.....

"

"

"

"

"

"

""

Tarasenko O. M.

Segregation of heterozygotes by Rf_3 gene in the maize backcrosses of Moldavian type of cytoplasmic male sterility

УДК 633.15 : 575

О. М. Тарасенко

НВФГ Компанія "Маїс"

РОЗЩЕПЛЕННЯ Rf_3 -ГЕТЕРОЗИГОТ У ЗВОРОТНИХ СХРЕЩУВАННЯХ КУКУРУДЗИ З МОЛДАВСЬКИМ ТИПОМ ЦИТОПЛАЗМАТИЧНОЇ ЧОЛОВІЧОЇ СТЕРИЛЬНОСТІ

Вивчалось розщеплення Rf_3 -гетерозигот у цитоплазмі молдавського типу ЦЧС кукурудзи у зворотних схрещуваннях. Встановлено значення малих генів, які впливають на характер розщеплення. Ці гени посилюють експресивність головного гена Rf_3 і здатні мати незалежний вплив у певних умовах.

The segregation of heterozygotes by Rf_3 gene in cytoplasm of CMS Moldavian type of maize has been studied in the backcrosses. There was found the significance of small genes for the influence on disjoining nature. These genes enhance the expressivity of main Rf_3 gene and are capable of having independent effect under certain conditions.

Вступ

Цитоплазматична чоловіча стерильність (ЦЧС) у кукурудзи вперше описана Родсом [12]. Вона контролюється взаємодією специфічно зміненої цитоплазми та рецесивними генами [8]. Зараз відкрито декілька типів ЦЧС [1; 5; 6; 13], які відрізняються за характером виявлення та реакції на Rf -гени. Молдавський тип серед них найпоширеніший.

"

© О. М. Тарасенко, 2007

175

Згідно з відомою концепцією у відновленні фертильності молдавського типу ЦЧС, головна роль відводиться одному гену Rf_3 [5; 8]. Подальші дослідження вітчизняних [2–4] та зарубіжних авторів [9–11] свідчать про полігенність системи відновлення фертильності. На відміну від інших, молдавський тип має гаметофітне відновлення. На стадії одноядерних мікроспор гамети, які несуть у собі рецесивний ген rf_3 , виявляються нежиттєздатними, запліднення відбувається лише гаметами з домінантним геном Rf_3 [7].

У досліджах вивчалася взаємодія малих генів із головним Rf_3 . Дослідження спрямовані на виявлення порушень у розщепленні зворотних схрещувань. Вони можуть бути цікавими селекціонерам, враховуючи, що молдавський тип ЦЧС широко використовується у насінництві гібридної кукурудзи.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводилися в Інституті зернового господарства УААН у 1999–2002 роках. У досліджах використовували 12 інбредних ліній, а також їх цитостерильні rf_3 -рецесивні та Rf_3 -домінантні аналоги. Проводили прості схрещування між rf_3 -рецесивними та Rf_3 -домінантними гомозиготними лініями в молдавській цитоплазмі. Отримані Rf_3 -гетерозиготи схрещували з rf_3 -рецесивними гомозиготами.

Фертильність рослин визначали при візуальному огляді волоті в полі. Фертильність рослин оцінювали за шестибальною шкалою, де клас 0 – повна стерильність, стерильні пиляки не виходять із колоскових лусок, клас 1 – повна стерильність, значна кількість стерильних пиляків виходить із колоскових лусок, клас 2 – неповна стерильність, кількість фертильних пиляків не перевищує 25 %, клас 3 – часткова фертильність, кількість фертильних пиляків складає 25–75 %, клас 4 – неповна фертильність, кількість фертильних пиляків перевищує 75 %, клас 5 – повна фертильність. При цьому до стерильних відносили класи 0 та 1, до квітучих 2–5, фертильними вважали класи 4 та 5.

