

UDK: 633.15:631.523
Originalni naučni rad

UTICAJ REKOMBINACIJA NA GENOTIPSKU I FENOTIPSKU VARIJABILNOST PRINOSA KUKURUZA EGZOTIČNE POPULACIJE

T. Živanović, S. Krstanović, G. Šurlan Momirović, J. Kuzevski*

Izvod: Proučavanjem je obuhvaćena populacija kukuruza koja u sebi ima 25% egzotične germ-plazme (1601/5 x ZPL913)F2R0 i populacija nastalih posle tri (1601/5xZPL913)F2R3 odnosno pet (1601/5 x ZPL913)F2R5 godina rekombinovanja. Ogled je postavljen po metodu Nested dizajna u dva ponavljanja na dve lokacije u toku dve godine (1993. i 1994.). Prosečan prinos se povećao, a genetička i fenotipska varijansa za prinos se nisu značajno smanjile pod uticajem broja ciklusa rekombinacija i dovoljno su visoke da omoguće uspešno oplemenjivanje. Ovu populaciju treba u daljem procesu selekcije podvrgnuti delovanju metoda rekurentne selekcije.

Ključne reči: egzotična germplazma, fenotipska i genetička varijabilnost kukuruza, prinos, rekombinacije gena.

Uvod

Osnovni cilj savremenih programa genetike i oplemenjivanja kukuruza je stvaranje novih elitnih inbred linija koje će se koristiti kao roditeljske komponente u hibridnim kombinacijama, hibrida koji su bolji od postojećih. Programi oplemenjivanja kroz više decenija neminovno dovode do sužavanja genetičke osnove selekcionog materijala izloženog delovanju uslova spoljne sredine. Jednostrana selekcija genotipova sa povećanim prinosom sužavala je genetičku varijabilnost izvornog materijala koji su ostajali u konkurenciji. U ovom procesu selekcije je smanjivana ukupna varijabilnost u korist povećanja frekvencije gena poželjnih osobina na koje je selekcija vršena. U svim ozbiljnim programima oplemenjivanja, gde za to postoje uslovi, trebalo bi uvoditi nove izvore genetičke varijabilnosti uz kombinovanje sa adaptiranim materijalom, kroz proces dugoročne selekcije, u cilju poboljšanja dotičnog selekcionog materijala. Egzotična germplazma u tom smislu ima poseban značaj (Hallauer i Miranda, 1981, 1988; Ivanović, 1986; Živanović, 1997). Ako su pojedine osobine kod inbred linija vezane, tada dodatne rekombinacije u F2 populacijama mogu povećati učestalost gena

* Dr Tomislav Živanović, docent, dr Gordana Šurlan Momirović, profesor, Poljoprivredni fakultet, Zemun-Beograd; dr Saša Krstanović, naučni saradnik, mr Janja Kuzevski, istraživač saradnik, Institut PKB Agroekonomik, Padinska Skela-Beograd.

poželjnih osobina koji se rekombinuju, a mogu se u procesu pedigree selekcije identifikovati (Lamkey et al., 1994). Na osnovu dosadašnjih teorijskih tumačenja i praktičnog istraživanja za povećanje genetičkog potencijala F_2 populacija predlaže se, pre njihovog korišćenja za dobijanje inbred linija, da se uradi tri do pet ciklusa rekombinacija. Dodatni ciklusi rekombinacija u F_2 populaciji mogu imati pozitivan efekat na povećanje učestalosti gena poželjnih osobina, a samim tim i na dalji napredak u oplemenjivanju biljaka (Hallauer i Miranda, 1981, 1988; Ivanović, 1986; Živanović, 1997). Većina istraživača zastupa stav da je 25% (ili manje) dovoljna zastupljenost egzotičnih izvora u odnosu na adaptivne (Wellhausen, 1965; Nelson, 1972; Ivanović, 1986; Živanović, 1997). Napredak pod dejstvom selekcije direktno je proporcionalan delu genetičke varijanse u populaciji koji se može iskoristiti (Hallauer i Miranda, 1988; Živanović, 1993, 1997).

