

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 636.086.15;631.527

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-4-50-62



Динамика изменчивости морфологических признаков у беккроссов отдаленных гибридов кукурузы (*Zea mays* L.) с теосинте (*Zea mexicana* (Schr.) Kuntze)

Д. С. Куцев, Э. Б. Хатефов

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Денис Сергеевич Куцев, kathakam@yandex.ru

Актуальность. Селекция кукурузы с вовлечением диких родичей способствует расширению ее генетического полиморфизма. При этом вместе с полезными и хозяйственно ценными признаками кукуруза получает от диких родичей и неблагоприятные для селекции признаки. В процессе селекционного отбора в расщепляющемся потомстве отдаленных гибридов кукурузы необходима тщательная оценка хозяйственно ценных и удаление нежелательных и вредных признаков.

Материалы и методы. Исследования проведены в степной зоне Северо-Кавказского федерального округа (г. Прохладный) в 2019–2024 гг. Использованы 150 образцов популяции BC₁ и BC₅, полученной на основе гибридизации линий 633МВ и Р346закМ кукурузы с теосинте (*Zea mexicana* (Schr.) Kuntze) из коллекции ВИР. Стимулирование цветения и гибридизация теосинте с кукурузой проведены при коротком дне (10 часов) с использованием фотоизоляторов в течение 35–40 дней и последующим переходом на длинный день (16 часов).

Результаты. Прослежена динамика изменчивости 9 хозяйственно ценных признаков растения и початка кукурузы в расщепляющейся популяции BC₁ и BC₅. Установлено, что увеличение доли генома кукурузы в беккроссах приводит в большей степени к улучшению структуры початка и в меньшей степени – структуры и архитектоники растения. В потомстве BC₁ выделены образцы с выраженной кустистостью, ветвистостью и высокой облиственностью, опушенностью стебля, длинной ножкой початка и обильным формированием примитивных початков с 2–4 рядами зерен по 6–8 зерен в ряду и асинхронным цветением. В потомстве BC₅ растения характеризуются меньшей кустистостью и облиственностью, более короткой ножкой початка, чем у BC₁, и склонностью к формированию от 2 до 3 початков с синхронным цветением. Початки характеризуются 14–16 рядами зерен и 28–35 зернами в ряду.

Заключение. Результаты исследований подтверждают передачу от теосинте таких ценных признаков, как многопочатковость, опушенность стебля (трихомы), повышенная лигнизация стебля, устойчивость к загущенному посеву.

Ключевые слова: отдаленная гибридизация, хозяйственно ценные признаки, беккроссы, инцухт, многопочатковость, устойчивость к загущенному посеву

Благодарности: исследования выполнены в рамках государственного задания ВИР согласно тематическому плану НИР по темам № FGEM-2022-0012 «Клеточные технологии для расширения селекционного потенциала культур овощного направления использования» и № FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Куцев Д.С., Хатефов Э.Б. Динамика изменчивости морфологических признаков у беккроссов отдаленных гибридов кукурузы (*Zea mays* L.) с теосинте (*Zea mexicana* (Schr.) Kuntze). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(4):50-62. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-4-50-62

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-4-50-62

Variability dynamics of morphological characters in backcrosses of distant hybrids between maize (*Zea mays* L.) and teosinte (*Zea mexicana* (Schrad.) Kuntze)

Denis S. Kutsev, Eduard B. Khatefov

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Denis S. Kutsev, kathakam@yandex.ru

Background. Maize breeding involving the crop's wild relatives contributes to the broadening of its genetic polymorphism. However, in addition to useful agronomic traits, maize also receives from its wild relatives features unfavorable for breeding. The process of selection in a splitting progeny of distant maize hybrids requires thorough assessment of agronomic characters and removal of undesirable or harmful traits.

Materials and methods. The studies were conducted in the steppe zone of the North Caucasus Federal District (town of Prokhladny) in 2020–2024. The work involved 150 samples of the BC₁ and BC₅ populations obtained by hybridizing the 633MV and P346zakM maize lines with *Zea mexicana* (Schrad.) Kuntze from the VIR collection. Stimulation of flowering and hybridization of teosinte with maize were conducted with a short 10-hour day, using photoinsulators for 35–40 days, followed by a transition to a longer day (16 hours).

Results. The dynamics of variability was monitored for 9 important agronomic characters of the maize plant and ear in the segregating populations BC₁ and BC₅. An increase in the share of the maize genome in backcrosses was found to induce improvement in the ear structure more than in the structure and architectonics of the plant. Samples were identified in the BC₁ progeny that had pronounced bushiness and branching, high leafiness and stem pubescence, a long ear stalk, and abundant formation of primitive ears with 2–4 rows of grains and 6–8 grains in a row with asynchronous flowering. Plants in the BC₅ progeny exhibited less bushiness and leafiness, an ear stalk shorter than in BC₁, and a tendency to form 2 to 3 ears with synchronous flowering. Their ears consisted of 14–16 rows of grains, having 28–35 grains in a row.

Conclusion. The results of the studies confirm the transfer of valuable agronomic traits from teosinte, such as prolificacy, stem pubescence (trichomes), increased stem lignification, and resistance to dense sowing.

Keywords: distant hybridization, useful agronomic traits, backcrosses, inbreeding, prolificacy, resistance to dense sowing

Acknowledgments: the research was carried out within the framework of the state task assigned to VIR in accordance with the thematic plan of research for Projects No. FGEM-2022-0012 “Cell technologies to expand the breeding potential of crops for vegetable use”, and No. FGEM-2022-0009 “Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production”.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Kutsev D.S., Khatefov E.B. Variability dynamics of morphological characters in backcrosses of distant hybrids between maize (*Zea mays* L.) and teosinte (*Zea mexicana* (Schrad.) Kuntze). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(4):50–62. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2025-4-50-62

Введение

Кукуруза – это универсальная культура, имеющая важное значение для глобальной продовольственной, кормовой и пищевой безопасности. Спрос на кукурузу растет из-за ее разнообразного использования, а также, как ожидается, будет расти из-за роста населения, которое, по расчетам, составит около 9 млрд к 2050 г. (Rosegrant et al., 2009; Nelson et al., 2010). Для удовлетворения глобального спроса на продовольствие необходимо достичь годового темпа роста в 2,4% от существующего темпа роста в 1,6% (Sahoo et al., 2021). Гибридная селекция кукурузы с каждым годом стремится повысить урожайность зерна у вновь создаваемых гибридов с помощью селекционно-генетических методов. Урожайность зерна является самым сложным признаком, улучшение которого сопряжено с селекцией многих, более простых признаков, составляющих структуру урожая. Одним из методов улучшения кукурузы является отдаленная гибридизация с ее дикими сородичами.