Результати та їх обговорення

Майже в усіх комбінаціях, отриманих від схрещування М-стерильних rf_3 -аналогів із Rf_3 -лініями, спостерігали відновлення цвітіння до нормального рівня (класи 4 та 5) (табл. 1). Виняток складають гібриди P502M x P149MB і Дн619М x Іув132MB, рослини яких були переважно частково фертильними. Усі ці генотипи схрещували з rf_3 -рецесивними лініями.

За законом Менделя розщеплення у зворотному моногібридному схрещуванні повинно складати відношення 1 : 1. У наших дослідженнях тільки частина комбінацій відповідає цій схемі. У зворотних схрещеннях, в яких материнська форма простого гібрида представлена лінією Дн619М, спостерігається різноманітність (табл. 2). Ця лінія була створена раніше в лабораторії генетики інституту, і селекція її була спрямована на закріплювальну здатність. Із таблиці 2 видно, що різноманіття за рівнем фертильності залежить від батьківської форми.

У комбінаціях з гібридом Дн619М x А392МВ розщеплення відповідає очікуваному, коли зворотною батьківською формою є А392. Коли ж зворотна батьківська форма – Дн619, відхилення суттєве. При цьому фертильність більшості рослин низького рівня (переважно клас 2). Якщо віднести ці рослини до стерильних, які не мають головного Rf -гена, відхилення у розщепленні не буде відповідати очікуваному. Треба відзначити, що цвітіння простого гібрида проходило нормально (класи 4–5). Це дозволяє припустити присутність малих генів у цьому генотипі, ефект дії яких у зворотних схрещуваннях зменшився через зменшення їх кількості.

Таблиця 1

**Фертильність простих гібридів кукурудзи,
отриманих за схемою $CumMrf_3rf_3 \times CumNRf_3Rf_3$**

Назва схрещування	Кількість рослин	Розподіл за класами					
		0	1	2	3	4	5
Дн619М х А392МВ	19	0	0	0	0	3	16
Дн619М х F522МВ	11	0	0	0	0	2	9
Дн619М х W8МВ	17	0	0	0	0	0	17
Дн619М х Lc184МВ	16	0	0	0	0	0	16
Дн619М х Iuv132МВ	19	0	0	0	13	6	0
Дн619М х B73МВ	15	0	0	0	0	0	15
P502М х А385нМВ	15	0	0	0	0	0	15
А385М х Дн502МВ	13	0	0	0	0	0	13
P502М х А619МВ	15	0	0	0	0	0	15
А619М х Дн502МВ	19	0	0	0	0	0	19
P502М х P149МВ	15	0	0	1	13	1	0
P149М х Дн502МВ	10	0	0	0	0	0	10
P165М х А619МВ	17	0	0	0	0	0	17
А619М х P165МВ	6	0	0	0	0	0	6
P165М х P149МВ	13	0	0	0	0	0	13
P149М х P165МВ	3	0	0	0	0	2	1