Cilj rada je da prouči uticaj ciklusa genskih rekombinacija na genetičku i fenotipsku varijabilnost prinosa. Ova proučavanja mogu pomoći oplemenjivačima kukuruza da na osnovu promena vrednosti genetičkih i selekcionih parametara izvrše izbor najoptimalnijeg broja dodatnih rekombinacija gena i steknu iskustva u korišćenju sličnih populacija kukuruza.

Materijal i metod rada

U ovom radu proučavana je sintetička populacija kukuruza sa 25% egzotične germplazme (1601/5 x ZPL913) F_2 , uske genetičke osnove stvorena na bazi dva genotipa. Prvi genotip (ZPL913) ima u sebi egzotičnu i adaptiranu plazmu u jednakom odnosu. Druga linija (1601/5) je adaptirana na uslove u našoj zemlji. Obrazovana je F_2 generacija (Sin(1601/5 x ZPL913) F_2R_0). U cilju ispitivanja uticaja različitih ciklusa rekombinacija na genetičku varijabilnost praćene su promene prinosa početne populacije (Sin(1601/5 x ZPL913) F_2R_0) i populacija nastalih posle tri godine (Sin(1601/5 x ZPL913) F_2R_3), odnosno pet godina genskih rekombinacija (Sin(1601/5 x ZPL913) F_2R_5), preko samooplodnje 120 do 140 biljaka kukuruza iz početne i populacije posle genskih rekombinacija. Slučajno je odabранo 96, čije je seme raspoređeno u četiri seta po 24 genotipa u setu. Ogled je zasejan po metodu Nested dizajna (Cochran i Cox, 1957) u dva ponavljanja po 16 biljaka na dve lokacije (Zemun Polje i Velika Plana) tokom dve godine (1993. i 1994. godine). Gustina je bila 57000 biljaka po hektaru. Uкупan broj genotipova je bio 288.

Biometrijska obrada podataka je bazirana na srednjim vrednostima i analizi varijanse i kovarijanse. Izračunati su genetička i fenotipska varijansa (σ^2_g odnosno σ^2_f), njihove standardne greške ($SE\sigma^2_g$ odnosno $SE\sigma^2_f$) i koeficijenti varijacija (CV_g odnosno CV_f) prema Živanović (1997). Poređenje genetičkih, odnosno fenotipskih varijansi između različitih ogleda urađeno je primenom testa (Hartley, 1955). Heritabilnost u širem smislu (h^2) je izračunata prema Borojeviću (1992), a standardna greška heritabilnosti (SEh^2) prema Živanoviću (1997): Donja i gornja granica heritabilnosti računate su po metodu Knapp-a et al., (1985) (Živanović, 1997).

Rezultati i diskusija

Dodatni ciklusi rekombinacija su uticali na povećanje prosečnog prinosa (tab. 1). Najveći prinos zrna je bio posle trećeg slobodnog ukrštanja (3,81 t/ha), a najmanji kod početne populacije (2,88 t/ha). Razlike su visoko značajne, dok razlike između R₃ i R₅ nisu značajne. Na varijabilnost osobina su značajno uticali agroekološki uslovi, genotipovi, interakcija lokacija x set i interakcije familija x lokacija u okviru seta (tab. 2). Procenjene vrednosti genetičke i fenotipske varijanse za prinos zrna su pouzdane i značajne, jer su najmanje dva puta veće od odgovarajućih vrednosti standardne greške (Falconer, 1989). Sa povećanjem broja rekombinacija genetička varijansa nije značajno opadala (tab. 3), što je poželjno za praktičnu selekciju. Genetička varijabilnost u toku pet ciklusa rekombinacija je opadala, a fenotipska varijabilnost je rasla, što ukazuje da se povećala ekološka varijansa. Sa stanovišta praktične selekcije ovo je nepoželjna pojava. Promene koeficijenata varijacija su slične promenama genetičkih i fenotipskih varijansi. Nije došlo do značajnije promene strukture ukupnog variranja, kao i promene genetičke kompozicije populacija kroz izrazitije povećanje ekološke varijanse u ukupnom variranju. Ovaj zaključak potvrđuje i testiranje značajnosti razlika genetičke i fenotipske varijanse. Najveća heritabilnost je utvrđena za R₃ populaciju (74,94%), a najmanja za R₅ populaciju kukuruza (66,96%). To ukazuje da je došlo do povećanja učešća ekološke varijanse u fenotipskoj varijansi sa jedne strane, a sa druge do smanjenja genetičke varijanse uz povećanje fenotipskog variranja. Pozitivne vrednosti za donju granicu heritabilnosti (90% intervala poverenja, Knapp i Bridges, 1987) ukazuju da su procenjene vrednosti heritabilnosti za prinos zrna ispitivanih populacija pouzdane jer su različite od nule. Ovi rezultati su saglasni sa većinom sličnih istraživanja na populacijama kukuruza (Lamkey i Hallauer, 1987; Husić, 1992; Lamkey et al., 1995; Holthaus i Lamkey, 1995; Fountain i Hallauer, 1996). Direktna poređenja navedenih parametara sa drugim istraživanjima nisu moguća zbog različitog selepcionog materijala i uslova u kojima su vršena ispitivanja.

