

В. Ю. ЧЕРЧЕЛЬ, Б. В. ДЗЮБЕЦЬКИЙ,
Т. М. САТАРОВА, К. В. ДЕНИСЮК, О. Ф. СТАСІВ

ВИХІДНИЙ МАТЕРІАЛ



**зародкової
плазми
ЛАНКАСТЕР**

у селекції і біотехнології

КУКУРУДЗИ



NATIONAL ACADEMY OF AGRARIAN SCIENCES OF UKRAINE
THE INSTITUTE OF GRAIN CROPS

V. YU. CHERCHEL, B. V. DZIUBETSKYI,
T. M. SATAROVA, K. V. DENYSIUK, O. F. STASIV

INITIAL MATERIAL
of **LANCASTER**
germplasm
in maize
selection
and biotechnology

MONOGRAPH

Kyiv
AGRARN NAUKA
2020

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ
ДЕРЖАВНА УСТАНОВА ІНСТИТУТ ЗЕРНОВИХ КУЛЬТУР

В. Ю. ЧЕРЧЕЛЬ, Б. В. ДЗЮБЕЦЬКИЙ,
Т. М. САТАРОВА, К. В. ДЕНИСЮК, О. Ф. СТАСІВ

ВИХІДНИЙ МАТЕРІАЛ
зародкової плазми
ЛАНКАСТЕР
у селекції
і біотехнології
КУКУРУДЗИ

МОНОГРАФІЯ

Київ
АГРАРНА НАУКА
2020

УДК 633.15:631.527:57.084:575.2

Ч21

Рекомендовано до друку
вченою радою Державної установи Інститут зернових культур НААН
29 липня 2019 р. (протокол № 12)

Рецензенти:

- Ю. О. Лавриненко** – доктор сільськогосподарських наук, професор, член-кореспондент НААН, головний науковий співробітник Інституту зрошуваного землеробства НААН;
В. В. Ващенко – доктор сільськогосподарських наук, професор, завідувач кафедри селекції і насінництва Дніпровського державного аграрно-економічного університету;
Л. М. Чернобай – доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник, завідувачка лабораторії селекції та насінництва кукурудзи Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН

**Черчель В. Ю., Дзюбецький Б. В., Сатарова Т. М., Денисюк К. В.,
Ч21 Стасів О. Ф.** Вихідний матеріал зародкової плазми Ланкастер у селекції і біотехнології кукурудзи : монографія. Київ: Аграрна наука, 2020. 352 с., з ілюстр. DOI: [org/10.31073/978-966-540-500-9](https://doi.org/10.31073/978-966-540-500-9)

ISBN 978-966-540-500-9

У монографії на фоні історичного огляду розвитку наукової селекції і переходу до інбридинго-гібридизаційної моделі подано історію формування поняття «зародкова плазма» та загальна характеристика основних її типів, використовуваних нині в селекції кукурудзи. За результатами багаторічних досліджень авторського колективу представлено молекулярно-генетичну характеристику ліній плазми Ланкастер за маркерами одонуклеотидного поліморфізму ДНК, а також клітинно-інженерні особливості цієї плазми за калусогенною та регенераційною здатністю *in vitro*. Ланкастер та інші сучасні типи зародкової плазми кукурудзи розглянуто з точки зору їхнього використання як вихідного матеріалу для гетерозисної селекції, особливо для селекції скоростиглих форм. Проаналізовано особливості використання методу матроклініної гаплоїдії для створення гомозиготних ліній на основі різних типів зародкової плазми. Надано оцінку потенціалу продуктивності ліній Ланкастер та інших типів зародкової плазми кукурудзи за використання у скоростиглих гібридах різних гетерозисних моделей.

Призначено для спеціалістів у галузі селекції, біотехнології, біології, а також студентів, аспірантів і викладачів навчальних закладів вищої освіти аграрного, біологічного та біотехнологічного профілів.

The monograph presents the history of the formation of the concept «germplasm» and general characteristics of its main types in modern maize breeding under the historical review of the development of scientific selection and the transition to the inbreeding and hybridization model. According to the results of authors' long-term investigations, the molecular and genetic characteristics of Lancaster inbreds by markers of single nucleotide polymorphism of DNA, as well as cell engineering features of this germplasm on callusogenic and regeneration ability *in vitro* are presented. Lancaster and other modern types of maize germplasm are considered in terms of their use as the initial materials for heterotic selection, especially in selection of early ripening forms. The peculiarities of using the method of matroclinal haploidy to create homozygous lines for different types of germplasm are analyzed. The productivity potential estimation for inbreds of Lancaster and other types of maize germplasm in early ripening hybrids of different heterotic models is given.