Таблиця 2

**Розщеплення гетерозигот кукурудзи $CumMRf_3rf_3$
у схрещуваннях з лінією Дн619М**

Назва схрещування	Кількість рослин	Розподіл за класами						Очікуване розщеплення	$\chi^2_{1:1}$	p
		0	1	2	3	4	5			
(Дн619М х А392МВ) х А392	13	6	1	1	0	1	4	6,5 : 6,5	0,08	0,95 > p > 0,8
(Дн619М х А392МВ) х Дн619	30	20	1	6	1	0	2	15 : 15	4,8	0,2 > p > 0,05
(Дн619М х F522МВ) х F522	27	6	7	2	5	1	6	13,5 : 13,5	0,04	0,99 > p > 0,95
(Дн619М х F522МВ) х Дн619	29	15	4	5	5	0	0	14,5 : 14,5	2,79	0,5 > p > 0,2
(Дн619М х W8МВ) х W8	23	10	0	3	0	1	9	11,5 : 11,5	0,39	0,8 > p > 0,5
(Дн619М х W8МВ) х Дн619	14	4	1	4	2	1	2	7 : 7	1,14	0,5 > p > 0,2
(Дн619М х Lc184МВ) х Lc184	29	5	0	6	0	0	18	14,5 : 14,5	12,45	p < 0,01
(Дн619М х Lc184МВ) х Дн619	16	5	2	5	0	1	3	8 : 8	0,25	0,8 > p > 0,5
(Дн619М х Iuv132МВ) х Iuv132	28	21	1	6	0	0	0	14 : 14	9,86	p < 0,01
(Дн619М х Iuv132МВ) х Дн619	18	11	2	3	1	0	1	9 : 9	3,56	0,2 > p > 0,05
(Дн619М х B73МВ) х B73	27	13	0	0	0	2	12	13,5 : 13,5	0,04	0,99 > p > 0,95
(Дн619М х B73МВ) х Дн619	25	16	0	3	3	1	2	12,5 : 12,5	1,96	0,2 > p > 0,05

Цікаві дані отримані в беккроссах із гібридом Дн619М х F522МВ. Як і в попередньому випадку, у зворотному схрещуванні з лінією з високою фертилізуювальною здатністю F522, кількість квітучих і стерильних рослин близька. Часткова фертильність при цьому виражена переважно класом 3. В іншому схрещуванні (із Дн619) переважають стерильні рослини, а квітучі відносяться до частково-фертильних.

У беккроссах, де як носій Rf -гена використовується відновлювач W8МВ, розщеплення відповідає очікуваному, але у схрещуваннях із лінією Дн619 переважають частково-фертильні рослини.

Найвищий рівень фертильності спостерігався в комбінації (Дн619М х Lc184) х Lc184. У цьому схрещуванні відбувається найчіткіший розподіл за класами: присутні рослини з повною фертильністю (клас 5) та частковою низького рівня (клас 2). Лінія Lc184 схильна до прояву часткової фертильності у стерильній цитоплазмі [5], тому можна припустити, що рослини з класом 2 не мають головного гена Rf_3 , а відновлення відбувається за допомогою малих генів. Схрещування з іншою лінією –

Дн619 характеризується погіршенням цвітіння. Більша частина квітучих рослин відноситься до класів 2 і 3.

Зворотні схрещування з гібридом Дн619М х Іув132МВ проявляють високий процент стерильних рослин. При цьому розщеплення у комбінації, де батьківською формою є Іув132, не відповідає очікуваному ($p < 0,01$). Потрібно відзначити, що відновлювач Іув132МВ має слабку відновну функцію й у посушливих умовах сам знижує фертильність, а також не в повній мірі відновлює фертильність простого гібрида (див. табл. 1).

Щодо комбінацій з відновлювачем В73МВ, то у зворотному схрещуванні з В73 спостерігається найчіткіше розщеплення. У схрещуванні з Дн619, як і в інших випадках, переважає часткова фертильність.

Отже, рівень фертильності зворотних схрещувань залежить від фертилізуючої здатності батьківської форми. У разі високої фертилізуючої здатності розщеплення відповідає очікуваному 1 : 1. В іншому випадку (батьківська форма має високу стерилізуючу здатність) спостерігається відхилення у бік стерильних рослин, при цьому фертильність квітучих рослин переважно низького рівня.

В інших зворотних схрещуваннях (табл. 3) як повторну батьківську форму використовували лінії з високою стерилізуючою та високою фертилізуючою здатностями. Ця схема дозволяє порівнювати як *rf3*-рецесивні лінії, так і *Rf3*-аналоги на близькому генетичному рівні.