Tab. 1. Srednje vrednosti i razlika prinosa populacija (R₀, R₃ i R₅) kukuruza
Average values and difference in yield of maize populations (R₀, R₃ and R₅)

| | Populacije Populations | | |
|--|--|--|----------------|
| | R ₀ | R ₃ | R ₅ |
| Prinos t/ha Yield | 2,88 ±0,06 | 3,81 ±0,03 | 3,70 ±0,06 |
| Značajnost razlika između populacija Significant difference between populations | | | |
| (ΔX) R ₀ : R ₃ | (ΔX) R ₀ : R ₅ | (ΔX) R ₃ : R ₅ | |
| ** | ** | ns | |

P<0,05 = *; P<0,01 = **; P>0,05 = ns ; (ΔX) Statistička značajnost razlike srednjih vrednosti;

P<0,05 = *; P<0,01 = **; P>0,05 = ns ; (ΔX) Statistical significantly different average values

Tab. 2. Sredine kvadrata ANOVA prinosa zrna populacija kukuruza (R_0 , R_3 i R_5)
ANOVA avarage square for grain yield of maize populations (R_0 , R_3 i R_5)

| Izvori variranja Sources of variability | df | Sredine kvadrata Avarage square | Populacije Populations | | |
|--|-----|------------------------------------|---------------------------|----------|----------|
| | | | R_0 | R_3 | R_5 |
| Lokacije (L) Location | 2 | MS ₁ | 468,99** | 510,39** | 397,87** |
| Setovi (S) Sets | 3 | MS ₂ | 15,19 ns | 11,28 ns | 14,89 ns |
| L * S | 6 | MS ₃ | 5,99** | 7,37** | 8,19** |
| Ponavljanja /S/L Replications/S/L | 12 | MS ₄ | 0,02 ns | 0,03 ns | 0,05 ns |
| Familije /S Families /S | 92 | MS ₅ | 3,63** | 3,25** | 3,67** |
| Familije * L / S Families * L / S | 184 | MS ₆ | 0,94** | 0,82** | 1,21** |
| Greška Error | 276 | MS ₇ | 0,02 | 0,03 | 0,03 |

P<0,05 = *; P<0,01 = **; P>0,05 = ns;

Promene koje nastaju posle rekombinovanja gena Schnicker and Lamkey (1995) objašnjavaju kao posledicu rekombinovanja blokova gena sa fiksiranim epistatičnim efektom koji verovatno postoji kod roditelja proučavane populacije. Odstupanja ovih rezultata od napred navedenih se mogu objasniti razlikama u početnom materijalu, u nesrodnosti roditeljskih linija, broju rekombinacija gena i najverovatnije odsustvu poželjnih blokova lokusa sa fiksiranim epistatičnim efektom, koji bi u daljem selekcionom radu trebalo stvoriti i fiksirati za većinu poželjnih osobina. Povećanje prosečnih vrednosti rekombinovanih populacija verovatno je posledica povećanja frekvencije poželjnih gena (Genther, Eberhart, 1974). Crossa and Gardner (1987) utvrdili su da je genetička varijansa za prinos zrna bila 0,573 u populacijama sa 50% egzotične plazme, 0,45 u populacijama sa 25% egzotične plazme i 0,49 u adaptiranoj populaciji, a Walters et al. (1991) su dobili genetičku varijansu od 0,17 do 0,38 i heritabilnost od 34% do 83%. Napredak pod dejstvom selekcije direktno je proporcionalan iskoristivom delu genetičke varijabilnosti prisutne u selepcionom materijalu.

