

УДК: 633.1.15

**С.А. Зайцев**, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник;**В.И. Жужукин**, доктор сельскохозяйственных наук, заместитель директора по науке,*ФГБНУ Российский научно-исследовательский и проектно-технологический институт  
сорго и кукурузы, «Россорго»**(410050, г. Саратов, п. Зональный, 1-й институтский проезд, 4; (8452) 79-49-  
69, zea\_mays@mail.ru; rossorgo@yandex.ru)*

## **ОЦЕНКА ЭФФЕКТОВ ГЕНОВ У КУКУРУЗЫ ПО ВЫСОТЕ ЗАЛОЖЕНИЯ ПОЧАТКА**

В исследованиях, проведенных в различных условиях на различном материале, получены противоречивые данные по генетическому контролю высоты прикрепления початка у кукурузы. Для изучения самоопыленных линий кукурузы используют диаллельный анализ с привлечением родительских форм и гибридов разных поколений и тесты шкалирования с изучением расщепляющихся гибридных потомств. В статье приведен генетический анализ отдельных комбинаций по высоте заложения початка с привлечением самоопыленных линий кукурузы (В47, ИКВ18, В27, Кд12L53, В72, В29, В117, ИС134, РСК218, РСК3, СМ7), а также их гибридных потомств различных поколений (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub>, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>), для чего использован объединенный тест Cavalli для оценки соответствия аддитивно-доминантной модели. Установлен вклад эффектов неаллельных взаимодействий в развитии признака. При этом применены соответствующие обозначения (m, d, h, i, j, l). У гибридов кукурузы F<sub>1</sub> выявлен истинный гетерозис по высоте заложения початка (до 98,7 %). Таким образом, установлено, что в комбинациях скрещиваний Кд12L53/В47 основной вклад во взаимодействие эпистатического типа вносит параметр [i] (аддитивный/аддитивный), в комбинациях РСК3/В47, В27/В47, РСК218/РСК3, СМ7/В117 – параметр [j] (аддитивный/доминантный). В комбинациях скрещиваний В29/В47, В117/В47, ИС134/В47, СМ7/РСК3 параметры [i], [j], [l] не значимы, то есть не выявлено неаллельное взаимодействие генов.

**Ключевые слова:** кукуруза, высота, початок, диаллельный анализ, гибрид, эпистаз, гетерозис.

**S.A. Zaytsev**, Candidate of Agricultural Sciences, senior research associate**V.I. Zhuzhukin**, Doctor of Agricultural Sciences, the deputy head in science*FSBSI Russian Research and Designing Technical Institute of Sorghum and Maize,  
“Rossorgo”**(410050, Saratov, v. Zonalny, 1-st Institutsky proezd, 4; (8452) 79-49-69; zea\_mays@mail.ru;  
rossorgo@yandex.ru)*

## THE ASSESSMENT OF MAIZE GENE EFFECTS RESPONSIBLE FOR THE HEIGHT OF COB PLACEMENT

During the research, carried out with the various materials in the various conditions we have obtained the contradictory data on the genetic control of the height of the maize ear placement. For the study of the self-pollinated lines of maize we have used the diallele analysis with the parent forms and hybrids of various generations and the scale tests with the study of splitting hybrid progeny. The article considers the genetic analysis of some hybrids due to the height of ear placement with the use of the self-pollinated lines of maize (V47, IKV18, V27, Kd12L53, V72, B29, V117, ИС134, RSK218, RSK3, SM7) and the hybrid progeny of various generations (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub>, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>) where a unified test *Cavalli* was used for the estimation of the conformity of the additive-dominant model. We established the contribution of non-allele correlations in the development of the trait and applied the appropriate labels (m, d, h, i, j, l). The true heterosis in the height of ear placement has been found in the maize hybrid F<sub>1</sub> (up to 98,7%). Thus, it has been determined that the parameter [i] (additive/additive) largely contributes into the interaction of epistatic type in the hybrids Kd12L53/V47; the parameter [j] (additive/dominant) contributes a lot in the combinations RSK3/V47, V27/V47, RSK218/RSK3 and SM7/V117. In the hybrid combinations V29/V47, V117/V47, IS134/V47, SM7/RSK3 the parameters [i], [j] and [l] are not significant, i.e. there has not been revealed any non-allele interaction of genes.