Таблиця 3

Розщеплення гетерозигот кукурудзи *CumMRf3rf3* у зворотних схрещуваннях із лініями з різною стерилізуючою здатністю

Назва схрещування	Кількість рослин	Розподіл за класами						Очікуване розщеплення	$\chi^2_{1:1}$	p
		0	1	2	3	4	5			
(P502M х A385нМВ) х P502	50	30	13	4	3	0	0	25 : 25	25,92	$p < 0,01$
(A385M х Дн502МВ) х P502	69	9	17	10	8	2	3	34,5 : 34,5	4,19	$0,05 > p > 0,01$
(P502M х A385нМВ) х A385	51	8	8	17	5	1	12	25,5 : 25,5	7,08	$p < 0,01$
(A385M х Дн502МВ) х A385	53	0	0	8	10	5	30	26,5 : 26,5	53	$p < 0,01$
(P502M х A619МВ) х P502	22	12	3	5	1	1	0	11 : 11	2,91	$0,2 > p > 0,05$
(A619M х Дн502МВ) х P502	59	34	8	10	3	0	4	29,5 : 29,5	10,59	$0,05 > p > 0,01$
(P502M х A619МВ) х A619	43	15	1	8	3	2	14	22,5 : 22,5	2,81	$0,2 > p > 0,05$
(A619M х Дн502МВ) х A619	52	16	2	14	4	1	15	26 : 26	4,9	$0,05 > p > 0,01$
(P149M х Дн502МВ) х P502	52	24	3	12	7	1	5	26 : 26	0,08	$0,8 > p > 0,5$
(P502M х P149МВ) х P502	59	37	8	11	2	1	0	29,5 : 29,5	16,29	$p < 0,01$
(P149M х Дн502МВ) х P149	56	16	0	8	8	3	21	28 : 28	10,29	$p < 0,01$
(P502M х P149МВ) х P149	50	29	2	9	5	4	1	25 : 25	2,88	$0,2 > p > 0,05$
(P165M х A385нМВ) х P165	51	30	0	2	2	2	15	25,5 : 25,5	1,33	$0,5 > p > 0,2$
(A385M х P165МВ) х P165	38	22	0	4	3	5	4	19 : 19	0,95	$0,5 > p > 0,2$
(P165M х A385нМВ) х A385	59	14	7	6	0	0	32	29,5 : 29,5	4,89	$0,05 > p > 0,01$
(A385M х P165МВ) х A385	65	5	15	26	9	1	9	32,5 : 32,5	9,62	$p < 0,01$
(P165M х A619МВ) х P165	28	17	0	0	1	3	7	14 : 14	1,29	$0,5 > p > 0,2$
(A619M х P165МВ) х P165	47	27	1	5	1	2	11	23,5 : 23,5	1,72	$0,2 > p > 0,05$
(P165M х A619МВ) х A619	19	5	0	6	3	1	4	9,5 : 9,5	2,13	$0,2 > p > 0,05$
(A619M х P165МВ) х A619	53	30	2	9	0	3	9	26,5 : 26,5	2,28	$0,2 > p > 0,05$
(P165M х P149МВ) х P165	40	22	1	1	4	5	7	20 : 20	0,9	$0,5 > p > 0,2$
(P149M х P165МВ) х P165	40	21	0	1	2	2	14	20 : 20	0,94	$0,5 > p > 0,2$
(P165M х P149МВ) х P149	58	22	1	19	7	4	5	29 : 29	2,48	$0,2 > p > 0,05$
(P149M х P165МВ) х P149	51	24	1	6	6	6	8	25,5 : 25,5	0,02	$0,95 > p > 0,8$

Дані таблиці свідчать про велике різноманіття в розщепленні, незважаючи на те, що всі схрещування за головним геном *Rf3* були ідентичними. Як видно з таблиці, залежно від батьківської форми значно змінюється характер розщеплення.