Одомашнивание кукурузы от ее дикого предка происходило в течение 7–10 тысяч лет. За ним последовало селективное улучшение и расширение ее генетического разнообразия (Smith, 1989). Из многих теосинте *Zea mays* subsp. *parviglumis* Ittis & Doebley считается ближайшим родственником кукурузы и хорошо адаптирован к контрастным почвенно-климатическим условиям своего происхождения (Hufford et al., 2012; Choudhary et al., 2020; Kumar et al., 2020). Молекулярно-генетические исследования последних двух десятилетий предоставили убедительные доказательства того, что теосинте является прародителем современной кукурузы (Tian et al., 2009), уточнив эти связи с помощью данных по изоферментам (Doebley et al., 1984), хлоропластной ДНК (Doebley et al., 1987) и рибосомальной ДНК (Buckler, Holtsford, 1996). Длительное селекционное улучшение сделало кукурузу самой продуктивной злаковой культурой, но в то же время привело к потере аллелей генов, контролирующих некоторые ценные признаки (многопочатковость, высокобелковость, устойчивость к загущению в посевах, устойчивость к некоторым насекомым-вредителям и др.). Восстановления утерянных в процессе селекции ценных генов и контролируемых ими признаков можно добиться путем их повторного введения в геном культурной кукурузы от ее диких сородичей, таких как теосинте (*Zea mexicana* (Schrud.) Ittis) и трипсакум (*Tripsacum* L.). В филогенетическом ряду теосинте стоит ближе к кукурузе, чем трипсакум, поэтому и скрещивания между этими родственными видами происходят легче, чем с трипсакумом. Теосинте имеют основное число хромосом ($2n = 20$), равное набору хромосом кукурузы, и тетраплоидный теосинте ($2n = 40$) легко может скрещиваться с тетраплоидной кукурузой, образуя фертильное тетраплоидное гибридное потомство (Kato, 1976; Kato, Lopez, 1990). Большинство видов *Tripsacum* имеют либо 18, либо 36 хромосом (Mangelsdorf, Reeves, 1938).

Узконаправленная селекция гибридов на основе подбора родительских пар по их принадлежности к гетерозисным группам создает еще больше рисков ее эрозии из-за потери некоторых адаптивных аллелей, тем самым ослабляя устойчивость к неблагоприятным для кукурузы биотическим и абиотическим факторам среды. Дикie сородичи кукурузы, находящиеся в естественном виде в природе, сохранили свой адаптивный потенциал и генетическую пластичность и могут служить источником ценных аллелей генов для улучшения культурной

кукурузы, повышения ее продуктивности и устойчивости к воздействию неблагоприятных факторов среды (Hufford et al., 2012; Dempewolf et al., 2014). Также имеются сообщения о генетической изменчивости теосинте по урожайности зерна, устойчивости к болезням и толерантности к насекомым-вредителям (Pásztor, Borsos, 1990; Srinivasan, Brewbaker, 1999). Следовательно, учитывая эрозию генетического разнообразия, существует острая необходимость использования диких сородичей для генетической диверсификации и расшифровки геномных регионов для селекции признаков, определяющих урожайность зерна у кукурузы.

Целью исследования был анализ изменчивости морфологии растения и початка кукурузы в зависимости от доли генома теосинте в геноме кукурузы для создания рекомбинантных линий кукурузы с интрогрессией хозяйственно ценных признаков от теосинте.

Материалы и методы

Исследования проводились в период с 2019 по 2024 г. в условиях степной зоны Кабардино-Балкарской Республики на территории селекционно-семеноводческого центра «ОТБОР» в г. Прохладном (43°45'00" с. ш., 44°02'00" в. д.). Почвенный покров участка представлен черноземом средней мощности, содержащим карбонаты. Почва склонна к просадкам. Фитосанитарное состояние оценивается как хорошее.

Для проведения гибридизации кукурузы с теосинте подобрали родительские пары из коллекции кукурузы ВИР. Материнскими формами служили линии кукурузы 633МВ и Р346закМ, относящиеся к позднеспелой и среднеспелой группе спелости по классификации ФАО (рис. 1, А, В). В качестве отцовской формы теосинте служил образец *Zea mexicana* (Schrud.) Kuntze (и-265206) с нейтральной реакцией на длину дня (см. рис. 1, С), который имеет больше фенотипических и генетических отличий от кукурузы, чем *Zea mays* subsp. *parviglumis* Ittis & Doebley. Для стимулирования ускоренного цветения теосинте в полевых условиях и проведения гибридизации использовали жестяные 10-литровые фотоизоляторы (рис. 2).

Растения теосинте, достигшие фазы 3–4-го листа, укрывали фотоизоляторами с 18:00 до 8:00 следующего утра, создавая 10-часовой короткий день в течение 35–40 дней. За этот период растения теосинте успевали сформировать зачатки репродуктивных органов и вступали в фазу выхода в трубку. На этом этапе органогенеза растения теосинте переводили на длинный, 16-часовой день. Фаза цветения наступала в третьей декаде июля, что позволило провести гибридизацию с материнскими линиями. Проведенные на этом этапе исследований реципрокные скрещивания между теосинте и кукурузой показали, что использование теосинте в качестве материнской формы (♀Теосинте × ♂Кукуруза) технически сложное и сопровождается проявлением цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) в последующих поколениях. Поэтому схема ♀Кукуруза × ♂Теосинте, где гибрид от предыдущего скрещивания используется в качестве материнского в следующей комбинации, была принята за основу для получения беккроссов. На следующий год гибридные растения цвели синхронно с материнскими формами и в укорачивании фотопериода не нуждались, что позволило провести беккроссы на материнские формы до ВС₃₋₅. Параллельно с насыщением беккроссов на кукурузу проводили инцухты в каждом бек-

