

УДК 633.15:631.524.6

ИЗМЕНЕНИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЗЕРНА КУКУРУЗЫ ОПЕЙК-2 В СВЯЗИ С ЕЕ ГЕНЕТИЧЕСКИМ УЛУЧШЕНИЕМ

А. А. БЕЛОУСОВ, П. Ф. КЛЮЧКО, С. АГБОИРЕ

(Отдел селекции и семеноводства кукурузы Всесоюзного
селекционно-генетического института, кафедра генетики, селекции
и семеноводства полевых культур ТСХА)

Зерно кукурузы является важным компонентом концентрированных кормов для животных, однако в нем низкое содержание белка (8–11 %) и мало аминокислот, особенно лизина и триптофана.

Обнаружена уникальная способность гена опейк-2 изменять соотношение белковых фракций эндосперма, в результате чего в 1,5–2 раза повышается содержание лизина и триптофана в зерне кукурузы. Установлено, что зерно кукурузы опейк-2 обладает высокими питательными свойствами [15], однако вместе с тем выяснилось, что превращение нормальной структуры эндосперма в мучнистую (тусклую), связанное с действием гена опейк-2, приводит к проявлению таких нежелательных особенностей высоколизинового зерна, как снижение его массы [1, 2, 9, 12], плотности, холодостойкости прорастающих семян [4, 9, 11, 17], и к некоторым другим изменениям. В связи с этим исследуются различные методы селекционно-генетического улучшения физической структуры зерна высоколизиновой кукурузы. Представляют интерес продолжающиеся исследования двойных мутантов o_2Suz , o_2Wx и др. [10, 13]. Одним из перспективных подходов к решению этой проблемы является использование генов-модификаторов, нормализующих в различной степени структуру эндосперма, превращая ее из мучнистой в мозаичную.

В литературе достаточно подробно описаны генетико-биохимические особенности

форм с модифицированным эндоспермом (to_2), контролируемым рецессивными генами [3, 8, 18], однако в связи с их полимерной природой эти гены не получили практического использования в гетерозисной селекции. В то же время на их основе весьма успешно ведется работа по улучшению продуктивности и агрономических признаков популяций.

В последние годы обнаружены модифицированные формы опейк-2, нормализация эндосперма у которых контролируется одним доминантным [7, 16] или полудоминантным [13, 19] генами-супрессорами. Использование этих форм позволит повысить эффективность селекционного процесса.

Ранее было показано, что модифицированные зерновки источника Sup W70 to_2 и 5 мексиканских популяций с плотнозерным эндоспермом характеризуются высоким содержанием лизина [6, 7]. Однако не были изучены особенности изменения химического состава модифицированных зерновок в сравнении с тусклыми и нормальными в расщепляющихся гибридных потомствах при исходном плотнозерном источнике. Представляет интерес выяснить также влияние частично нормализованного эндосперма на хозяйствственно-биологические признаки и, в частности, на холодостойкость модифицированных семян в сравнении со стандартными опейк-2 и нормаль-

Таблица I

Источник	Происхожде- ние	Белок, %	Лизин в бел- ке, %	Лизин в зер- не, %
1. Sup W70 mo_2	СССР	12,0	3,58	0,43
2. Xc-4-2 mo_2	»	10,5	3,42	0,36
3. Temp Trop flint mo_2	Мексика	10,4	3,74	0,39
4. Temp Trop dent mo_2	»	10,0	3,90	0,39
5. Temp White mo_2	»	10,0	3,90	0,39
6. Pool 34 mo_2	»	10,6	3,62	0,38
7. Amarillo Bajio mo_2	»	10,0	3,67	0,37
8. Amarillo Subtrop mo_2	»	11,4	3,33	0,38
9. Amarillo Bajio \times Maices mo_2	»	11,7	3,68	0,43
10. Hungarian Composite mo_2	»	11,1	3,87	0,43
11. Templado Amarillo mo_2	»	11,5	3,87	0,45
12. ВИР 44 (контроль)		11,0	3,92	0,43
13. Краснодарский 303 ВЛ (конт- роль)		9,4	3,83	0,36
HCP ₀₅		0,72	0,14	0,03
P ₀₅ , %		2,2	1,3	2,4

ными. Этим вопросам и посвящена данная работа.