В обох комбінаціях із гібридом P502M x A385нМВ розщеплення не відповідає очікуваному 1 : 1 ($p < 0,01$). При цьому у схрещуваннях із P502 спостерігається відхилення у бік підвищення кількості стерильних рослин, а у беккросі з A385, навпаки, у бік квітучих. Аналогічна картина спостерігається у схрещуваннях із гібридом A385M x Дн502МВ. У зворотних схрещуваннях із P502 і A385 фертильність змінюється у бік збільшення за умови використання як відновлювача лінії Дн502МВ. Генотипи розглянутих простих гібридів ідентичні, за винятком тих змін, які відбулися при створенні аналога-відновлювача Дн502МВ. Потрібно відзначити, що під час селекції ця лінія була генетично реконструйована – крім головного гена їй були передані інші, які посилюють ефект Rf_3 , чому й назва аналога-відновлювача де-що відрізняється (Дн502). Ці зміни можна вважати причиною різниці між тими зворотними схрещуваннями, де як батьківська форма використовується одна лінія.

Характер розщеплення беккросів гібрида P502M x A619МВ з обома батьківськими формами відрізняється від моногібридного аналізуючого схрещування. Визначну роль у розподілі рослин за класами відіграє зворотна батьківська форма. Так, у комбінації з P502 переважає стерильність, а квітучі рослини мають низький рівень фертильності (переважно клас 2). У схрещуваннях із A619, навпаки, квітучих рослин значно більше, при цьому рівень фертильності вищий, переважають повністю відновлені рослини (клас 5). У схрещуваннях із гібридом A619M x Дн502МВ відхилення від розщеплення 1 : 1 більш суттєве ($0,05 > p > 0,01$). Ці комбінації також відрізняються залежно від батьківської форми: беккроси з лінією з високою стерилізуювальною здатністю P502 характеризуються переважанням стерильних рослин, а з A619 – фертильних.

Значна різниця спостерігалася серед беккросів з гібридом P149M x Дн502МВ. При зворотному схрещуванні з лінією P502 розщеплення відповідає очікуваному. Однак квітучі рослини відносяться переважно до класів 2 і 3. У комбінації з лінією P149 у потомстві переважають фертильні рослини. В аналізуючих схрещуваннях із гібридом P502M x P149МВ, навпаки, відхилення від розщеплення 1 : 1 спостерігається в комбінації з лінією з високою стерилізуювальною здатністю P502, воно виражене у підвищенні кількості стерильних рослин. У схрещуванні з P149 розщеплення відповідає очікуваному 1 : 1, але при цьому більшість квітучих рослин частково-фертильні.

Важливо відзначити, що у простих схрещуваннях гібрид P149M x Дн502МВ має більш повне відновлення, ніж зворотна комбінація P502M x P149МВ (див. табл. 1). Це пояснюється присутністю домінантних генів-модифікаторів аналога-відновлювача Дн502МВ, яких не має P502. Це ж є причиною вищого рівня фертильності беккросів.

Інші комбінації представлені генотипами ліній P165 і A385. У схрещуваннях із P165 розщеплення відповідає відношенню 1 : 1. При цьому більша питома вага фертильних рослин спостерігається в комбінації з гібридом P165M x A385нМВ. У беккросі з іншим гібридом – A385M x P165МВ – квітучі рослини розподілені за всіма класами фертильності (2–5). Щодо схрещувань із A385, тут відмічається відхилення від очікуваного розщеплення у бік збільшення кількості квітучих рослин. Слід відзначити, що лінія A385 має високу фертилізуювальну здатність та в М-цитоплазмі часто проявляє часткову фертильність. В іншому схрещуванні – (A385M x P165МВ) x-х A385 – картина розщеплення розмита, серед квітучих рослин переважає часткова фертильність. Тут рослини з класом 2 могли бути як рецесивними гомозиготами, так і гетерозиготами за головним геном.