The monograph is intended for specialists in selection, biotechnology, biology, as well as students, graduate students and lecturers of agricultural, biotechnological and biological specialties.

УДК 633.15:631.527:57.084:575.2

ISBN 978-966-540-500-9

© В. Ю. Черчель, Б. В. Дзюбецький, Т. М. Сатарова,
К. В. Денисюк, О. Ф. Стасів, 2020

© Державне видавництво «Аграрна наука» НААН, 2020

ЗМІСТ

Перелік умовних позначень, символів і скорочень	8
Передмова	10
Вступ	15

Розділ 1.

Зародкові плазми кукурудзи та розвиток селекції	20
1.1. Виникнення і доместикація виду <i>Zea mays</i>	20
1.2. Виникнення наукової селекції кукурудзи	21
1.3. Історія селекційних досліджень кукурудзи в Україні	24
1.4. Виникнення поняття «зародкова плазма»	35
Список використаних джерел	38

Розділ 2.

Сучасні напрями біотехнологічних досліджень кукурудзи	44
2.1. Молекулярно-генетичні технології в біотехнологічних та селекційних дослідженнях кукурудзи	45
2.1.1. Структурна організація геному кукурудзи	45
2.1.2. Внутрішньовидовий поліморфізм геному кукурудзи	53
2.1.3. Типи молекулярних маркерів та їхнє застосування для характеристики генетичного поліморфізму у кукурудзи	57
2.2. Клітинно-інженерні технології у кукурудзи	61
2.3. Генетично-інженерні технології у кукурудзи	68
2.4. Гаплоїдія та її застосування в селекційному процесі у кукурудзи	71
Список використаних джерел	74

Розділ 3.

Загальна та біотехнологічна характеристика плазми Ланкастер у кукурудзи	97
3.1. Історія виникнення та загальна характеристика плазми Ланкастер ...	97
3.2. Специфічні особливості сучасних генотипів Ланкастер за результатами молекулярно-генетичного SNP-аналізу	102

ВИХІДНИЙ МАТЕРІАЛ
зародкової плазми Ланкастер у селекції і біотехнології кукурудзи

3.2.1. SNP-аналіз сучасних ліній кукурудзи плазми Ланкастер	102
3.2.2. Групування та кластеризація ліній кукурудзи за результатами SNP-аналізу	106
3.2.3. Алейний стан SNP-маркерів, характерний для ліній кукурудзи плазми Ланкастер	115
3.2.4. Варіювання та спорідненість ліній кукурудзи зародкової плазми Ланкастер за SNP-маркерами	122
3.3. Клітинно-інженерна характеристика генотипів кукурудзи плазми Ланкастер у культурі <i>in vitro</i>	132
3.3.1. SNP-характеристика ліній кукурудзи плазми Ланкастер, обраних для досліджень у культурі <i>in vitro</i>	133
3.3.2. Калусогенез у культурі <i>in vitro</i> у генотипів кукурудзи плазми Ланкастер	136
3.3.2.1. Генотипні особливості індукції калусогенезу та субкультивування у ліній і гібридів кукурудзи плазми Ланкастер	137
3.3.2.2. Варіювання показників калусогенезу у представників плазми Ланкастер за зміни складу живильних середовищ	144
3.3.3. Регенерація рослин у культурі <i>in vitro</i> у генотипів зародкової плазми Ланкастер	151
3.3.3.1. Регенерація рослин плазми Ланкастер в умовах <i>in vitro</i> на середовищах для індукції регенерації	151
3.3.3.2. Оптимізація виживаності рослин-регенерантів у генотипів кукурудзи плазми Ланкастер у ґрунті	160
Список використаних джерел	168

Розділ 4.

Типи зародкової плазми як вихідний селекційний матеріал для гетерозисної селекції кукурудзи	176
4.1. Формування генетичної бази колекції скоростиглих зразків кукурудзи на основі плазми Ланкастер та інших типів зародкової плазми	176
4.2. Добір вихідного матеріалу кукурудзи для програм інбридингу скоростиглих форм	187
4.3. Динаміка оновлення базових ліній та основних типів зародкової плазми у гібридів конкурсного випробування	200
Список використаних джерел	216

Розділ 5.

Особливості використання методу гаплоїдії за участі різних типів зародкової плазми	220
---	------------

5.1. Роль вихідного матеріалу за використання методу гаплоїдії	220
5.2. Виявлення гаплоїдних генотипів за допомогою генетичного маркування	226
5.3. Використання подвоєних гаплоїдів у селекційному процесі кукурудзи	239
5.4. Дослідження маркерних генотипів кукурудзи для ідентифікації гаплоїдів під час застосування методу генетичного маркування	249
<i>Список використаних джерел</i>	254

Розділ 6.