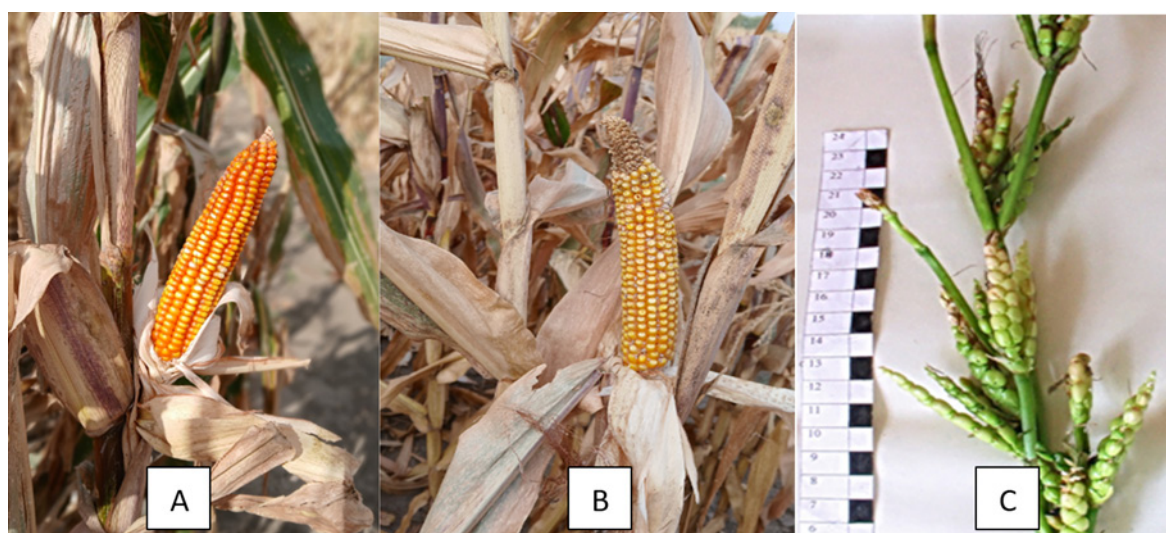


Рис. 1. Початки линий кукурузы 633MB (A), P345zakM (B) и колосков теосинте (C)
Fig. 1. Ears of maize lines 633MV (A) and P345zakM (B), and teosinte spikelets (C)



Рис. 2. Использование фотоизоляторов для преодоления жесткой фотопериодической реакции и стимуляции цветения теосинте в условиях длинного дня
Fig. 2. Use of photoinsulators to overcome the harsh photoperiodic response and stimulate flowering of teosinte under long-day conditions

кроссе. Были получены S_1 -инцухты для каждого бек-кросса BC₂₋₅.

Схема опыта представляла собой гибридизацию, бек-кроссирование и инцухт беккроссов (табл. 1).

Агротехнические мероприятия проводили в соответствии с методическими рекомендациями для полевых опытов с кукурузой (Sotchenko, 2009). Посев в течение 4 лет исследований осуществляли в оптимальные сроки, с 1 по 12 мая, на одном селекционном участке с трехпольным севооборотом (горох – пшеница – кукуруза). Всходы кукурузы наблюдали уже на 7–10-й день со дня посева, а окончание всходов происходило на 10–12-й день. Схема посева была 15-луночная при широкорядном посеве 70 × 35 см, по 2 зерна в лунку, что составило 81 632,6 растений в пересчете на 1 га. Такая схема посева обеспечивает загущение растений на делянке выше оптимальной на 24% и позволяет провести оценку устойчивости растений к загущенному посеву.

В период роста и развития посевов кукурузы климатические условия характеризовались недостаточным количеством осадков, повышенными среднесуточными температурами и высокой солнечной инсоляцией в период цветения и налива зерна. В целом агроклиматические условия благоприятствовали получению урожая зерна кукурузы.

Анализ фенотипической изменчивости проводили на 5–8 растениях по пяти морфологическим признакам растения (высота растения, кустистость, фертильность метелки, прилистники на початке, ветвление стебля) и четырем морфологическим признакам початка (число початков, метелка на початке, число рядов зерен и число зерен в ряду на початке). Фенологические наблюдения (продолжительность вегетационного периода, дата цветения метелки и початков) и учет урожая зерна (вес зерна с 1 растения) проводили в соответствии с методикой ВИР (Shmaraev, Matveeva, 1985). Описание биометри-

Таблица 1. Схема опыта
Table 1. Experimental scheme

Годы / Years	Беккросс / Backcross	Формула / Formula	Инцухт / Inbreeding	Доля генома теосинте в беккроссе, % / Teosinte genome share in a backcross, %
2019	гибридизация между кукурузой и теосинте	♀ Кукуруза × ♂ Теосинте	–	50
2020	BC ₁	♀ F ₁ × ♂ Кукуруза	–	25
2021	BC ₂	♀ BC ₁ × ♂ Кукуруза	S ₁	12,5
2022	BC ₃	♀ BC ₂ × ♂ Кукуруза	S ₁	6,25
2023	BC ₄	♀ BC ₃ × ♂ Кукуруза	S ₁	3,125
2024	BC ₅	♀ BC ₄ × ♂ Кукуруза	S ₁	1,5625

ческих показателей выполнили в соответствии с «Широким унифицированным классификатором СЭВ и международным классификатором СЭВ вида *Zea mays* L.» (Kukekov, 1977). Статистическая обработка данных выполнена по Б. А. Доспехову (Dospikhov, 2011) с использованием программного обеспечения Statistica 10.0 (<https://1soft.space/en/statsoft-statistica>).

Результаты

Опыт отдаленной гибридизации кукурузы с теосинте показал, что использование теосинте в качестве материнской формы, а кукурузы в качестве отцовской сопряжено с рядом сложностей, касающихся асинхронного выхода рылец из листовой пазухи, а также сложностью предварительной (до гибридизации) изоляции початков и рылец у растений теосинте. Рыльца початков теосинте выходят наружу сразу из листовых пазух, без выхода обертков колоса, что значительно усложняет обеспечение их стерильности бумажным изолятором до и после гибридизации с кукурузой. Большая часть удавшихся гибридов между кукурузой и теосинте, где теосинте было использовано в качестве материнской формы, в последующих поколениях инбредов оказалась мужски стерильными. В случае использования кукурузы в качестве материнского растения этого явления не наблюдали. Поэтому для исключения стерильности в поздних инбредах и технических неудобств на начальных этапах скрещивания пыльцу теосинте наносили только на рыльца початков кукурузы.

Гибриды F₁

Гибридные растения ♀ Кукуруза × ♂ Теосинте характеризовались мощным ростом и позднеспелостью. Высота гибридных растений варьировала от 3,5 до 4,5 метров, с обильным формированием боковых побегов и ветвления и мощной метелкой. При завершении фазы цветения на стеблях стали формироваться выраженные трихомы. Фаза цветения гибрида наступала раньше и длилась меньше, чем у теосинте, но отмечалась гораздо позже и была продолжительнее, чем у материнских линий кукурузы 633MB и P346закМ. Растения формировали до 50 и более мелких двурядных колосков, расположенных на мощных боковых побегах, сформированных в каждой листовой пазухе, несущих по 2–3–5 колосков в каждой листовой пазухе бокового побега. Каждый побег завершался полноценно сфор-

мированным фертильным мужским соцветием (метелкой). Выделить главный стебель среди боковых побегов кущения было сложно. Созревание колосков происходило начиная от верхушки растения к низу на каждом побеге. Спелость колосков определяли по пожелтению и подсыханию обертков гибридных колосков. Колоски гибридного растения имели массивную, сросшуюся, сильно лигнизированную семенную оболочку и закрытые цветковые чешуи; оболочка после созревания легко распадалась на 2-семенные парные сегменты. Изоляция колосков и их беккроссирование на кукурузу происходили в оптимальные сроки без особых сложностей по изоляции.