Tab. 3. Sredine kvadrata ANOVA prinosa zrna populacija kukuruza (R_0 , R_3 i R_5)
ANOVA avarage square for grain yield of maize populations (R_0 , R_3 i R_5)

| Parametri Parameters | Populacije Populations | | |
|-------------------------|---------------------------|-------------------|-------------------|
| | R_0 | R_3 | R_5 |
| σ_g^2 | 0,45 ± 0,09 | 0,41 ± 0,08 | 0,41 ± 0,09 |
| σ_f^2 | 0,60 ± 0,09 | 0,54 ± 0,08 | 0,61 ± 0,09 |
| CV _g (%) | 23,22 | 16,71 | 17,28 |
| CV _f (%) | 26,96 | 19,31 | 21,11 |
| h ² (%) | 74,19 | 74,94 | 66,96 |
| SE h ² | 0,14 | 0,14 | 0,15 |
| LLh ² | 64,54 | 65,56 | 54,60 |
| ULh ² | 81,03 | 81,57 | 75,71 |
| Značajnost/Significance | (R_0 ; R_3) | (R_0 ; R_5) | (R_3 ; R_5) |
| $\Delta\sigma_g$ | ns | ns | ns |
| $\Delta\sigma_f$ | ns | ns | ns |

P<0,05 = *; P<0,01 = **; P>0,05 = ns;

LLh² - donja granica heritabilnosti/ bottom limit for heritability;ULh² - gornja granica heritabilnosti/ upper limit for heritability; $\Delta\sigma_g$, $\Delta\sigma_f$ je statistička značajnost razlike za genetičke, odnosno fenotipske varijanse/ significant statistic differences for genetic and phenotyp variance.

Zaključak

Prosečne vrednosti prinosa usled dodatnih rekombinacija su se značajno povećavale sa povećanjem broja ciklusa rekombinacija gena. Na ekspresiju prinosa značajan uticaj imaju lokacije, familije i interakcije lokacije x set i familija x lokacija u okviru seta. Za prinos zrna je utvrđena značajna genetička i fenotipska varijabilnost, jer je u ovu populaciju inkorporirano 25% egzotične germ-plazme. Dopunski ciklusi rekombinacija nisu značajno uticali na promene genetičke i fenotipske varijabilnosti za prinos zrna. Vrednost heritabilnosti kod proučavanih populacija za prinos je bila značajna i visoka, što upućuje na zaključak da ova osobina ima visoku aditivnu varijansu. Ova populacija može predstavljati izvorni materijal za povećanje prinosa pomoći pojedinačnih i kombinovnih metoda rekurentne selekcije.

Literatura

1. *Borojević, S. (1992): Principi i metode oplemenjivanja bilja.* Naučna knjiga, Beograd
2. *Cochram, W.G. and Cox, G.M. (1957): Experimental designs.* John Wiley & sons, Inc. Canada.
3. *Crossa, J. and Gardner, C.O. (1987): Introgression of an exotic germplasm for improving an adapted maize population.* Crop Sci. 27, 187.
4. *Falconer, D.S. (1989): Introduction to quantitative genetics.* Third ed. Longman Sci. Tech. England.
5. *Fountain, M.O. and Hallauer, A.R. (1996): Genetic variation within Maize Breeding Populations.* Crop Sci., 35, 26.
6. *Genter, C.F., Eberhart, S.A. (1974): Performance of original and advanced maize population and their diallel crosses.* Crop Sci., 14, 881.
7. *Hallauer, A.R., Miranda, J.B. (1981): Quantitative genetics in maize breeding.* Iowa St. University Press/Ames.
8. *Hallauer, A.R., Miranda, J.B. (1988): Quantitative Genetics in Maize Breeding.* Second edition, the Iowa St. University Press, Ames, Iowa, 50010.
9. *Hartley, H.O. (1955): Some recent developments in analysis of variance.* Comm. Pure Appl. Math., 8, 47.
10. *Holthaus J.F., Lamkey, K.R. (1995): Population Means and Genetic Variation in Selected and Unselected Iowa Stiff Stalk Synthetic Maize Populations.* Crop Sci., 35, 1581.
11. *Husić, I. (1992): Nasleđivanje komponenti prinosa i genetička dobit od selekcije na bazi S1 i HS potomstava kukuruza.* Doktorska disertacija. Poljoprivredni fakultet, Novi Sad, Univerzitet Novi Sad.
12. *Ivanović, M. (1986): Značaj egzotične germplazme u oplemenjivanju kukuruza.* Genetika i oplemenjivanje kukuruza, Institut za kukuruz, Zemun Polje, Zemun-Beograd.
13. *Knapp, S.J., Stroup, W.W., Ross, W.M. (1985): Exact confiderance intervals for heritability on a progeny mean basis.* Crop Sci., 25, 192.