Типи зародкової плазми в селекції скоростиглих гібридів кукурудзи	258
6.1. Екологічна стабільність урожайності зерна гібридів кукурудзи різних груп стиглості	259
6.2. Урожайність зерна скоростиглих гібридів кукурудзи різних сортозмін	270
6.3. Сучасна структура скоростиглого гібрида південного екотипу	275
<i>Список використаних джерел</i>	283
<i>Післямова</i>	287

Додаток А.

Методика та результати молекулярно-генетичних досліджень генотипів кукурудзи зародкової плазми Ланкастер	289
<i>Список використаних джерел</i>	330

Додаток Б.

Методика та результати клітинно-інженерних досліджень генотипів кукурудзи зародкової плазми Ланкастер	331
<i>Список використаних джерел</i>	351

ПЕРЕДМОВА



Золото інків: чому весь світ летить у Перу за магією та до чого тут маїс

1.

Нічний автовокзал Куско, стародавньої столиці суворих інків, вщент забитий натовпом сучасних індіанців. Я міцно притискаю рюкзак до ніг та знов, вже вп'яте за останні десять хвилин, перевіряю потаємну сумку-кишеньку з грошиками, що тихенько обіймає життя під дорожньою курткою. Ця кишенька тримає в собі усі гроші, що ми з чоловіком маємо, аби повернутися додому в Україну. Та спочатку – нам треба завершити епічну подорож нічними автобусами з Перу до Аргентини через Болівію.

Це вперше я стала хранителем золотих запасів нашої маленької пересувної держави з двох відчайдушів. До цього, по всій Аргентині, Чилі і Перу, цінності носив на собі чоловік, але якщо ми вже боремося за рівність прав, то чому тільки його має стискати параноя? Сьогодні моя черга дивитися на всіх з підозрою.

Напередодні, аби додати своїм автобусним ночівлям ще трішки перцю, ми начиталися історій пересування нічними автобусами на форумах досвідчених мандрівників. Основна порада звідти: «купляйте найдорожчі квитки, там водії тримаються за своє місце роботи і не стануть зупинятися, коли грабіжники почнуть обстрілювати ваш автобус». Ми обрали квитки середньої цінової категорії. До відправлення марирутом Куско – Копакабана залишалася година.

2.

«Вітаю! Ви звідки?», – питає нерішучою іспанською голос поруч. Я підстрибую на місці від неочікуваності. Перуанець років сорока у брунатній в'язаній шапці, що весь час сидів праворуч на лавці очікування, концентрує на мені свій погляд і посміхається. Моя рука автоматично намагаєся гаманець під одягом. На місці, все нормально. А рюкзак де? Під ногами, я притискаю його до себе міцніше.

«Україна», – відповідаю з інтонацією, що одразу дає зрозуміти – розмову закінчено. Але в Андах, певно, своя семантика інтонацій, тож мій сусід анітрохи не шаріється та веде бесіду далі. Дуже повільну та непевну бесіду, бо для нього іспанська така ж нерідна, як і для нас.

Мій чоловік питає в сусіда, звідки він знає іспанську. Виявляється, з університетського навчання. Але його батьки та друзі дитинства розмовляють тільки кечуа – мовою інків, яку іспанці суворо заборонили після повстання індіанців проти конкісти. Зараз він їде до хворого батька, щоб вмовити його лягти до лікарні.

Скромний, майже дитячий голос нашого сусіда діє на мене заспокійливо. Я припиняю перебирати в уяві страхітливі сценарії в дусі «Літума в Андах» перуанського письменника та нобелівського лауреата Варгаса Льоси (скорочено – там бандити вбили туристів) і, наче вперше, пильно та з цікавістю роздивляюся людей навколо.

Навпроти нас – велика родина з мами, батька, трьох дітей і бабусі. Всі одягнені у традиційні, наче з листівки, індіанські костюми. Жінки – у пишних спідницях, теплих кофтах з вовни альпаки,



великих капелюхах з пір'ям та стрічками. Тіла обплітають полотнища-сумки (кеперини) з орнаментами, в яких закодовані символи та міфи – магичні рослини, тотемні тварини та навіть значущі для спільноти історичні персонажі, як-то відважний повстанець Тупак Амару II, якого з поваги до подвигів відмовилися четвертувати коні. Ці полотнища-казки жінки використовують багатьма способами – як підстилку на землю, імпровізаційні прилавки під овочі, як слінги, в яких зручно носити важкі поклажі та дітей. У кеперині з яскраво-рожевим орнаментом молода жінка три-

має немовля, а її маленька донька поруч в такому самому полотнищі гойдає маленьку ляльку. Бабуся заразливо сміється над програмою «Приколи прихованою камерою», що транслює телевізор під стелею у центрі зали. Батько у простих чорних штанах, світлій сорочці та жилетці з рослинним орнаментом намагається вгамувати хлопчиська, що скаче навколо сидінь і мимохідь валить на підлогу великі сумки інших пасажирів. Звичайна українська родина, тільки дуже засмагла і одяг трішки інший.