Гибриды BC₁

Растения беккроссов гибрида на кукурузу ♀ F₁ × ♂ Кукуруза характеризовались не менее высоким ростом и мощностью растений, до 3,5–4,0 м высотой. Растения сформировали меньше, чем в F₁, число боковых побегов и веточек. Трихомы на стебле формировались аналогично трихомам, наблюдавшимся у растений F₁. Дата цветения и его продолжительность значительно отстают от сроков цветения материнских линий кукурузы 633MB и P346закМ. Побеги кущения меньше выражены, но начинают рост и развиваются одновременно с главным стеблем. Зона ветвления в основном располагалась в верхней части растений, а боковые побеги были менее мощными, как и метелка на основном и боковых побегах. Колоски в основном были двурядные, с незначительным числом четырехрядных, сформировавшихся преимущественно на самых верхних побегах. У центрального колоска длина ножки немного опережала длину ножки двух боковых колосков. Отдельные зерновки выходили за пределы цветковых чешуй (рис. 3). При сборе колосков початки так же, как и в F₁, распадалась на парные членики с 2 зернами. Ясно выраженного стержня не обнаруживалось. Колоски по-прежнему формировались гроздьями, в основном по 8–15 колосков в каждом листовом влагалище, на длинной ветви. Все зерновки и их оболочки образовывали высоколигнизированную, сросшуюся, стержнеподобную структуру, где в каждом гнезде ступенчато сидели закрытые и частично открытые зерновки. При этом отмечалась большая длина колосков и больший размер зерновок, чем в F₁. Форма зерновок из-за жесткости семенной оболочки развивалась деформированной в нижней части и похожей на кукурузу в верхней.



Рис. 3. Зерновки, не вышедшие за пределы цветковых чешуй (указано стрелкой), на четырехрядном початке BC₁₋₂ беккроссов кукурузы на гибрид с теосинте

Fig. 3. Caryopses that have not emerged beyond the flower scales (indicated by arrows) on a 4-row ear of BC₁₋₂ backcrosses between maize and a hybrid with teosinte

Гибриды BC₂

Растения ♀BC₁ × ♂Кукуруза характеризовались меньшим, до 3,0–3,5 м, ростом и мощностью, чем гибрид F₁ и BC₁. Боковые побеги кущения развивались позже, но с хорошим габитусом, конкурируя с главным стеблем. Число ветвей сократилось до 2–4 крупных, расположенных в верхних ярусах, и 1–2 более мелких в нижних ярусах (рис. 4). Длина ножки центрального колоска была существенно длиннее и толще двух боковых, либо один или оба боковых початка были значительно редуцированы. Трихомы встречались различной выраженности на всех растениях. Дата цветения и его продолжительность не совпадали со сроками цветения материнских линий кукурузы 633МВ и Р346закМ. Число колосков заметно уменьшилось, но их строение было преимущественно 4-рядным, с незначительным числом 6-рядных. Колоски имели примитивный стержень, представлявший собой сросшиеся семенные оболочки и цветочные чешуи, но уже открытого типа, как у кукурузы. Все цветковые че-

шуи были сильно лигнизированы и жестко держали основания зерновок. При обрушении колосков приходилось выдергивать семена из этих оболочек щипцами, а сами оболочки ранили руки. Распад на двусемянные, а иногда и четырехсемянные членики происходил не на всех початках и преимущественно в верхней части колоска. Нижняя часть колоска оставалась прочной и не разделялась. Четырехрядный колосок уже формировал подобный кукурузе стержень с открытыми, ступенчато расположенными гнездами для зерновок, а сами зерновки имели сходство с зерновками кремнистой кукурузы. При этом мягких цветочных пленок, как на стержне кукурузы, не наблюдалось ни у одного колоска.

Гибриды BC₃

Растения ♀BC₂ × ♂Кукуруза характеризовались высоким ростом (до 2,5–3,0 м) и средним габитусом. Выраженность трихом была дифференцированной, отмечалась не у всех растений в равной степени. Боковые по-

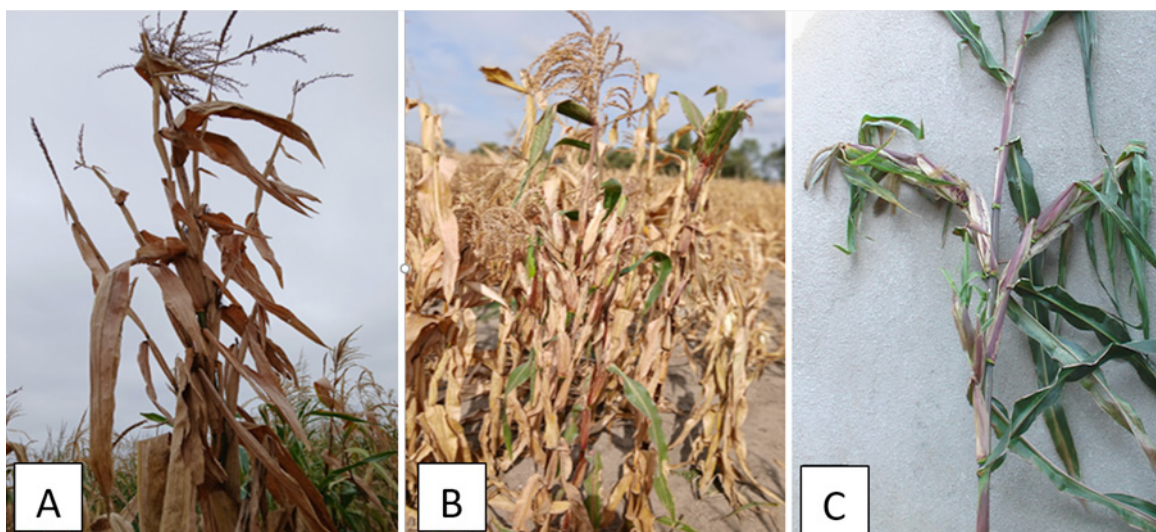


Рис. 4. Различное число боковых побегов (ветвления) стебля у теосинте (А) и беккроссов BC₁ (В), BC₄ (С) кукурузы на гибрид с теосинте

Fig. 4. Different numbers of lateral shoots (branching) on the stem of teosinte (A), and BC₁ (B) and BC₄ (C) backcrosses between maize and a hybrid with teosinte

беги и ветвление были выражены менее слабо, чем у предыдущих поколений беккроссов и гибрида. У растений стал преобладать кукурузный тип растения с выраженной центральной метелкой и различным числом початков в каждом листовом влагалище, преимущественно в верхних ярусах. На одном растении насчитывали до 20–35 мелких початков кукурузного типа. Боковые побеги нижних ярусов отсутствовали либо были слабовыраженными и заканчивались 1–3 початками на конце. Метелки на боковых побегах верхних ярусов отсутствовали или были рудиментарными. Дата цветения и его продолжительность отставали от сроков цветения материнских линий кукурузы 633МВ и Р346закМ. Отличительной особенностью BC_3 являлось то, что центральный початок был более развит, с более длинной ножкой и метелкой на верхушке (рис. 5) по типу колоса трипсакоидных (*Tripsacum*), а боковые початки формировались более слабыми и на короткой ножке (рис. 6). Вместо 2–4-рядного колоса стал формироваться кукурузоподобный початок с 6–8–10 рядками на стержне, с полужесткими цветковыми чешуями и жесткими семенными гнездами на стержне. Зерновки были полностью открытыми и обрушивались легче, чем у BC_2 . Тип зерновки соответствовал подвидам кукурузы от полузубовидного до кремнистого.