У зворотних схрещуваннях із гібридами P165M x A619МВ і A619M x P165МВ рівень фертильності рослин також залежить як від генотипу батьківської форми, так і

від лінії-відновлювача. У комбінації з P165 переважають стерильні рослини. У беккросі (P165M х A619MB) х P165 спостерігається чіткіший розподіл. У схрещуванні (A619M х P165MB) х P165, навпаки, значна частина рослин має часткову фертильність. У комбінації (P165M х A619MB) х A619 переважають квітучі рослини. Необхідно враховувати, що лінія A619 у М-цитоплазмі проявляє часткову фертильність, отже, у беккросах з нею рослини з класом 2 можна віднести до рецесивних *rf3*-генотипів. У схрещуваннях із гібридом A619 х P165MB, навпаки, переважають стерильні рослини. Така різниця в розщепленні двох генотипів з однією батьківською формою (A619) може бути віднесена на рахунок різниці за малими генами ліній-відновлювачів A619MB і P165MB.

Зворотні схрещування з генотипами P165 і P149 характеризуються незначними відхиленнями від очікуваного розщеплення. Прості гібриди як у прямій (P165M х P149MB), так і в оберненій (P149M х P165MB) комбінаціях мали високий рівень фертильності. Зворотні схрещування обох гібридів із P165 мають близьке розщеплення, причому (P149M х P165MB) х P165 має вищу питому вагу фертильних рослин серед квітучих. У комбінаціях з іншою лінією – P149 – прослідковується подібна тенденція. У гібриді (P165M х P149MB) х P149 відмічається більша кількість квітучих рослин, але (P149M х P165MB) х P149 характеризується вищим рівнем квітучих рослин. Лінія P165 виділяється стерилізуювальною здатністю та дещо вищим рівнем фертильності схрещування, де носієм гена *Rf3* є аналог-відновлювач P165MB. Це можна пояснити іншими спадковими змінами, які відбулися у процесі селекції аналога.

Таким чином, у всіх схрещуваннях, в яких лінія P502 була батьківською формою, переважали стерильні та частково-фертильні рослини, на відміну від тих, де батьківською формою були лінії з високою фертилізуювальною здатністю (A385, A619 і P149). В останніх випадках фертильні рослини складали, як правило, близько половини потомства, що відповідає долі гетерозигот за головним геном. Дані таблиці також переконливо свідчать про те, що генотип лінії Дн502MB відрізняється від P502 не лише головним геном *Rf3*, а й іншими генами, що посилюють ефект *Rf3*, оскільки у схрещуваннях, де за джерело *Rf3* використовували лінію Дн502MB, фертильність була вищою. У тих комбінаціях, в яких проводилось вивчення P165 та ліній з високою фертилізуювальною здатністю (A385, A619 і P149), спостерігали менші розбіжності. Аналог-відновлювач лінії A385 показав більші переваги як відновлювач фертильності порівняно з P165MB. Близькі картини розщеплення отримані при порівнянні P165MB і A619MB та P165MB і P149MB, незважаючи на те, що оригінальна лінія P165 має вищу стерилізуювальну здатність. Можливо, при селекції аналога-відновлювача лінії P165 окрім *Rf3* були передані деякі інші гени, які посилюють дію головного. Теоретично така можливість існує і досить переконливо вона продемонстрована на лінії P502.

Певний інтерес становлять схрещування, всі батьківські форми яких мають високу фертилізуювальну здатність (табл. 4). Всі комбінації не дають чіткого розщеплення. При цьому переважають квітучі рослини. Найбільше відхилення від очікуваного розщеплення 1 : 1 спостерігається у схрещуваннях із гібридом A385M х P149MB. Так, у зворотному схрещуванні з лінією A385 квітучі рослини складають абсолютну більшість. У іншому беккросі – (A385M х P149MB) х P149 – квітучі рослини також переважають.

У беккросах із гібридом A619M х P149MB спостерігаються менші відхилення. При цьому характер розщеплення у схрещуваннях з обома батьками подібний. Зворотні схрещування з іншим гібридом – P149M х A619MB також мають близькі характеристики, але у цих комбінаціях спостерігалися відхилення у бік квітучих рослин.