Довгий час традиційний одяг індіанців вважався ознакою спротиву, як і мова, тож був заборонений. Пізніше, у двадцятому сторіччі, він асоціювався з «відсталістю» та низьким статусом. Та після відкриття країни для масового туризму і шквалу цікавості до перуанських патернів та малюнків місцеві мешканці почали знову з гордістю носити свої кінематографічні костюми.

Та цікавість туристів до Перу викликана не лише видовищною природою, костюмами та прадавньою історією. Сюди приїждять люди у пошуках сенсу.

Звичайна історія для сучасного глобалізованого світу: втомлений від беззмістовних перегонів за славою та грошима західний турист

бажає повернутися до витоків та вирушає в місця, де їй досі відчутний дух прадавніх цивілізацій. Вважається, що цей дух здатний нагадати будь-кому, що насправді має значення у цьому житті, що дійсно дарує радість, навіть взагалі щось робити. У Перу вполювати того духа на швидкуруч можна двома способами – сп'янівши від високогірного повітря в давніх містах інків, на кшталт Мачу-Пікчу, чи пройшовши шаманський ритуал очищення. Та який би спосіб не обрав спраглий до духовних пошуків турист, опрощення та уповільнення йому буде недостатньо. Йому потрібні нові



сюжети, що пояснять, які сили допомагають людям виживати, кохати, будувати вікові споруди, створювати витвори мистецтва в будь-яких, навіть найскладніших умовах протягом століть.

3.

Один з таких сюжетів можна знайти в легенді про Манко Капка, батька-засновника та першого правителя інків. Він отримав від богів завдання навчити дикі племена, що населяли долину Урубамба в ті часи, ремеслам та землеробству. На одній з ілюстрацій книжки перуанських казок, що ми знайшли в маленькому магазинчику на центральній площі Куско, Манко Капак зображений із золотим жезлом, на верхівці якого, наче зірка на ялинці, тримається золотий качан кукурудзи. Цей жезл – подарунок богів, він допоміг першому цареві визначити родючі землі, які можна засіяти зерном маїсу, аби народ інків жив у ситості та достатку багато віків. А ще цей жезл – символ влади мудрих, адже тільки справжній та мудрий правитель зуміє застосувати його силу – магічну силу знання.

«В Андах відчувається магія. Не дарма сюди приїждять люди зі всього світу, аби її відчути», – після довгої паузи кажу я сусідові,

щоб віддати шану його батьківщині. Він ніяково посміхається і заходить сухим кашлем.

«Електричний струм – от справжня магія», – відповідає нащадок інків, вказуючи пальцем чи-то на мерехтіння лампочки, чи-то на телевізор над нами. – «Лікарня для батька, наука».

Ми тепло прощаємося, бо вже час в автобус, але мене не полишає потужне відчуття дежавю. Ця історія повторюється не вперше. Вже не вперше я спілкуюся з мешканцями країн, куди найжджає весь західний світ у пошуках сенсу життя-буття, доки самі вони як богів цінують електрику або комп'ютери. Переївши розваг, західний турист шукає прадавньої магії, а тим часом місцеві мешканці щасливі з того, що в їхньому селі з'явилася лікарня, де запалення лікують не тільки замовляннями та молитвами, але й антибіотиками.

Вночі наш автобус зупиняється посеред дороги щонайменше разів десять. За вікном – темінь як в склепі, дорога без жодного ліхтаря. Я збрешу, якщо скажу, що мені добре вдається впоратися зі страхом. Та в моменти, коли він стає зовсім нестерпним, мені сам собою згадується випадковий сусід у шапці з альпаки. У півсні я бачу, що він – то сам Манко Капак, що тримає жезл із магичною золотою кукурудзою. Він посміхається і ніжно промовляє: «шукаючи сенсу», питає не «навіщо щось робити», питає «для кого». І за його спиною здіймається зелена стіна зі стебелів маїсу, що дає початок розквіту великої цивілізації. Тоді мені на душі стає дуже спокійно, припиняє дошкуляти кишенька під одягом, я міцніше притискаюся до сонного чоловіка і замріяно думаю: хоч би одного дня написати цю історію у передмові до книги справжніх магів, нових приборкувачів сили золотого жезлу царя інків Манко Капака.