Гибриды BC_4

Растения $\text{♀}BC_3 \times \text{♂}$ Кукуруза характеризовались высотой до 2,0–2,5 м и слабым габитусом. Трихомы определяли у меньшего числа растений, со слабой выраженностью. Встречаются единичные растения с высокой степенью и выраженностью опушения стебля трихомами (рис. 7). Метелка одна и расположена на выраженном



Рис. 5. Початки с мужским соцветием (метелка) на верхушке беккроссов кукурузы на гибрид с теосинте
Fig. 5. Ears of backcrosses between maize and a hybrid with teosinte with male inflorescences (panicles) at the top



Рис. 6. Расположение и длина ножки развитого центрального и рудиментарных боковых початков у беккроссов BC_3 (слева) и BC_4 (справа) кукурузы на гибрид с теосинте

Fig. 6. Position and length of the peduncle of the developed central and rudimentary lateral ears in BC_3 (left) and BC_4 (right) backcrosses between maize and a hybrid with teosinte



Рис. 7. Растения с трихомами разной степени выраженности и опушенности у беккроссов кукурузы на гибрид с теосинте в сравнении со стеблем типичной кукурузы без трихом (контроль)

Fig. 7. Plants with trichomes of varying degrees of expression and pubescence in backcrosses between maize and a hybrid with teosinte versus the stem of typical maize without trichomes (control, the middle image)

центрального стебле. Боковые побеги кущения слабо выражены и развиваются значительно позже главного стебля. Ветвление и кущение были слабо выраженными. Боковые побеги на главном стебле представляли собой длинную ножку центрального початка с двумя рудиментными боковыми початками на короткой ножке. Дата цветения и его продолжительность совпадают со сроками цветения материнских линий кукурузы 633MB и P3463акМ. На растении формируется до 4–6 полноценных початков, преимущественно по 1 початку в каждом листовом влагалище, либо букетом из 3–5–7 початков. Стержень характеризуется числом рядов зерен от 8 до 14 и зерновками кремнистого, полукремнистого, зубовидного подвидов, которые полностью открыты и легко выщипываются из семенных гнезд. Цветковые чешуи мягкие, но гнезда жесткие, лигнизированы. Стержень початка больше похож на кукурузный и имеет выраженную сердцевину. Некоторые початки не имеют метелки на конце либо имеют ее рудимент.

Гибриды BC_5

Растения $\text{♀}BC_4 \times \text{♂}$ Кукуруза по высоте и габитусу, срокам цветения метелки и початка незначительно отличаются от линий 633MB и P3463акМ. Отличиями являются преимущественная двухпочатковость, по 1 початку в каждом листовом влагалище, с рудиментами боковых нижних початков под развитыми центральными (рис. 8). Встречаются отдельные растения с сильно лигнизированным стеблем, многопочаткового типа, с длинными ножками початков. Трихомы встречаются у отдельных растений и характеризуются различной высотой и густотой ворсинок на стебле и листьях. Стебель только центральный, со слабо выраженными боковыми побегами кущения и полным отсутствием ветвления. Метелка одна, на центральном стебле, на початках метелки полностью отсутствуют либо встречается их рудименты. Число початков варьирует от 2 до 4, с преимуществом 2-початкового типа. Нижние початки сильно редуцированы, с асинхронным цветением. Стержень початка ти-



Рис. 8. Типичная 2-початковость с длинной ножкой растений BC_5 у беккроссов кукурузы на гибрид с теосинте

Fig. 8. Typical two-ear long-stemmed BC_5 plants in backcrosses between maize and a hybrid with teosinte

пичный, идентичен кукурузному, с мягкими цветковыми чешуями и полужесткими гнездами и сердцевинной. Рядки на початке ровные, количеством до 12–16 и с числом зерен в ряду до 28–35 шт. Зерна типичные, кремнистой, полукремнистой и зубовидной консистенции, обрываются легко.

Изменения морфологических признаков и архитектуры растения и початка по мере насыщения в бекроссах геномом кукурузы гибрида с теосинте показали, что ветвистость и кустистость к BC_{4-5} свелись к ничтожным значениям, а число початков было немногим выше, чем у родительских линий кукурузы (рис. 9, 10). При этом колоски теосинте уже при BC_{3-4} окончательно фор-

($n = 34$) и 633MB ($n = 41$) обнаруживаются новые признаки, не характерные для морфометрических значений их исходных линий (табл. 2, 3). К наиболее часто встречающимся признакам, переданным этим линиям от теосинте и сохранившимся в BC_5 , можно отнести такие, как появление боковых побегов и ветвистости стебля, развитие дополнительных початков помимо основного, закрытый тип верхушки початка, развитие мужского соцветия (метелки) на верхушке женского (початка). Кроме появления новых признаков, у рекомбинантных линий в BC_5 усилилась выраженность таких признаков, как развитость прилистников на початке, опушенность (трихомы) листьев и стебля. Изменения высоты расте-