**Keywords:** *maize, height, maize ear, diallele analysis, hybrid, epistasis, heterosis.*

**Введение.** Для генетического анализа растений по количественным признакам используют методы биометрической генетики. Для изучения самоопыленных линий кукурузы используют диаллельный анализ с привлечением родительских форм и гибридов разных поколений и тесты шкалирования с изучением расщепляющихся гибридных потомств [1]. Каждый из методов имеет ограничения для использования. Метод диаллельного анализа используется для выявления общей характеристики совокупности линий, участвующих в скрещиваниях друг с другом. Для информации о взаимодействии генов изучаемых линий используется генетический анализ для отдельных пар – объединенный тест *Cavalli*.

**Материалы и методы.** Работу по изучению набора линий проводили в 2007-2008 гг. В эксперимент были включены гибриды поколений F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub>, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> и родительские формы P<sub>1</sub> и P<sub>2</sub>. Повторность опыта – трехкратная. Агротехника в опыте – зональная, разработанная в ФГБНУ РосНИИСК «Россорго». Учеты и наблюдения проводили по общепринятым методикам.

Высота заложения початка является важным агрономическим признаком растений кукурузы. Она в значительной мере определяет возможность комбайновой уборки зерновой кукурузы. При возделывании низкорослых гибридов кукурузы предпочтение отдается формам с относительно высоким прикреплением початка и, наоборот, желательно, чтобы высота заложения початка у высокорослых гибридов была относительно небольшой.

В исследованиях, проведенных в различных условиях на различном материале, получены противоречивые данные по генетическому контролю высоты прикрепления початка у кукурузы, что еще раз подтверждает целесообразность исследования селекционного материала.

В данной работе использован объединенный тест Cavalli для оценки соответствия аддитивно-доминантной модели средних значений родительских форм  $P_1$ ,  $P_2$  и поколений  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$ ,  $B_1$ ,  $B_2$ . При этом приняты следующие обозначения [2]:

$m$  – общее среднее между гомозиготами;

$d$  – различие между гомозиготами, обусловленное аддитивными эффектами генов;

$h$  – отклонение гетерозиготы от средней  $m$  по локусам, вызванное доминантными эффектами генов.

Эффекты неаллельного взаимодействия подразделяются на:

$i$  – взаимодействие - аддитивный/аддитивный (гомозиготный/гомозиготный)

$j$  - взаимодействие - аддитивный/доминантный (гомозиготный/гетерозиготный)

$l$  - взаимодействие - доминантный/доминантный гетерозиготный/гетерозиготный)

Тесты «масштабности» Mather (1985) выявляют только двухлокусный эпистаз и в случае отсутствия неаллельного взаимодействия они равны нулю. Тест  $D$  в большей степени отражает  $i$ -тип взаимодействия, тест  $C$  –  $l$ -тип взаимодействия. Эффекты взаимодействия типа  $j$  не влияют на тесты  $C$  и  $D$ , но воздействуют на тесты  $A$  и  $B$ . При адекватности аддитивно-доминантной модели наследования положительный гетерозис можно наблюдать в случае, если параметр  $[h]$  положительный и больше  $[d]$  и отрицательный гетерозис – когда параметр  $[h]$  отрицательный и больше  $[d]$ .