Олена САТАРОВА

ВСТУП



глобальному аспекті демографічна ситуація у світі загострює проблему нестачі харчових продуктів для населення. Упродовж останніх століть спостерігається експоненційне зростання чисельності населення, яке ще на початку XIX ст. налічувало 1 млрд людей, на початку XX ст. – 1,6, а сьогодні – понад 7,6 млрд. Підтримка життєдіяльності населення нині відбувається завдяки зростанню обсягів виробництва сільськогосподарської продукції і, передусім зерна, валовий збір якого у світі у 2019 р., за даними ФАО, досяг рекордного рівня – 2719 млн т. Утім відповідна демографічна ситуація надалі може спричинити дисбаланс чисельності людей та забезпечення виробництва продовольства у світі.

Зернові культури – головне джерело провізії для людей та кормів для тварин. Зростання валових зборів зерна здійснюється завдяки збалансованості основних чинників виробництва: селекційного удосконалення сортів (гібридів), використання інноваційних агротехнологій та оптимізації систем землеробства.

Сучасні виклики аграрному виробництву, пов'язані зі зміною клімату, переформатували пріоритети серед найпоширеніших зернових культур через вихід на лідерські позиції кукурудзи, яка у III тисячолітті посіла перше місце за валовими зборами та врожайністю. Нині її світове виробництво перевищує 1 млрд т зерна на рік і в найближчий час очікується зростання частки цієї культури на глобальних ринках.

Зернове господарство в Україні є стратегічною, експортно орієнтованою галуззю народного господарства. Зерно і вироблені з нього продукти завжди ліквідні, формують основу продовольчої бази та безпеки держави. Зміни клімату в Україні позитивно вплинули на врожайність пізніх ярих культур, зокрема кукурудзи, продуктивність

якої протягом останніх 26 років у селекційних дослідженнях збільшилась у середньому на 1,44 т/га. Зафіксовано стійке зменшення вологості зерна при збиранні у гібридів у середньому за роки досліджень на 7%. Представлені тенденції зумовили розширення площ посівів під цією культурою в країні та завдяки зменшенню витрат на сушіння зерна позитивно вплинули на економіку її виробництва.

Сучасне виробництво зерна кукурудзи – це високотехнологічний процес, основним компонентом підвищення ефективності якого є селекція новітніх гібридів з високим потенціалом продуктивності, стійких до абіотичних та біотичних стресів, із програмованою якістю врожаю, з морфобіологічними властивостями, які забезпечують економічну ефективність їхнього вирощування у всіх зонах кукурудзосіяння в Україні та за її межами. Основною концепцією селекції перехреснозаливної культури кукурудзи залишається інбридинго-гібридизаційна модель, яка забезпечує досягнення поставлених селекційних завдань завдяки гетерозисному ефекту за реалізації гібридного потенціалу рослин.

Досягнення максимального рівня гетерозису в селекції гібридів різних культур передбачає пошук гетерозисних моделей при комбінуванні батьківських форм. Відповідний підбір переважно ґрунтується на щонайбільшому генетичному віддаленні компонентів схрещування за дотримання інших сприятливих ознак, яких потребує виробництво. Для надійного забезпечення пошуку вдалив гібридних комбінацій важливо враховувати генеалогічні дані щодо походження і спорідненості вихідного селекційного матеріалу, тому в наукову літературу було введено спеціальний термін «зародкова плазма». Зародкова плазма у кукурудзи – це група генотипів, які мають спільне походження, тобто беруть початок від одного вихідного сорту (синтетика) і з високою імовірністю містять генетично споріднений матеріал. Сучасна селекція кукурудзи ґрунтується на використанні кількох основних типів зародкової плазми: Айодент, Рейд, Ланкастер, Європейська кремениста та інших, які добре комбінуються при схрещуваннях. Утім існує значна кількість і інших, менш поширених в інтенсивній селекції, типів зародкової плазми, серед них і екзотичні – тропічні, субтропічні, азійські, латиноамериканські, китайські.

Як свідчить багаторічний досвід практичної селекції кукурудзи, для забезпечення високого рівня гетерозису в гібридах дуже важливим є цілеспрямований, науково обґрунтований підбір альтернатив-

них компонентів схрещувань. А відтак першочерговим завданням у гетерозисній селекції є ретельний аналіз перспективних типів зародкової плазми за особливостями структурної організації геному, алельним станом молекулярних маркерів, іншими біотехнологічними характеристиками для кластеризації, паспортизації вихідного селекційного матеріалу, оцінки селекційних показників не за фенотипом, а за генотипом. Підсумком вірного компонування складових гібрида є розкриття потенціалу врожайності зерна кукурудзи та оптимізація інших господарсько-цінних ознак завдяки використанню гетерозисних моделей на базі зразків різних типів зародкової плазми, адаптованих до відповідних зон вирощування. З метою всебічної деталізації проблем гетерозисної селекції в рамках цієї монографії було обрано перспективний і найпоширеніший у складі гібридів, занесених до Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні, тип зародкової плазми Ланкастер.