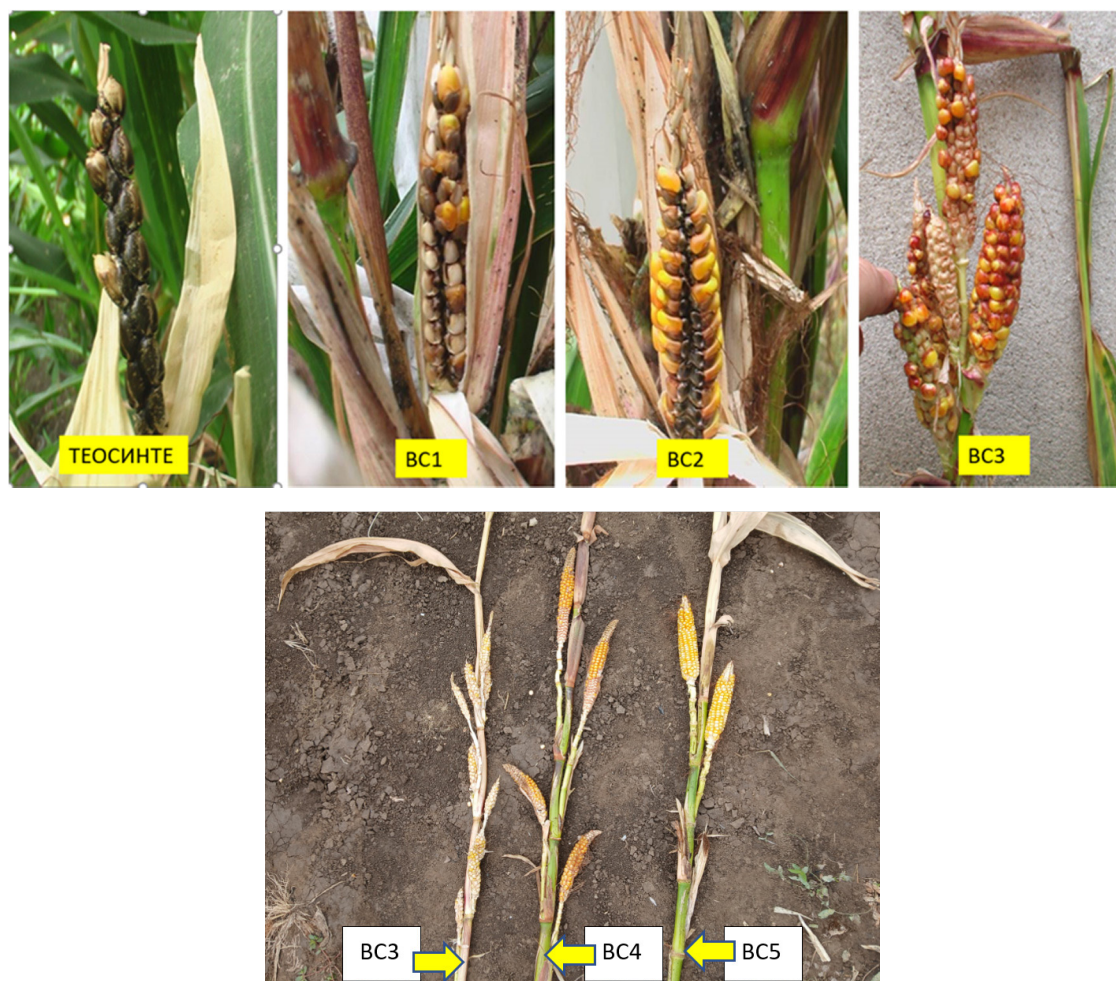


Рис. 9. Динамика изменения архитектуры початка и растений беккроссов кукурузы на гибрид с теосинте

Fig. 9. Dynamics of changes in the architecture of the ears and plants of backcrosses between maize and a hybrid with teosinte

мируют примитивный, но кукурузный тип початка с правильно сформированным стержнем и правильно расположенными рядами зерен на нем. Признак многопочатковости со снижением числа колосков/початков на растении увеличивает число рядов и число зерен в ряду початка, приближаясь по архитектонике к кукурузному. Возможно, что на BC_{4-5} следует начинать селекцию на многопочатковость, отделяя генотипы, формирующие более одного початка в одном листовом влагалище и склонные к асинхронному цветению початков.

Анализ динамики морфометрии хозяйственно ценных признаков рекомбинантных линий кукурузы с интрогрессией от теосинте показал, что у линии Р3463акМ

и разветвленности метелки можно отнести к остаточному эффекту гетерозиса, возникшему в результате отдаленной гибридизации кукурузы с теосинте.

Заключение

Исследования фенотипических признаков беккроссов BC_{1-6} кукурузы на гибрид с теосинте показали, что рекомбинантные инбредные линии кукурузы можно улучшить по признакам, которые были ими утрачены в результате длительной селекции. К таким признакам относятся многопочатковость, прочность и высокая лигнификация стебля и стержня початка, опушенность стебля

Таблица 2. Фенотипические признаки вегетативных частей растений рекомбинантных линий беккроссов BC₅ с линией кукурузы 346zakM ($\bar{x} \pm m$; n = 34)
Table 2. Phenotypic characters of the vegetative plant parts in the recombinant lines of BC₅ backcrosses with the 346zakM maize line ($\bar{x} \pm m$; n = 34)

BC ₅	Высота растения, см / Plant height, cm	Боковые побеги, шт. / Lateral shoots, pcs.	Ветвистость, шт. / Branching, pcs.	Початки след. порядков, шт. / Ears of the following orders, pcs.	Голая верхушка початков, % / Naked top of ears, %	Прилистники, балл 0-5 / Stipules, score 0-5	Метелка на початке / Panicle on the ear	Тип расположения початков / Type of the ear arrangement	Ветвистость метелки, балл 0-5 / Branching of the panicle, score 0-5	Опушенность листьев, балл 0-5 / Leaf pubescence, score 0-5	Опушенность стебля, балл 0-5 / Stem pubescence, score 0-5
\bar{x} исходной линии Р-346zakM	175,0 ± 0,0	0	0	0	0	1,0 ± 0,0	0	1,0 ± 0,0	2,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0
\bar{x} рекомбинантных линий BC ₅	198,7 ± 20,9	0,7 ± 1,4	0,3 ± 0,7	0,6 ± 1,5	4,8 ± 10,0	1,6 ± 0,9	0,1 ± 0,3	1,0 ± 0,2	2,2 ± 0,7	1,8 ± 0,7	1,0 ± 0,6
Число степеней свободы (t)	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34
Парный t-критерий Стьюдента	6,709	2,921	1,961	2,588	2,863	3,754	2,380	1,785	0,000	2,380	0,770
Критическое значение t-критерия Стьюдента	2,032	2,032	2,032.	2,032	2,032	2,032	2,032	2,032	2,032	2,032.	2,032
p	0,000	0,006	0,058*	0,014	0,007	0,001	0,023	0,083*	0,000	0,023	0,447

Примечание: * – значения *p* не достоверны; метелка на початке: 0 – нет, 1 – есть, тип расположения початков: 1 – одиночное, 2 – групповое

Note: * – *p* values are not significant; panicle on the ear: 0 – absent, 1 – present; type of the ear arrangement: 1 – single, 2 – group

Таблица 3. Фенотипические признаки вегетативных частей растений рекомбинантных линий бекроссов BC₅ с линией кукурузы 633MB ($\bar{x} \pm m$; n = 41)
Table 3. Phenotypic characters of the vegetative plant parts in the recombinant lines of BC₅ backcrosses with the 633MB maize line ($\bar{x} \pm m$; n = 41)