Материал и методика

В работе использовали 11 различных генетических источников с модифицированным эндоспермом опейк-2 (mo_2), полученных из Краснодара, Харькова и Мексики. Полевые опыты проводили в 1982—1983 гг. на полях элитно-семеноводческого опытного хозяйства «Дачная» Всесоюзного селекционно-генетического института. Содержание белка и лизина определяли в зерне тусклой, модифицированной и стекловидной (нормальной) фракций, полученных на расщепляющихся початках.

Биохимические анализы проводили в лаборатории биохимии растений ВСГИ под руководством А. П. Левицкого и П. Н. Пыльневой. Содержание белка в зерне определяли по Кельдалю, лизина — на автоматическом анализаторе KLA-5, холодостойкость различных форм кукурузы — путем холодного проращивания по методике, описанной в [14]. Данные обрабатывали статистическим методом по Б. А. Доспехову [5].

Результаты и обсуждение

Содержание лизина в белке изученных источников с эндоспермом, нормализованном в различной степени, оказалось весьма близким к контролю со стандартным (тусклым) эндоспермом опейк-2, а у источников Temp Trop dent mo_2 , Hungarian Composite mo_2 и Templado Amarillo mo_2 оно достоверно не отличалось от последнего (табл. 1).

Содержание белка у изученных источников было на том же уровне, что и у обычных (низкобелковых) форм.

Высокое содержание лизина в зерне у источников с модифицированным эндоспермом позволило рассчитывать на получение новых высоколизиновых форм с нормализованным эндоспермом при включении модифицирующих факторов в генотип линий с мучнистым эндоспермом опейк-2.

С целью проверки такой возможности, а также для определения степени влияния на

концентрацию лизина в белке различных доноров mo_2 и генотипической среды различных линий, скрещивали линию R151 o_2 с изучавшимися донорами mo_2 , а источник Sup W70 mo_2 — с набором высоколизиновых линий. Анализ различных по консистенции зерна фракций из расщепляющихся початков F₂ (табл. 2) показал, что по содержанию лизина модифицированные зерновки источников Sup W70 mo_2 и Temp White mo_2 существенно не отличались от тусклых, а у источника Pool 34 mo_2 они достоверно превосходили по этому показателю последние. Модифицированное зерно-источников Temp Trop flint mo_2 и Xc-4-2 mo_2 достоверно уступало тусклым аналогам по содержанию лизина.

Отклонения в содержании лизина в белке зерна с нормализованным эндоспермом в сравнении с тусклым опейк-2 в зависимости от источника колебались от —17 до 9,0 %. Размах изменчивости по этому показателю в зависимости от генотипа линий оказался более значительным. Так, в F₂ от скрещивания линии Ep1 o_2 с источником Sup W70 mo_2 снижение концентрации лизина у модифицированных зерновок достигло 36 %. В среднем по опыту содержание лизина в белке зерна с модифицированным эндоспермом было меньше, чем у тусклого, на 9,7 %. Особенно ценным в этом отношении следует считать мексиканский источник Pool 34 mo_2 . Достоверных различий по содержанию белка между модифицированным и тусклым зерном не наблюдали.

Учитывая большой интерес, который представляют для селекции кукурузы на качество зерна генетические источники с модифицированным эндоспермом, важно было изучить характер наследования признака «модифицированный эндосперм» у форм различного происхождения. Полученные нами данные показывают, что при рекомбинациях скрещиваниях источников mo_2 с высоколизиновыми линиями опейк-2 характер наследования признака неодинаков. При использовании в качестве материнских форм источников 2, 3, 5, 6, 8—11 (табл. 1) у всего потомства F₁ был модифицированный эндосперм. Полное подавление в F₁ фенотипа рецессивной мутации

Таблица 2

Содержание лизина и белка в зерне тусклой, модифицированной и стекловидной фракций расщепляющихся початков в зависимости от источников модифицированного эндосперма и генотипа линий. В среднем за 1981—1982 гг.

