

И. А. Звейнек,
О. Н. Ковалева

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова, 190000, Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская д. 42, 44,
e-mail: izv-spb1@mail.ru, o.kovaleva@vir.nw.ru

Ключевые слова:
ячмень, скороспелость, генетический контроль

Поступление:
10.04.2017

Принято:
21.08.2017

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ УЛЬТРАСКОРОСПЕЛОСТИ МЕСТНЫХ ОБРАЗЦОВ ЯЧМЕНЯ ИЗ КИТАЯ

Актуальность. Скороспелость ячменя (*Hordeum vulgare* L.) является важным признаком для повышения урожайности данной культуры, особенно в зонах возделывания, где абиотические факторы являются определяющими. В течение трех лет изучали генетический контроль ультраскороспелости образцов к-15881 и к-15882 ячменя из Китая. Данное исследование позволило выявить число генов, контролирующей продолжительность периода всходы-колошение ультраскороспелых форм и спрогнозировать частоту появления скороспелых гомозиготных генотипов в популяциях F₂, которые могут стать основой для получения источников и доноров скороспелости. **Материалы и методы.** В условиях научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Федерального исследовательского центра Всероссийский Институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР, Санкт-Петербург) изучали генетический контроль продолжительности межфазного периода всходы-колошение ультраскороспелых образцов ячменя из Китая к-15881 (var. *coeleste* L.) и к-15882 (var. *nudipyramidatum* Koern.) коллекции ВИР. В качестве материнской формы использовали более позднеспелый стандартный сорт 'Белогорский' (к-22089, var. *pallidum* Ser., var. *ricotense* Regel). Основным методом исследований являлся гибридологический анализ. **Результаты и выводы.** В комбинации 'Белогорский' × к-15881 выявлены три рецессивных гена, контролирующей ультраскороспелость местного образца из Китая. На основании теста на аллелизм установлено, что генотипы, контролирующей скороспелости местных форм к-15881 и к-15882 идентичны. Вклад одного доминантного гена в реализацию позднеспелости составляет примерно 4 дня. Предложены генотипические формулы гомозиготных генотипов с тремя, двумя и одним рецессивными генами, детерминирующие период от всходов до колошения продолжительностью ≈32 дня, ≈36 дней и ≈40 дней. Предполагается, что трехгенный контроль скороспелости образцов ячменя из Китая даст возможность получить разнообразные по продолжительности периода колошения селекционные линии ячменя.

I. A. Zveinek,
O. N. Kovaleva

The N. I. Vavilov
All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources
190000, Russia,
42, 44, Bolshaya Morskaya str.,
St. Petersburg
e-mail: izv-spb1@mail.ru,
o.kovaleva@vir.nw.ru

Key words:
barley, earliness, genetic control

Received:
10.04.2017
Accepted:
21.08.2017

GENETIC CONTROL OF ULTRA-EARLINESS IN CHINESE BARLEY LANDRACES

Background. For barley (*Hordeum vulgare* L.), early maturity is an important trait to increase yield, especially in areas of cultivation where abiotic factors are determinant. The objective of this work was to study the inheritance of the heading time in crosses involving cultivar 'Belogorskii' (41–44 days from shoot emergence to heading) and Chinese accession k-15881 (29–34 days from shooting to heading). As a result of this work, it becomes possible to obtain new breeding material with different times of heading for the development of adaptive cultivars. **Materials and methods.** The genetic control of the period from shoots to heading in ultra-early landraces from China k-15881 (*Hordeum vulgare* L. var. *coeleste* L.) and k-15882 (var. *nudipyramidatum* Koern.) was studied at Pushkin (St. Petersburg). The reference variety 'Belogorskii' (k-22089; var. *pallidum* Ser., var. *ricotense* Regel) was employed as the maternal form. Hybridologic analysis was the main method of research. **Results and conclusions.** In the cross 'Belogorskii' × k-15881, three recessive genes controlling ultra-earliness in the Chinese accession were found. A test for allelism showed that genotypes controlling earliness in the k-15881 and k-15882 landraces were identical. This homozygous genotype determines the period from shoot emergence to heading ≈32 days, with two recessives genes ≈36 days, and with one ≈40 days. The contribution of a single dominant gene to earliness was approximately 4 days. Genotypic formulae of homozygous genotypes with three, two and one recessive genes determining the heading period were proposed. The three-gene control of the heading time in barley landraces from China is supposed to provide an opportunity to broaden the diversity of breeding lines with different heading schedules.