BC ₅	Высота растения, см / Plant height, cm	Боковые побеги, шт. / Lateral shoots, pcs.	Ветвистость, шт. / Branching, pcs.	Початки след. порядков, шт. / Ears of the following orders, pcs.	Голая верхушка початков, % / Naked top of ears, %	Прилистники, баллы 0-5 / Stipules, score 0-5	Метелка на початке / Panicle on the ear	Тип расположения початков / Type of the ear arrangement	Ветвистость метелки, балл 0-5 / Branching of the panicle, score 0-5	Опушенность листьев, балл 0-5 / Leaf pubescence, score 0-5	Опушенность стебля, балл 0-5 / Stem pubescence, score 0-5
\bar{x} исходной линии 633MB	185,0 ± 0,0	0	0	0	0	1,0 ± 0,0	0	1,0 ± 0,0	2,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0
\bar{x} рекомбинантных линий BC ₅	197,0 ± 15,5	0,5 ± 1,1	0,1 ± 0,4	0,6 ± 1,1	7,3 ± 13,0	2,4 ± 1,1	0,2 ± 0,4	1,1 ± 0,3	2,1 ± 0,3	0,7 ± 0,5	1,0 ± 0,8
Число степеней свободы (t)	41	41	41	41	41	41	41	41	41	41	41
Парный t-критерий Стьюдента	5,027	2,760	1,704	3,788	3,671	7,765	3,579	2,614	2,354	2,892	0,552
Критическое значение t-критерия Стьюдента	2,021	2,021	2,021	2,021	2,021	2,021	2,021	2,021	2,021	2,021	2,021
p	0,000	0,009	0,096*	0,000	0,001	0,000	0,001	0,012	0,023	0,006	0,584

Примечание: * – значения *p* не достоверны; метелка на початке: 0 – нет, 1 – есть, тип расположения початков: 1 – одиночное, 2 – групповое

Note: * – *p* values are not significant; panicle on the ear: 0 – absent, 1 – present; type of the ear arrangement: 1 – single, 2 – group

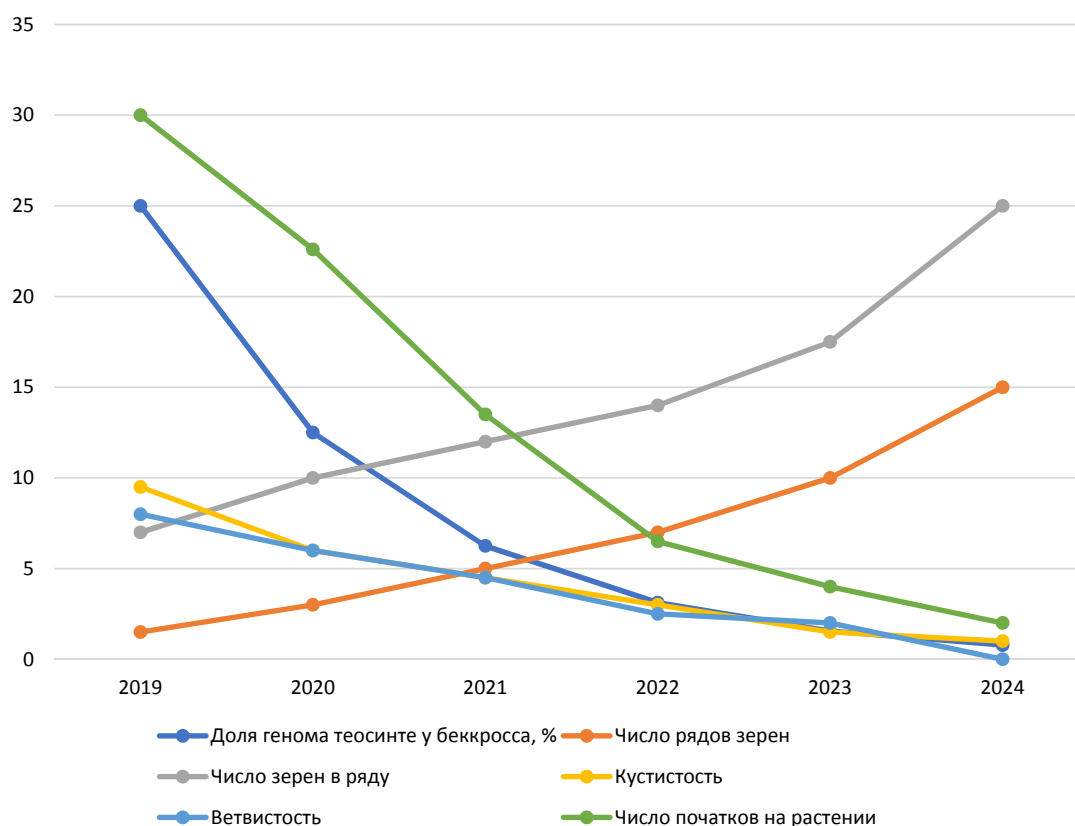


Рис. 10. Изменения архитектуры растения и початка в динамике беккроссов кукурузы на гибрид с теосинте по годам исследований

Fig. 10. Changes in the plant and ear architecture in the dynamics of backcrosses between maize and a hybrid with teosinte across the years of research

и листьев (трихомы), устойчивость к загущенному посеву и др. По мере насыщения генома кукурузы на его гибрид с теосинте наблюдается расщепление по всем морфобиологическим признакам как теосинте, так и кукурузы. Качество отбора ценных генотипов, несущих восстановленные признаки от теосинте, и их число во многом зависят от объема выборки и степени беккроссирования. Так, в потомстве BC_4 можно наблюдать одновременно выщепление примитивных рекомбинантов, как фенотипически идентичных BC_{1-2} , так и не отличающихся от кукурузы. Опыт показал, что высокое число насыщений кукурузы на его гибрид с теосинте позволяет более детально исследовать выщепляющиеся, близкие к кукурузе признаки, которые могут нести едва заметные, но очень ценные признаки. К таким признакам можно отнести трихомы на стебле и листьях, жесткость цветочных чешуй и семенных гнезд, устойчивость к загущению в посеве, соотношение числа рядов зерен и числа зерен в ряду на початке. Одним из важных положительных качеств, передаваемых кукурузе от теосинте, является расширение генетического полиморфизма новых рекомбинантных линий для вовлечения их в гетерозисную селекцию. Кроме положительных качеств, теосинте также передает кукурузе много других признаков, нежелательных или вредных для использования в гибридной селекции, таких как: восприимчивость к местным расам грибных болезней, примитивный початок, наследование рудиментов в виде ветвления стебля, боковых побегов, длиной ножки початка, неразвитых боковых початков, низкой влагоотдачи зерна при созревании, ломкости стержня, початка с метелкой.