Таблиця 4

Розщеплення гетерозигот кукурудзи *CumMRf₃rf₃* у зворотних схрещуваннях із лініями з високою фертилізуювальною здатністю

Назва схрещування	Кількість рослин	Розподіл за класами						Очікуване розщеплення	$\chi^2_{1:1}$	<i>p</i>
		0	1	2	3	4	5			
(A385M x P149MB) x A385	23	0	1	2	4	4	12	11,5 : 11,5	19,17	<i>p</i> < 0,01
(P149M x A385нMB) x A385	56	8	8	6	7	2	25	28 : 28	10,29	<i>p</i> < 0,01
(P149M x A385нMB) x P149	61	5	6	12	10	2	26	30,5 : 30,5	24,9	<i>p</i> < 0,01
(A385M x P149MB) x P149	61	2	1	10	10	10	28	30,5 : 30,5	49,59	<i>p</i> < 0,01
(P149M x A619MB) x P149	53	11	3	8	6	9	16	26,5 : 26,5	11,79	<i>p</i> < 0,01
(A619M x P149MB) x P149	59	20	1	15	6	3	14	29,5 : 29,5	4,89	0,05 > <i>p</i> > 0,01
(P149M x A619MB) x A619	45	7	-	15	4	6	13	22,5 : 22,5	21,36	<i>p</i> < 0,01
(A619M x P149MB) x A619	53	17	3	8	8	5	12	26,5 : 26,5	3,19	0,2 > <i>p</i> > 0,05

Крім зворотних схрещувань відновлених гібридів із вихідними рецесивними формами, проводили реципрокні схрещування, де як материнські форми використовували стерильні аналоги цих же ліній. Згідно з дослідженням Бучерта [3], у подібних схрещуваннях очікується повна фертильність. У наших дослідженнях подібна одноманітність не спостерігалася. Рівень фертильності таких зворотних схрещувань у більшій мірі залежить від генотипічних особливостей материнської форми (табл. 5).

Таблиця 5

Аналіз стерилізуювальної здатності ліній кукурудзи A619 і Дн619 у зворотних схрещуваннях

Назва схрещування	Розподіл рослин за класами						Частка рослин у класах, %		
	0	1	2	3	4	5	0-1	2-3	4-5
A619M x (A619M x B907тУВ)	3	1	1	3	0	18	15,4	15,4	69,2
Дн619M x (Дн619M x Б907тУВ)	11	4	3	2	1	5	57,7	19,2	23,1
A619M x (A619M x A392MB)	1	0	0	2	6	20	3,4	6,9	89,7
Дн619M x (Дн619M x A392MB)	3	1	4	3	2	9	18,2	31,8	50,0
A619M x (A619M x W8MB)	2	0	6	1	2	12	8,7	30,4	60,9
Дн619M x (Дн619M x W8MB)	6	4	7	2	0	3	45,5	40,9	13,6
A619M x (A619M x Iuv132MB)	0	0	3	3	1	9	0	37,5	62,5
Дн619M x (Дн619M x Iuv132MB)	2	5	10	9	0	0	26,9	73,1	0

Порівняння проводиться між лінією A619 та її аналогом-закріплювачем Дн619. При створенні останнього була проведена реконструкція генотипу A619, спрямована на заміну малих генів рецесивними алелями іншої лінії шляхом беккросів.

Як видно з таблиці, вищий рівень фертильності спостерігався в усіх схрещуваннях із лінією A619M, де стерильні рослини відсутні або складають невеликий процент. Це можна розглядати як наслідок того, що переважна частина фертильного пилку простих гібридів мала домінуючий ген *Rf₃*, а високий процент стерильних рослин у беккросів з іншою лінією (Дн619M) при запиленні подібним пилком дозволяє відносити більшість стерильних рослин до домінуючих генотипів.