Авторський колектив представленого видання узагальнює свій багаторічний досвід досліджень у селекції і біотехнології кукурудзи, здійснених за програмами наукових робіт Державної установи Інститут зернових культур Національної академії аграрних наук України (ДУ ІЗК НААН) – першої в історії України наукової установи, де запроваджено систематичну селекційну роботу зі створення високопродуктивних гібридів кукурудзи.

У розділі 1 монографії подано короткий огляд сучасних уявлень про виникнення виду *Zea mays* і його доместикацію, розвиток народної та наукової селекції кукурудзи, зокрема і в Україні. У рамках історичного огляду накопичення знань та формування засад селекції, особливо після переходу до інбридинго-гібридизаційної моделі, наведено парадигму поняття «зародкова плазма», висвітлено її значення, подано характеристику основних її типів, використання у сучасній селекції кукурудзи. Окреслено головні спрямування селекції на гетерозис та обґрунтовано необхідність цілеспрямованого підбору батьківських форм для високогетерозисних гібридів.

Розділ 2 присвячено актуальним напрямкам біотехнологічних досліджень та систематизації вихідного селекційного матеріалу кукурудзи. Висвітлено особливості застосування сучасних молекулярно-генетичних методів аналізу геномного поліморфізму та їхнього використання в біотехнології і селекції кукурудзи. Розглянуто сучасні клітинно- та генно-інженерні технології для розширення генетично-

го різноманіття вихідного матеріалу. Окремо приділено увагу новітньому методу прискорення гомозиготації вихідного матеріалу – методу гаплоїдії із використанням генетичного маркування.

Решта розділів монографії містять результати досліджень авторського колективу вихідного матеріалу, спорідненого плазмі Ланкастер, порівняно із представниками інших типів зародкової плазми. У **розділі 3** представлено загальну і біотехнологічну характеристику плазми Ланкастер. Зокрема, висвітлено особливості класичних ліній цієї плазми – Mo17 і Oh43. Окремо подано результати молекулярно-генетичного аналізу сучасних ліній плазми Ланкастер за маркерами одонуклеотидного поліморфізму ДНК порівняно із представниками інших типів зародкової плазми. В цьому розділі також представлено клітинно-інженерну характеристику плазми Ланкастер за калусогенною та регенераційною здатністю в культурі *in vitro* порівняно із класичними лініями A188, Chi31 і PLS61 однойменних зародкових плазм, загальновідомими своєю високою тотипотентністю *in vitro*.

У **розділі 4** сучасні типи зародкової плазми кукурудзи, зокрема і Ланкастер, розглядаються у площині їхнього використання як вихідного матеріалу для гетерозисної селекції, особливо для створення скоростиглих форм. Розглянуто формування генетичної основи колекції скоростиглих зразків кукурудзи на базі плазми Ланкастер і з використанням інших типів зародкової плазми. Проаналізовано принципи добору вихідного матеріалу кукурудзи для програм інбридингу скоростиглих форм. Висвітлено динаміку оновлення базових ліній та частоту основних типів зародкової плазми у гібридів конкурсного випробування ДУ ІЗК НААН.

Розділ 5 містить аналіз особливостей методу гаплоїдії для створення подвоєних гаплоїдних ліній за використання різних типів зародкової плазми. Представлено результати з оптимізації процесу генетичного маркування та ідентифікації гаплоїдів, проаналізовано роль вихідного матеріалу в ініціації гаплоїдів і отриманні подвоєних гаплоїдних ліній, наведено результати їхнього використання у селекційному процесі.

У **розділі 6** оцінено потенціал ліній Ланкастер та інших зародкових плазм за використання у скоростиглих гібридах різних гетерозисних моделей. Аналіз екологічної стабільності врожайності зерна гібридів різних груп стиглості та різних сортозмін дав змогу виявити структуру високопродуктивного скоростиглого гібрида південного екотипу.

Монографію «Вихідний матеріал зародкової плазми Ланкастер у селекції і біотехнології кукурудзи» призначено для наукових співробітників і практикуючих селекціонерів. Представлений у монографії матеріал може бути корисним викладачам закладів вищої освіти аграрного, біологічного та біотехнологічного профілю, аспірантам і студентам, які спеціалізуються у галузі селекції, біотехнології рослин та молекулярної генетики.