References / Литература

- Buckler E., Holtsford T.P. *Zea* systematics: Ribosomal ITS evidence. *Molecular Biology and Evolution*. 1996;13(4):612-622. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025621
- Choudhary M., Singh A., Gupta M., Rakshit S. Enabling technologies for utilization of maize as a bioenergy feedstock. *Biofuels, Bioproducts and Biorefining*. 2020;14(2):402-416. DOI: 10.1002/bbb.2060
- Dempewolf H., Eastwood R.J., Guarino L., Houry C.K., Müller J.V., Toll J. Adapting agriculture to climate change: A global initiative to collect, conserve, and use crop wild relatives. *Agroecology and Sustainable Food Systems*. 2014;38(4):369-377. DOI: 10.1080/21683565.2013.870629
- Doebley J., Goodman M.M., Stuber C.W. Patterns of isozyme variation between maize and Mexican annual teosinte. *Economic Botany*. 1987;41:234-246. DOI: 10.1007/BF02858971
- Doebley J.F., Goodman M.M., Stuber C.W. Isoenzymatic variation in *Zea* (Gramineae). *Systematic Botany*. 1984;9(2):203-218. DOI: 10.2307/2418824
- Dospikhov B.A. Methodology of field trial (with fundamentals of statistical processing of research results) (Metodika polevogo opyta [s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy]). 6th ed. Moscow: Alyans; 2011. [in Russian] (Доспихов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 6-е изд. Москва: Альянс; 2011).
- Hufford M.B., Xu X., van Heerwaarden J., Pyhäjärvi T., Chia J.M., Cartwright R.A. et al. Comparative population genomics of maize domestication and improvement. *Nature Genetics*. 2012;44(7):808-811. DOI: 10.1038/ng.2309

- Kato Y.T.A. Cytological studies of maize (*Zea mays* L.) and teosinte (*Zea mexicana* (Schrader) Kuntze) in relation to their origin and evolution. *Massachusetts Agricultural Experiment Station Bulletin*. 1976;635:1-185.
- Kato Y.T.A., Lopez R. Chromosome knobs of the perennial teosintes. *Maydica*. 1990;35:125-141.
- Kukekov V.G. (comp.). Broad unified COMECON list of descriptors and international COMECON list of descriptors for sp. *Zea mays* L. Leningrad: VIR; 1977. [in Russian] (Широкый унифицированный классификатор СЭВ и международный классификатор СЭВ вида *Zea mays* L. / сост. В.Г. Кукеков. Ленинград: ВИР; 1977).
- Kumar A., Singh N.K., Jeena A.S., Jaiswal J.P., Verma S.S. Evaluation of teosinte derived maize lines for drought tolerance. *Indian Journal of Plant Genetic Resources*. 2020;33(1):60-67. DOI: 10.5958/0976-1926.2020.00009.1
- Mangelsdorf P.C., Reeves R.G. The origin of maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1938;24(8):303-312. DOI: 10.1073/pnas.24.8.303
- Nelson G.C., Rosegrant M.W., Palazzo A., Gray I., Ingersoll Ch., Robertson R.D., Tokgoz S., Tingju Zh., Timothy B.S., Claudia R., Siwa M., Liangzhi Y. Food security, farming, and climate change to 2050: scenarios, results, policy options. Washington, DC: International Food Policy Research Institute; 2010. DOI: 10.2499/9780896291867
- Pásztor K., Borsos O. Inheritance and chemical composition in inbred maize (*Zea mays* L.) × teosinte (*Zea mays* subsp. *mexicana* (Schrader) Iltis) hybrids. *Növénytermelés*. 1990;39:193-213.
- Rosegrant M.W., Ringler C., Sulser T., Ewing M., Palazzo A., Zhu T., Nelson G.C., Koo J., Robertson R., Msangi S., Batka M. Agriculture and food security under global change: Prospects for 2025/2050. Background note for supporting the development of CGIAR Strategy and Results Framework. Washington, DC: International Food Policy Research Institute; 2009.
- Sahoo S., Adhikari S., Joshi A., Singh N.K. Use of wild progenitor teosinte in maize (*Zea mays* subsp. *mays*) improvement: present status and future prospects. *Tropical Plant Biology*. 2021;14(6041):156-179. DOI: 10.1007/s12042-021-09288-1
- Shmaraev G.E., Matveeva G.V. Guidelines for the study and maintenance of maize collection accessions (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i podderzhaniyu obraztsov kolleksii kukuruzy). Leningrad: VIR; 1985. [in Russian] (Шмараев Г.Е., Матвеева Г.В. Методические указания по изучению и поддержанию образцов коллекции кукурузы. Ленинград: ВИР; 1985).
- Smith B.D. Origins of agriculture in Eastern North America. *Science*. 1989;246(4937): 1566-1571. DOI: 10.1126/science.246.4937.1566
- Sotchenko V.S. Maize breeding, seed production, and cultivation technology (Selektsiya, semenovodstvo, tekhnologiya vozdeliyvaniya kukuruzy). Pyatigorsk; 2009. [in Russian] (Сотченко В.С. Селекция, семеноводство, технология возделывания кукурузы. Пятигорск; 2009).
- Srinivasan G., Brewbaker J.L. Genetic analysis of hybrids between maize and perennial teosinte. II: Ear traits [*Zea mays* L. – *Zea diploperennis* Iltis, Doebley & Guzman]. *Maydica*. 1999;44(4):371-384.
- StatSoft Russia: [website]. Available from: <https://lsoft.space/en/statsoft-statistica> [accessed Jul. 11, 2023].
- Tian F., Stevens N.M., Buckler E.S. Tracking footprints of maize domestication and evidence for a massive selective sweep on chromosome 10. In: National Academy of Sciences. *In the Light of Evolution. Vol. III. Two Centuries of Darwin*. Washington, DC: National Academies Press; 2009. p.111-128. DOI: 10.17226/12692

Информация об авторах

Денис Сергеевич Куцев, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, kathakam@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0008-3659-1523>

Эдуард Балилович Хатефов, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, haed1967@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5713-2328>

Information about the authors

Denis S. Kutsev, Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000 Russia, kathakam@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0008-3659-1523>

Eduard B. Khatefov, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, haed1967@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5713-2328>

Вклад авторов: Куцев Д. С. – проведение полевых и лабораторных опытов; систематизация результатов исследований. Хатефов Э. Б. – обобщение полученных результатов; оформление и написание статьи.

Contribution of the authors: Kutsev D. S. – conducting field and laboratory experiments; systematization of research results. Khatefov E. B. – generalization of the obtained results; design and writing of the article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 25.05.2025; одобрена после рецензирования 25.08.2025; принята к публикации 08.10.2025. The article was submitted on 25.05.2025; approved after reviewing on 25.08.2025; accepted for publication on 08.10.2025.