Висновки

Різноманіття за рівнем фертильності *Rf₃*-гетерозигот у схрещуваннях з *rf₃*-рецесивними лініями свідчить про значення малих генів для експресивності головного гена *Rf₃*. Вони можуть посилювати дію останнього. Носіями малих генів можуть виступати як *Rf₃*-домінантні, так і *rf₃*-рецесивні генотипи. У першому випадку вони посилюють здатність відновлювати функцію фертильності у схрещуваннях із М-цитостерильними генотипами, у другому – послаблюють закріплювальну здатність.

За результатами досліджень можна виділити лінії-носії малих генів – це лінії з високою фертилізуювальною здатністю (A619, A385, F522, W8, Lc184 і P149). Лінії Дн619, P165, P502 та Iuv132, навпаки, мають високу стерилізуювальну здатність, у результаті чого можна припустити, що малі гени у них перебувають у рецесивному стані. Лінії A392 та B73 займають проміжне становище, можливо, що кількість генів-модифікаторів у них не достатня для самостійного впливу.

Робота виконана під керівництвом доктора біологічних наук В. О. Гонтаровського, за що автор висловлює йому щиру вдячність.

Бібліографічні посилання

1. **Гонтаровский В. А.** Генетическая классификация источников цитоплазматической мужской стерильности у кукурузы // Генетика. – 1971. – Т. 7, № 9. – С. 22–30.
2. **Гонтаровский В. А.** Комплементарное взаимодействие *Rf*-генов в цитоплазме молдавского типа ЦМС кукурузы // Цитология и генетика. – 2003. – Т. 37, № 3. – С. 16–23.
3. **Гонтаровский В. А.** Гаметофитное расщепление гетерозигот по гену *Rf3* в цитоплазме молдавского типа ЦМС кукурузы / В. А. Гонтаровский, О. Н. Тарасенко // Фактори експериментальної еволюції організмів. – К.: Аграрна наука, 2003. – С. 137–142.
4. **Тарасенко О. М.** Взаємодія малих генів у *rf3*-рецесивних генотипах кукурудзи з молдавським типом ЦЧС // Науковий вісник Ужгородського університету. – 2006. – Вип. 18. – С. 9–14.
5. **Хаджинов М. И.** Цитоплазматическая мужская стерильность кукурузы и использование ее в селекции и семеноводстве // Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве кукурузы. – К.: Издательство Украинской академии с.-х. наук, 1962. – С. 103–140.
6. **Becket J. B.** Classification of male-sterile cytoplasm in maize. // Crop. Sci. – 1971. – Vol. 11, N 6. – P. 724–728.
7. **Buchert J. G.** The stage of genome-plasmon interaction in the restoration of fertility to cytoplasmically pollen-sterile maize // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1961. – Vol. 47. – P. 1436–1440.
8. **Duvick D. N.** Cytoplasmic pollen sterility in corn // Advances Genetics. – 1965. – Vol. 13. – P. 1–56.
9. **Gabay-Laughnan S.** Late reversion events can mimic imprinting of restorer-of-fertility genes in cms-S maize. // Maydica. – 1997. – Vol. 42, N 2. – P. 163–172.
10. **Gabay-Laughnan S.** Chromosome location of two Oh51A CMS-S restoring alleles and their potential usefulness in the molecular cloning of *rf* loci / S. Gabay-Laughnan, C. D. Chase // Maize genetics news letter. – 2000. – Vol. 74. – P. 73–74.
11. **Molecular-genetic** characterization of CMS-S restorer-of-fertility alleles identified in mexican maize and teosinte / S. Gabay-Laughnan, C. D. Chase, V. M. Ortega, L. Zhao // Genetics. – 2004. – Vol. 166. – P. 959–970.
12. **Rhoades M. M.** Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays* // Science. – 1931. – Vol. 73. – P. 340–341.
13. **Yan Z.** Analisis on new CMS types *Bao I*, *Bao II* in maize (*Zea mays* L.) / Z. Yan, M. Zeng, T. Yang // Maize genetics cooperation news letter. – 2000. – Vol. 74. – P. 3–4.

Надійшла до редколегії 12.10.2006