При эпистатическом взаимодействии положительный гетерозис наблюдается, когда  $([h]+[l])$  – положительный и выше  $([d]+[i])$ . Считается, что даже в случае, когда  $[h]$  или  $[l]$  имеют отрицательный знак, но их суммарный эффект положительный и выше, чем  $([d]+[i])$ , то имеет место гетерозис. При гибридной депрессии  $([h]+[l])$  больше, чем  $([-d]+[i])$  [2]. Максимальный гетерозис при наличии дигенного неаллельного взаимодействия проявляется в скрещиваниях, если  $[h]$  и  $[l]$  будут иметь одинаковые знаки (комплементарный эпистаз). Взаимодействия генов по количественным признакам подразделяют с использованием параметров  $[h]$  и  $[l]$  на два типа: комплементарный тип эпистаза (рецессивный эпистаз), если эти параметры одного знака и дубликатный тип (доминантный эпистаз), если параметры  $[h]$  и  $[l]$  разного знака.

**Результаты.** В 2007 г. у гибридов  $F_1$ -поколения выявлено варьирование истинного гетерозиса от -6,3 % до 42,9% (таблица 1). Отмечено отрицательное значение истинного гетерозиса в комбинации Кд12L53/В47.

## 1. Средние значения параметра «высота заложения початка», см (2007 г.)

Комбинация	Генерация							Г ист., %
	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	
Кд12L53/B47	49,5	33,3	46,5	52,9	40,6	37,4	36,4	-6,3
B29/B47	30,2	33,3	45,0	52,4	53,7	38,2	40,1	35,1
B117/B47	42,3	33,3	49,4	43,9	52,9	34,4	32,6	16,8
ИС134/B47	41,6	33,3	43,0	50,1	56,9	33,8	32,9	3,4
РСК3/B47	28,9	33,3	42,2	42,8	32,4	36,4	32,7	26,7
B27/B47	32,7	33,3	39,8	45,5	40,3	30,8	38,5	19,5
СМ7/B47	33,3	33,3	47,6	45,4	32,2	32,9	41,3	42,9
B72/ИКВ18	37,5	38,1	40,7	38,0	33,9	43,3	28,7	6,8
СМ7/ИКВ18	33,3	38,1	42,6	43,3	47,7	37,8	36,2	11,8
B72/B27	37,5	32,7	38,0	42,6	37,8	37,9	34,1	1,3
РСК218/РСК3	38,5	28,9	47,3	29,6	18,0	33,9	46,4	22,9
СМ7/РСК3	33,3	28,9	39,9	36,3	27,3	36,7	41,4	19,8
СМ7/B117	33,3	42,3	42,3	32,4	37,3	44,2	42,7	0,0
СМ7/B29	33,3	30,2	45,3	37,9	64,0	50,7	51,9	36,0

В 2008 г. у гибридов кукурузы F<sub>1</sub>-поколения выявлен истинный гетерозис по высоте заложения початка от 4,3 до 89,7% (таблица 2). Наибольший гетерозис отмечен в комбинациях скрещиваний B27/B47, B72/ИКВ18, СМ7/ИКВ18, СМ7/РСК3.

## 2. Средние значения параметра «высота заложения початка», см (2008 г.)

Комбинация	Генерация							Г. ист., %
	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	
Кд12L53/B47	57,7	51,7	70,3	83,1	63,0	93,3	56,0	21,8
B29/B47	42,7	51,7	57,3	68,7	69,7	60,3	68,5	10,8
B117/B47	65,0	51,7	69,0	63,7	80,7	68,5	76,5	6,2
ИС134/B47	62,3	51,7	80,7	52,5	59,6	60,8	54,4	29,5
РСК3/B47	36,3	51,7	58,0	73,9	53,7	68,9	51,7	12,2
B27/B47	52,0	51,7	80,7	66,0	56,6	47,4	69,5	55,2
СМ7/B47	43,3	51,7	71,7	68,7	46,6	70,9	86,2	38,7
B72/ИКВ18	62,3	54,3	92,6	80,6	69,2	90,3	72,8	48,6
СМ7/ИКВ18	43,3	54,3	103,0	59,7	68,1	68,0	90,0	89,7
B72/B27	62,3	52,0	65,0	65,5	60,4	67,8	45,8	4,3
РСК218/РСК3	58,0	36,3	79,3	76,6	43,2	76,4	38,5	36,7
СМ7/РСК3	43,3	36,3	74,3	84,5	60,8	75,9	57,7	71,6
СМ7/B117	43,3	65,0	70,3	66,7	79,5	83,4	81,0	8,2
СМ7/B29	43,3	42,7	56,0	44,0	78,0	78,8	63,8	29,3