Авторський колектив сподівається, що представлена монографія із глибокою і детальною характеристикою плазми Ланкастер за результатами біотехнологічних та селекційних досліджень стане першим, але не останнім, експертним оглядом потенціалу перспективних типів зародкової плазми кукурудзи, особливо тих, що входять до сучасних гетерозисних моделей.

Роботу виконано відповідно до таких завдань і програм наукових досліджень.

Завдання «Розробити наукові засади створення вихідного матеріалу кукурудзи та синтезу гібридів (ФАО 150-300) різних напрямів використання для умов всіх ґрунтово-кліматичних зон України» (шифр 14.01.00.01.Ф, № д.р. 0116U001238) ПНД 14 «Розробити агро-екологічний комплекс підвищення продуктивності зернових культур на основі новітніх досягнень у селекції та ресурсно-адаптивних моделей технологій для різних сільськогосподарських зон («Технології вирощування зернових культур. Селекція кукурудзи і сорго») підпрограми 01 «Наукові основи створення вихідного матеріалу та високопродуктивних гібридів кукурудзи і сорго з високими адаптивними характеристиками» («Селекція і насінництво кукурудзи і сорго»).

Завдання «Розробити фундаментальні основи молекулярно-генетичних і клітинних біотехнологій для селекційного поліпшення кукурудзи» (шифр 23.00.01.06.Ф, № д.р. 0116U001246) ПНД 23 «Генетичні засади якісних та кількісних господарсько-цінних ознак, розробка сучасних біотехнологій створення та оцінки вихідного матеріалу і підвищення ефективності методів поліпшення генотипів рослин» («Біотехнологія і генетика в рослинництві»).

Грантовий проєкт «Зменшення пестицидного навантаження на агросистеми шляхом створення селекційного матеріалу кукурудзи, стійкого до фітопатогенів» за Договором з Міністерством освіти і науки України № М/105-2020.

Розділ 1 Зародкові плазми кукурудзи та розвиток селекції



1.1. ВИНИКНЕННЯ І ДОМЕСТИКАЦІЯ ВИДУ *Zea mays*

Кукурудза *Zea mays* L. належить до відділу вищих рослин *Angiospermae* (покритонасінні або квіткові), класу *Monocotyledonae* (однодольні), порядку *Poales* (злаки), родини *Poaceae* (мятликові) або *Gramineae* (злакові), триби *Maydeae* (маїсові), підтриби *Tripsacine* C. Presl. [8, 36, 54]. Сучасний рід *Zea* L. є монотипним і представлений єдиним видом *Z. mays* L. spp. *mays* ($2n=20$) – кукурудза [5, 36]. У кукурудзи розрізняють вісім підвидів: кремениста (*indurata* Sturt.), зубоподібна (*indentata* Sturt.), напівзубоподібна (*semidentata* Kulesh.), крохмалиста (*amylacea* Sturt.), розлусна (*everta* Sturt.), цукрова (*saccharata* Korn.), восковидна (*ceratina* Kulesh.) та плівчаста (*tunicata* Sturt.) [9, 36].

Сучасна кукурудза є культурним видом, який не зустрічається в дикій природі. Кукурудза як вид виникла в результаті доместикації дикого злаку теосинте *Z. mays* subsp. *parviglumis* близько 9000 років тому в регіоні Balsas River Valley на південному заході Мексики [68, 78]. Автори припускають, що дивергенція сучасного теосинте і сучасної мексиканської кукурудзи відбулася 9188 років тому. Після цієї початкової події сталася інтрогресія генетичного матеріалу із інших різновидів теосинте, особливо з теосинте subsp. *mexicana*, що дає змогу пояснити значне фенотипічне і генетичне різноманіття сучасної кукурудзи. Теосинте subsp. *mexicana* і зараз росте як бур'ян на кукурудзяних полях у нагірних районах (понад 1700 м) у центральній та північній Мексиці, де інколи формує гібриди з кукурудзою [82]. Геном мексиканської кукурудзи з високогірних районів несе 0,2–12% генетичного матеріалу теосинте subsp. *mexicana*, що

свідчить про значну, вже сучасну, інтрогресію спадкового матеріалу теосинте *subsp. mexicana* в геном зразків кукурудзи з нагірних районів [68]. У свою чергу теосинте *subsp. parviglumis* росте як частина природної рослинності Мексики нижче в горах і також часто гібридується з кукурудзою [82].

Існують й інші гіпотези щодо походження кукурудзи, особливо походження її підвидів. Так, у роботах П. К. Мангельсдорфа [63–66] стверджується, що сучасна кукурудза виникла завдяки гібридизації примітивної культурної кукурудзи (*Z. mays*), яка давно зникла, і багаторічного теосинте *Z. diploperennis*. Інші дослідники вважають, що кукурудза, теосинте і трипсакум виникли незалежно із загальної предкової форми. Також висловлюється припущення, що сучасна кукурудза походить від піввчастої кукурудзи або від амфідиплоїду, який виник на базі двох 10-хромосомних зниклих азійських видів *Zea* [27].

