aim of the work was to study the lines of sweet corn and to identify among them new sources of selectively valuable economic features. A complex assessment of morphological characteristics and productivity of sweet corn lines was carried out. According to the results of study the main morpho-biological traits of sweet corn lines with the mutant *sh2* gene, the sources of individual selection valuable peculiarities were identified. Lines SH-234 and SH-936 were marked as donors of plant growth. Lines SH-621, SH-234 and SH-936 were the best in terms of seed productivity of cobs. According to the growing season, all lines are divided into early (4 lines) and medium ripe (6 lines). The lines SH-234, SH-113 (number of grain rows) and SH-621 (number of seeds in a row) were the best in terms of productivity, and lines SH-318 and SH-936 – in terms of the cob length (14.45 cm and 13.26 cm, respectively). Only one line SH-477 had strongly wrinkled seeds. Thus, the studied sweet corn lines were characterized by high genotypic diversity; the SH-936 and SH-621 lines were the best in terms of the trait complex.

Keywords: sweet corn, *sh2* mutant gene, vegetation period, morpho-biological traits, productivity