В 2007 г. отсутствие неаллельного взаимодействия отмечается в комбинации B72/B27 (таблица 3), а в 2008 г. - в комбинациях B29/B47, B117/B47, ИС134/B47, B72/ИКВ18, B72/B27,

## СМ7/РСК3 (таблица 4).

В ходе исследования отмечены значимые аддитивные [d] эффекты в комбинациях: в 2007 г. - ИС134/В47, В117/В47, В72/В27, РСК218/РСК3, РСК3/В47, СМ7/В117, СМ7/В29; в 2008 г. - ИС134/В47, В117/В47, В72/В27, РСК218/РСК3. Значимый доминантный эффект [h] выявлен в 2007 г. в комбинациях - Кд12L53/В47, В29/В47, В117/В47, ИС134/В47, В27/В47, РСК218/РСК3, СМ7/В117, СМ7/В29; в 2008 г. – в комбинациях СМ7/В47, СМ7/В29.

В 2007 г. в некоторых комбинациях выявлен только один тип неаллельного взаимодействия: тип [j] - РСК3/В47, СМ7/В47, СМ7/В117, тип [i] и [j] выявлен в комбинациях - В117/В47, В72/ИКВ18, СМ7/ИКВ18. Взаимодействие типа [i] и [l] обнаружено в следующих скрещиваниях: Кд12L53/В47, В29/В47, ИС134/В47. В комбинации СМ7/В29 проявилось взаимодействие типа [j] и [l], в комбинациях В27/В47, РСК218/РСК3, СМ7/РСК3 – типа [i], [j] и [l].

В 2008 г. неаллельное взаимодействие типа [i] проявилось в комбинации Кд12L53/В47; типа [j] – РСК3/В47, В27/В47, РСК218/РСК3, СМ7/В117. В комбинации СМ7/В47 проявилось взаимодействие типа [i] и [l], в комбинациях СМ7/ИКВ18, СМ7/В29 – типа [i] и [j].

### 3. Результаты объединенного теста Cavalli для признака «высота заложения початка» у гибридов кукурузы (2007 г.)

Комбинация	Параметр					
	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]
Кд12L53/ В47	43,7±1,1*	0,8±1,8	-15,8±5,8*	-12,4±1,5*	-6,3±4,0	26,0±7,0*
В29/В47	67,0±2,8*	-1,4±0,8	-53,4±8,4*	-35,4±2,8*	0,9±2,8	32,7±8,9*
В117/В47	69,6±5,1*	4,5±0,8*	-82,3±12,7*	-31,8±5,1*	-15,5±3,0*	62,2±11,9
ИС134/ В47	79,3±3,0*	3,8±1,2*	-95,1±10,8*	-42,7±3,1*	-5,3±5,4	61,2±10,8*
РСК3/ В47	33,2±1,8*	-3,0±1,4*	1,7±5,7	-3,7±1,9	15,9±3,2*	8,5±5,6
В27/В47	33,9±0,9*	-0,7±1,0	35,4±3,5*	-3,5±1,3*	-19,5±4,3*	-29,3±2,8*
СМ7/В47	31,4±3,6*	-0,5±1,8	6,4±13,5	1,1±3,7	-13,1±5,5*	12,9±15,8
В72/ ИКВ18	33,6±1,6*	-0,3±0,8	2,1±7,0	3,8±1,7*	35,0±2,9*	7,1±8,1
СМ7/ ИКВ18	54,5±6,7*	-2,4±1,7	-32,5±18,2	-18,8±6,7*	14,8±7,2*	20,6±14,8
В72/В27	35,6±2,8*	2,5±0,9*	14,0±11,9	-0,7±2,9	1,2±7,6	-10,3±11,8
РСК218/ РСК3	1,5±1,5	6,0±2,2*	73,3±8,2*	35,1±1,9*	-40,7±4,6*	-31,3±10,7*
СМ7/ РСК3	16,0±4,1*	2,2±2,0	53,3±12,6*	15,0±4,2*	-13,8±5,5*	-29,3±13,0*