14. Knapp, S.J., Bridges, W.C. Jr. (1987): Confidence interval estimators for heritability for several mating and experiment designs. *Theor. Appl. Genet.*, 73, 759.
15. Lamkey, K.R., Hallauer, A.R. (1987): Heritability estimated from recurrent selection experiments in maize. *Maydica*, 32, 61.
16. Lamkey, K.R., Schnicker, B.J., Melchinger, A.E. (1995): Epistasis in an Elite Maize Hybrid and choice of Generation for Inbred Line Development. *Crop Sci.*, 35, 1272.
17. Nelson, H.G. (1972): The use of exotic germplasm in practical corn breeding program. *Annu. Corn Sorghum Ind. Res. Conf. Proc.*, 27, 115.
18. Schnicker, B.J., Lamkey, K.R. (1995): A comparsion of F2 and backcross populations as sources of maize inbreds. *Crop Sci.*, 35, 187.
19. Walrers S.P., Russell, W.A., Lamkey, K.R. (1991): Performance and genetic variance among S1 Lines and testcrosses of Iowa Stiff Stalk Synthetic maize. *Crop Sci.*, 31, 76.
20. Wellhausen, E.J. (1965): Exotic germplasm for improvement of Corn Belt maize. *Proc. Annu. Hybrid Corn Res. Conf.*, 20, 31.
21. Živanović, T. (1993): Uticaj rekurentne selekcije na kombinacione sposobnosti osobina ZPSinS4 populacije kukuruza. Magistarski rad. Poljoprivredni fakultet, Zemun, Univerzitet Beograd.
22. Živanović, T. (1997): Uticaj rekombinacija gena na varijabilnost kvantitativnih osobina ZPSinEP populacije kukuruza (*Zea mays L.*). Doktorska disertacija Poljoprivredni fakultet, Zemun, Univerzitet Beograd.

UDC: 633.15:631.523
Original scientific paper

THE INFLUENCE OF GENES ON GENETIC AND PHENOTYPIC VARIABILITY OF YIELD IN MAIZE EXOTIC POPULATION

*T. Živanović, S. Krstanović, G. Šurlan Momirović, J. Kuzevski**

Summary

The investigations included mean values, genetic variability and phenotypic variability, heritability and genetic and phenotypic coefficients variability of yield in basic maize with 25% of the exotic germplasm incorporated and also, in the population after three and five cycles of gene recombining. To investigate influence of different cycles of gene recombinations, the trial was established after Nested Design method in two replications, on two locations. On the basis of the results obtained, it was concluded that the mean values had increased more significantly to the third than from the third to the fifth cycle of free hybridization. The additional gene recombinations influenced on the nonsignificant decrease of the genetic and phenotypic variability of grain yield. Estimated values of heritability were high and significant for yield, which indicates that they are mostly determined by the additive variance. The additional cycles of gene recombinations caused the decrease of heritability and coefficient of genetic and phenotypic variability. Bigger grain yield after three and five gene recombination cycles, relating to the basic population, indicates to the positive effect of the additional recombination cycles to the increase of gene frequency in case of desirable traits, and the frequency of the more yielding genotypes.

Key words: exotic germ-plasma, phenotypic and genotypic variability of maize, yield, gene recombinations.

* Tomislav Živanović, assistant prof., Ph.D., Gordana Šurlan Momirović, prof., Ph.D., Faculty of Agriculture, Zemun-Belgrade; Saša Krstanović, Ph.D, Janja Kuzevski, M.Sc., Institute PKB Agroekonomik, Padinska Skela-Belgrade.