Введение

Ячмень – экологически пластичная культура. Н. И. Вавилов отмечал, что вегетационный период является основным сортовым экологическим свойством и во многом зависит от влияния на сорт климатических факторов (Vavilov, 1957). Скороспелость ячменя является важным признаком в повышении урожайности данной культуры, особенно в зонах возделывания, где абиотические факторы являются определяющими.

Время колошения у ячменя, в основном, определяется тремя факторами: прежде всего, это гены, контролирующие тип развития, нечувствительность к фотопериоду и собственно скороспелость. Собственно скороспелость контролируется четырьмя генами: *Eam1* (*Ea*), *eam7* (*ea7*), *eam9* (*ea,c*) и *eam10* (*ea_{sp}*), локализованными соответственно в хромосомах 2, 6, 4 и 3 (Franckowiak, Lundqvist, 2012).

Описан контролирующий нечувствительность к фотопериоду рецессивный ген *eam8* (*ea_k*), локализованный в хромосоме 1 (Franckowiak, Lundqvist, 2012). Мутация *Eam8* приводит, вероятно, к образованию дефектного белка и, как следствие – нечувствительности растения к фотопериоду и раннему созреванию.

Тип развития детерминирован тремя парами генов: *sh*, *Sh2* и *Sh3* (впоследствии обозначены как *VRN-H1*, *VRN-H2*, *VRN-H3*); любое сочетание этих генов ответственно за яровой тип развития. Озимый тип развития может быть при генотипе *ShShsh2sh2sh3sh3*, так как гены *Sh2* и *Sh3* эпистатичны доминантному аллелю *Sh*, а аллель *sh* имеет аналогичное влияние на рецессивные аллели озимого типа *sh2* и *sh3*. Гены *Sh*, *Sh2* и *Sh3* локализованы в хромосомах 4 (4H), 7 (5H) и 5 (1H) соответственно (Takahashi, Yasuda, 1956; 1971).

D. A. Laurie с соавторами идентифицировали 5 главных генов и 8 локусов количественных признаков (quantitative trait loci – QTL), контролирующих время колошения у ячменя (Laurie et al., 1994; 1995). Среди них гены *Ppd-H1* и *Ppd-H2* (photoperiod response), локализованные в хромосомах 2 (2H) и 5 (1H) соответственно, а также контролирующие реакцию на яровизацию гены *VRN-H1* и *VRN-H2*, локализация которых совпадает с положением идентифицированных ранее генов *Sh* и *Sh2*.

А. В. Заушинцева считает, что характер наследования продолжительности вегетационного периода ячменя имеет сложный генетический контроль. В реципрокных скрещиваниях скороспелых сортов со среднеспелыми и скороспелых со среднепоздними отмечено неполное доминирование и сверхдоминирование как раннеспелости, так и позднеспелости. Наилучший по эффективности отбор скороспелых форм следует проводить у гибридов от скрещивания скороспелых образцов ячменя со среднеспелыми (Zaushintsena, 2001).

При изучении генетического контроля продолжительности межфазного периода всходы-колошение скороспелых образцов из Марокко установлено, продолжительность этого периода контролируется тремя рецессивными генами и двойным доминантным эпистазом. При взаимодействии трех рецессивных генов растения колосились на 19–35 дней раньше, чем другие, имеющие в своем генотипе доминантный аллель этих генов (Gallagher et al., 1987).

Настоящая работа посвящена изучению генетического контроля ультраскороспелости двух местных образцов ячменя из Китая коллекции ВИР. Данная информация важна для селекционной практики. Сведения о частоте появления гомозиготных скороспелых форм в популяциях F₂ являются важным фактором успеха в селекционном процессе при получении источников и доноров скороспелости.

Материалы и методы

Экспериментальная работа выполнена в 2009–2011 гг. на научно-производственной базе «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР, Санкт-Петербург). При изучении скороспелости ячменя из стран Юго-Восточной Азии выделены две ультраскороспелые формы из Китая к-15881 (*Hordeum vulgare* L. var. *coeleste* L.) и к-15882 (var. *nudipyramidatum* Коерн.) с межфазным периодом всходы-колошение (ПВК) по годам исследований 30–33 дня. В целях создания скороспелого донора изучалась гибридная комбинация ‘Белогорский’ × к-15881. В условиях Ленинградской области сорт ‘Белогорский’ (к-22089; var. *pallidum* Ser., var. *ricotense* Regel) является стандартом, ПВК которого колебался от 44 до 47 дней.