СМ7/ В117	38,4±4,8*	-4,0±1,7*	-15,6±17,6	0,02±5,0	-19,7±9,2*	18,9±14,4
СМ7/В29	35,5±5,3*	3,3±1,6*	50,6±12,4*	-2,5±5,2	-13,4±4,5*	-41,0±7,7*

4. Результаты объединенного теста Cavalli для признака «высота заложения початка» у гибридов кукурузы (2008 г.)

Комбинация	Параметр					
	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[I]
Кд12L53/ В47	111,1±20,0*	-3,1±2,4	-81,4±54,8	-56,6±19,9*	-18,1±18,7	40,8±36,3
В29/В47	65,9±13,9*	4,49±3,3	20,2±41,0	-18,7±13,9	8,2±17,3	-28,8±27,9
В117/В47	78,8±16,4*	-6,67±3,2*	0,03±45,1	-20,4±16,5	27,3±20,5	-9,9±31,0
ИС134/ В47	63,8±16,1*	-5,28±2,4*	-35,7±41,6	-6,8±16,1	-3,2±13,3	52,2±36,3
РСК3/ В47	42,6±6,4*	7,92±4,5	54,5±29,0	1,06±6,97	-50,3±18,6*	-38,9±23,8
В27/В47	54,3±5,0*	-0,3±2,3	4,6±22,4	-2,7±5,3	38,6±15,7*	21,8±17,6
СМ7/В47	9,5±13,4	4,20±3,1	175,6±36,7*	38,0±13,4*	22,2±15,3	-113,5±26,5*
В72/ ИКВ18	54,4±11,3*	-4,0±2,9	66,5±38,2	4,0±11,5	-27,0±20,2	-28,3±29,7
СМ7/ ИКВ18	24,2±12,9	5,3±3,03	73,5±38,6	26,1±12,9*	41,2±17,0*	4,3±27,3
В72/В27	63,2±7,2*	-5,1±2,2*	-15,5±36,0	-6,1±7,4	-36,0±23,3	17,3±29,0
РСК218/ РСК3	38,5±9,1*	-11,2±5,0*	28,1±25,6	7,3±9,4	-52,6±11,9*	14,2±25,2
СМ7/ РСК3	59,0±12,9*	-4,1±4,6	47,1±36,1	-20,4±13,0	-20,6±16,3	-31,1±26,9
СМ7/ В117	67,0±17,5*	20,9±3,4*	39,7±56,2	-2,5±17,6	-65,6±26,3*	-37,3±44,7
СМ7/В29	85,7±12,7*	0,02±3,41	-123,2±41,8*	-40,0±12,9*	19,4±24,8	85,2±36,1*

**Выводы.** Таким образом, в различных комбинациях скрещиваний установлено аддитивное и доминантное действие генов, контролирующих признак «высота заложения початка». Значимые неаллельные взаимодействия генов типа [i], [j], [I], а также их сочетания указывают на сложную природу признака. В отдельных скрещиваниях (В72/ИКВ18 – 2008 г.) не удалось идентифицировать тип наследования признака. Проявление типа действия генов зависит от условий.

## Литература

Федин, М.А. Статистические методы генетического анализа / М.А. Федин, Д.Я. Силис, А.В. Смирняев. – М.: Колос, 1980. – 208 с.

Mather K., Jinks J.L. Biometrical genetics. The study of continuous variation. – London. 1971. – 382 p.

## Literature

1. Fedin, M.A. The statistical methods of genetic analysis / M.A. Fedin, D.Ya. Silis, A.V. Smiryaev. - M.: Kolos, 1980. – 208 p.

2. Mather, K., Jinks J.L. Biometrical genetics. The study of continuous variation. – London. 1971. – 382 p.