Источник то ₂	Консистенция зерна	Белок, %	Лизин в белке, %	Лизин в зерне, %
Влияние источников с модифицированным эндоспермом				
I ₂ (R151 o ₂ × Sup W70 то ₂)	то ₂	11,1	3,30	0,37
	Тускл.	11,0	3,37	0,37
	Стекл.	11,5	2,09	0,24
I ₂ (R151 o ₂ × Temp Trop flint то ₂)	то ₂	10,3	3,17	0,33
	Тускл.	10,3	3,35	0,35
	Стекл.	12,6	2,14	0,27
I ₂ (R151 o ₂ × Temp White то ₂)	то ₂	10,2	3,60	0,37
	Тускл.	9,9	3,62	0,36
	Стекл.	10,6	1,98	0,21
I ₂ (R151 o ₂ × Pool 34 то ₂)	то ₂	9,9	3,54	0,35
	Тускл.	10,4	3,25	0,34
	Стекл.	12,6	2,15	0,27
I ₂ (R151 o ₂ × Xc ₄₋₂ то ₂)	то ₂	11,5	2,88	0,33
	Тускл.	11,9	3,37	0,40
	Стекл.	11,6	2,07	0,24
HCP ₀₅ P ₀₅ , %		0,4 1,2	0,17 2,0	0,03 2,9
Влияние линий				
I ₂ (Sup W70 то ₂ × Старицкая местная о ₂)	то ₂	12,9	2,84	0,37
	Тускл.	12,5	3,39	0,42
	Стекл.	13,0	2,35	0,31
I ₂ (Sup W70 то ₂ × Харьковская 44 о ₂)	то ₂	11,1	3,03	0,37
	Тускл.	11,0	3,44	0,38
	Стекл.	11,9	2,65	0,32
I ₂ (Sup W70 то ₂ × Черновицкая 21 о ₂)	то ₂	10,1	3,62	0,37
	Тускл.	10,1	3,81	0,38
	Стекл.	11,1	2,45	0,27
I ₂ (Sup W70 то ₂ × Ep 1 о ₂)	то ₂	11,3	3,16	0,36
	Тускл.	11,4	4,29	0,49
	Стекл.	11,4	2,62	0,29
I ₂ (Sup W70 то ₂ × W64 о ₂)	то ₂	10,6	2,88	0,31
	Тускл.	10,7	3,32	0,36
	Стекл.	10,4	2,66	0,28
HCP ₀₅ P ₀₅ , %		0,6 1,8	0,20 2,2	0,04 3,8

опейк-2 и проявление модифицированного эндосперма указывает прежде всего на доминантный или полудоминантный характер этого признака. Для выяснения генетической структуры модифицирующего комплекса у различных источников и всестороннего анализа характера его наследования необходимы дальнейшие исследования.

О доминантной природе источника Sup W70 то₂ уже сообщалось ранее [7], и она подтвердилась результатами наших экспериментов. Наследование признака то₂ у источников 4 и 7 носило противоречивый характер и для его выяснения требуются дополнительные опыты.

В литературе неоднократно указывалось на более низкую холодостойкость высоколизинового зерна в сравнении с обычным [4, 17]. Проведенный нами анализ этого важного признака у форм с нормализованным эндоспермом (табл. 3) показал, что всхожесть модифицированных семян

(71,4 %) была в среднем на 7,8 % выше, чем у тусклых, и оказалась весьма близкой к всхожести нормальных зерновок (75,2 %). Таким образом, по холодостойкости семена опейк-2 с модифицированным эндоспермом достоверно превосходят тусклые и близки к нормальному зерну.

Выводы

Включение в генотип высоколизиновой кукурузы доминантных или полудоминантных генов-супрессоров приводит к определенной нормализации физической структуры эндосперма. Модифицированные зерновки по содержанию лизина в белке значительно уступают тусклым и имеют такое же содержание белка.

Холодостойкость форм с модифицированным эндоспермом опейк-2 (71,4 %) на 7,8 % больше, чем тусклых, всхожесть их близка к всхожести нормальных зерновок (75,2 %).

Всхожесть модифицированных, тусклых и нормальных семян из расщепляющихся початков при холодном проращивании. 1983 г.