Сучасні селекційні ресурси кукурудзи належать до зубоподібного, напівзубоподібного кременистого підвидів, а також підвидів цукрової і розлусної кукурудзи. Проте сама класифікація кукурудзи за підвидами є дещо умовною, ґрунтується лише на зовнішньому вигляді зернівки, будові та консистенції зерна, не забезпечує чіткий розподіл генотипів і не відображає їхнє походження, спорідненість та філогенез.

1.2. ВИНИКНЕННЯ НАУКОВОЇ СЕЛЕКЦІЇ КУКУРУДЗИ

Первинною основою для створення сучасного селекційного матеріалу кукурудзи були вільнозапилені сорти, переважно більшість яких отримано завдяки народній селекції способом масового добору. Визначним прикладом сортів кукурудзи, створених таким методом, є сорт Reid Yellow Dent, отриманий Джеймсом Л. Рейдом. Цей унікальний сорт у свій час займав $\frac{3}{4}$ площ під кукурудзою в США впродовж щонайменше 50-ти років [52]. Відправним моментом у формуванні сорту Reid Yellow Dent була позасвідомо гібридизація пізнього зубоподібного матеріалу з ранньостиглим кременистим за схемою Gordon Hopkins×Little Yellow Corn, якою супроводжувалося ремонтування зріджених посівів [57]. Таким чином, на майбутнє було закладено ідеальний фундамент для синтезу інбредного матеріалу в США.

**ЧЕРЧЕЛЬ Владислав Юрійович**

Доктор сільськогосподарських наук, член-кореспондент НААН, директор Державної установи Інститут зернових культур НААН. Автор 256 наукових праць, 2 патентів на винахід і 9 на корисну модель у галузі селекції, насінництва і рослинництва. За співавторством В. Ю. Черчеля до Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні, занесено 386 гібридів кукурудзи та їхніх батьківських компонентів, зокрема 19 за кордоном. Наукові дослідження В. Ю. Черчеля присвячені розробці та впровадженню новітніх методів синтезу, тестування і селекції інбредних та подвоєних гаплоїдних ліній кукурудзи, створенню гібридів для різних ґрунтово-кліматичних зон, зокрема скоростиглих.

**ДЗЮБЕЦЬКИЙ Борис Володимирович**

Доктор сільськогосподарських наук, академік НААН, професор, заслужений діяч науки і техніки України, завідувач відділу селекції зернових культур Державної установи Інститут зернових культур НААН. Автор 468 наукових праць у галузі селекції рослин. Створив 252 гібриди кукурудзи і понад 200 їхніх батьківських компонентів, зареєстрованих в Україні та за кордоном. Наукова діяльність Б. В. Дзюбецького присвячена створенню нового вихідного матеріалу та селекції гібридів кукурудзи різних груп стиглості й напрямів використання, розробці інноваційних методів ведення селекційного процесу. Організатор школи селекціонерів з кукурудзи.

**САТАРОВА Тетяна Миколаївна**

Доктор біологічних наук, професор, завідувачка лабораторії біотехнології Державної установи Інститут зернових культур НААН. Авторка понад 200 наукових робіт із біотехнології та генетики рослин, співавторка 9 зареєстрованих гібридів кукурудзи. Коло наукових інтересів Т. М. Сатарової охоплює молекулярно-генетичні, цитоембріологічні і фізіологічні основи функціонування рослинних систем *in vivo* та *in vitro*, розробку біотехнологічних складових селекційного процесу.

**ДЕНИСЮК Катерина Вікторівна**

Кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник лабораторії біотехнології Державної установи Інститут зернових культур НААН. Опублікувала понад 40 наукових праць із біотехнології рослин. Співавторка 2 зареєстрованих гібридів кукурудзи. Наукові інтереси К. В. Денисюк стосуються використання молекулярно-генетичних методів, зокрема SNP-аналізу в селекційному процесі, а також клітинно-інженерних досліджень кукурудзи та інших культур.

**СТАСІВ Олег Федорович**

Кандидат економічних наук, директор Інституту сільського господарства Карпатського регіону НААН. Наукові розробки О. Ф. Стасіва стосуються сучасних технологій вирощування кукурудзи на продовольчі, технічні та кормові цілі. За його керівництва з'ясовано тенденції розвитку сільськогосподарських підприємств, одним із напрямів господарювання яких є вирощування високопродуктивних гібридів кукурудзи, розроблено стратегію підвищення ефективності вирощування кукурудзи на зерно та насіння.