Потомство	Фенотип зерна	Взошло семян, %	Взошедших семян, % к стекловидным
Влияние источника то ₂			
F ₂ (R151 ⁺ /o ₂ × Temp Trop flint mo ₂)	то ₂	80	93
	Тускл.	74	86
	Стекл.	86	100
F ₂ (R151 ⁺ /o ₂ × Temp White mo ₂)	то ₂	80	93
	Тускл.	73	85
	Стекл.	86	100
F ₂ (R151 ⁺ /o ₂ × Pool 34 mo ₂)	то ₂	70	93
	Тускл.	64	85
	Стекл.	75	100
F ₂ (R151 ⁺ /o ₂ × Sup W70 mo ₂)	то ₂	56	95
	Тускл.	54	92
	Стекл.	59	100
F ₂ (R151 ⁺ /o ₂ × Xc ₄₋₂ mo ₂)	то ₂	58	83
	Тускл.	53	76
	Стекл.	70	100
HCP ₀₅ P ₀₅ , %		5,9	
		2,8	
Влияние генотипа линии			
F ₂ (Sup W70 ⁺ /mo ₂ × Старинская o ₂)	то ₂	88	
F ₂ (Sup W70 ⁺ /mo ₂ × Черновицкая 21 o ₂)	то ₂	35	
F ₂ (Sup W70 ⁺ /mo ₂ × Ep 1 o ₂)	то ₂	61	
F ₂ (Sup W70 ⁺ /mo ₂ × W64 A o ₂)	то ₂	28	
F ₂ (Sup W70 ⁺ /mo ₂ × Харьковская 44 o ₂)	то ₂	72	
HCP ₀₅ P ₀₅ , %		6,0	
		3,5	

ЛИТЕРАТУРА

- Белоусов А. А. Влияние экологических и генотипических факторов на адаптивную изменчивость массы зерна высокобелковых линий и гибридов кукурузы опейк-2. — В сб.: Эколог. генетика растений и животных. Ч. 2, Кишинев, 1981, с. 15—16.
- Галеев Г. С., Киссель Н. И., Таова Л. А., Сиринца А. И. Селекция высоколизиновой кукурузы на Кубанской опытной станции ВИР. Итоги и перспективы. — Вестн. с.-х. науки, 1971, № 12, 59—64.
- Галеев Г. С., Таова Л. А. Селекция высоколизиновой кукурузы на Кубанской опытной станции ВИР. — В сб.: Селекция высоколизиновой кукурузы. Краснодар, 1976, с. 50—61.
- Гурьев Б. П., Коэзубенко Л. В. Результаты исследований по созданию раннеспелых гибридов с улучшенным качеством зерна. — В сб.: Селекция высоколизиновой кукурузы. Краснодар, 1976, с. 72—81.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979.
- Зима К. И., Нормов А. А., Радочинская Л. В. Состояние и перспективы селекции кукурузы на повышение количества и качества белка. — С.-х. биология, 1983, № 1, с. 70—75.
- Машников А. С., Хаджинов М. И. Доминантная мутация, улучшающая структуру эндосперма опейк-2 у кукурузы. — Докл. ВАСХНИЛ, № 5, 1979, с. 3—5.
- Мусийко А. С., Соколов В. М., Трофимов В. А. Улучшение консистенции эндосперма зерна высоколизиновой кукурузы. — Вестн. с.-х. науки, 1976, № 10, с. 28—34.
- Наумен-

ко А. И., Кирпа Н. Я. Физико-механические свойства зерна и зерновой массы высоколизиновых гибридов кукурузы. — Кукуруза, № 12, 1978, с. 27—28.

- Палий А. Ф., Цыганаш В. И., Ротарь А. И. Изучение физических и биохимических свойств зерна o₂su₂-гибридов кукурузы. — Цитология и генетика, 1983, № 17, с. 43—47.
- Рядчиков В. Г., Лебедев А. В., Филиппас Т. Б. и др. Белки и структура зерна кукурузы опейк-2. — В кн.: Селекция и генетика кукурузы. Краснодар, 1979, с. 236—258.
- Хаджинов М. И., Зима К. И., Рядчиков В. Г., Нормов А. А. Результаты и перспективы селекции на улучшение количества и качества белка в зерне кукурузы. — В сб.: Проблемы белка в сельск. хоз-ве. М.: Колос, 1975, с. 189—197.
- Ann Report of Purdue Univ. Urbana, 1977, p. 10—13.
- Регу D. A., Fiala F. — Handbook of vigour test methods. Switzerland, 1981, p. 30—37.
- Pickett R. A. — Prog. High Lysine Corn Conf. Purdue Univ., 1966, p. 19—22.
- Pollack M. — Ann. Amelior. Plant., 1970, vol. 20, N 3, p. 337—343.
- Nass H. G., Grapene P. L. — Crop Sci., 1970, vol. 10, N 2, p. 139—140.
- Vasal S. K. — High quality protein maize. Proceeding of the CIMMYT. Purdue Symposium on protein quality in maize. Stroudsburg, 1975, p. 197—216.
- Wellel-Beauger L., Lambert R. J. — Crop Sci., 1982, vol. 22, N 6, p. 1095—1098.

Статья поступила 16 апреля 1984 г.