В качестве основного метода исследований использовали гибридологический анализ. Гибридизацию осуществляли с помощью твел-метода (Merezhko et al., 1973).

В полевых опытах применяли точный высеv с размещением семян в рядке через 5 см, расстояние между рядками – 15 см, длина рядков – один метр. Посев проводили в первой декаде мая.

Появление полных всходов отмечали датой, когда на поверхности почвы показались развернувшиеся в верхней части листочки у всех растений на делянке. Дату начала колошения родительских форм, гибридов F₁, F₃ отмечали с появлением первого колоса, наполовину выдвинувшегося из влагалища флагового листа. Колошение считали полным, когда выколосится 100% растений. Колошение гибридов F₂ и родительских форм отмечали путем индивидуальной оценки растений.

Статистические значения вариационного ряда вычисляли в программе Excel. Степень соответствия полученных данных теоретически ожидаемым определяли по критерию χ^2 (Dospikhov, 1979).

Результаты и обсуждение

Для проверки числа факторов, определяющих ультраскороспелость образца к-15811, изучали расщепление по длине межфазного периода всходы-колошение у гибридов F₁, F₂ и F₃. В 2009 г. изучали гибриды первого поколения комбинации ‘Белогорский’ × к-15881. В первом поколении от скрещивания данных форм проявилось доминирование позднеспелости сорта ‘Белогорский’. Размах варьирования межфазного периода всходы-колошение сорта ‘Белогорский’ и гибрида F₁ сходны (табл. 1). Второе поколение гибридов выращивали в 2010,

третье – в 2011 гг. Экспериментальные данные родительских форм и гибридов F₂ по числу дней показателя ПВК были сгруппированы с интервалом 2 дня, их характеристики представлены в таблицах 1, 2. Во втором поколении наблюдалась значительная изменчивость показателя ПВК – стандартное отклонение и коэффициент вариации были значительно выше, чем у родительских форм. Кривая варьирования длины периода всходы-колошение гибридов F₂ комбинации ‘Белогорский’ × к-15881 имела промежуточное положение с небольшим отклонением в сторону ультраскороспелого родителя (отклонение от сорта ‘Белогорский’ составило 1,5 дня). Распределение F₂ по продолжительности периода всходы-колошение было непрерывным (рисунок). Кривая варьирования ПВК гибридов F₂ частично перекрывается с соответствующими кривыми родительских форм. Данные распределения носят одновершинный характер с небольшим уступом в сторону позднеспелости.

Известно, что о числе генов, по которым различаются скрещиваемые сорта, можно ориентировочно судить по частоте встречаемости в F₂ растений, идентичных родителям по изучаемому признаку. Для формирования предварительной гипотезы, подлежащей проверке в F₃, отнесли к типу ультраскороспелой родительской формы растения F₂, имеющие с ней одинаковую величину ПВК, то есть вариационный ряд F₂ делили по правому краю распределения скороспелого родителя. В пределы варьирования родительской формы с наименьшей выраженностью признака (к-15881) попало 20 растений гибридной популяции F₂, состоящей из 159 растений. Фактическое расщепление 139:20 не соответствует теоретическим гипотезам 3:1, 15:1 и 63:1 моно – трехгенного контроля признака.

Таблица 1. Пределы варьирования межфазного периода всходы-колошение родительских форм и их гибридов (г. Пушкин)

Table 1. Variation limits of the shoot emergence–heading period in parents and their hybrids (Pushkin)

Год	Родительские формы, гибрид	lim ПВК, дни	Год	Родительские формы, гибрид	lim ПВК, дни
2009	к-15881	30–34	2010	к-15881	30–34
	Белогорский	43–46		к-15882	30–34
	F ₁	42–46		F ₁	30–34
2010	к-15881	30–34	2011	к-15881	30–33
	Белогорский	43–47		к-15882	30–33
	F ₂	31–47		F ₂	29–33

Таблица 2. Статистические показатели продолжительности межфазного периода всходы-колошение родительских форм и гибридных растений F₂ (г. Пушкин)
Table 2. Statistical indexes of the shoot emergence–heading period in parents and F₂ hybrids (Pushkin)

Показатели	“Белогорский”	К-15881	F ₂
Число растений (n)	20	21	159
Среднее число дней ПВК ($\bar{X} \pm S\bar{X}$)	44,7±0,2	32,4±0,3	37±0,2
Стандартное отклонение Sx	1,11	1,21	2,81
Коэффициент вариации (C _v)	2,5	3,73	7,6

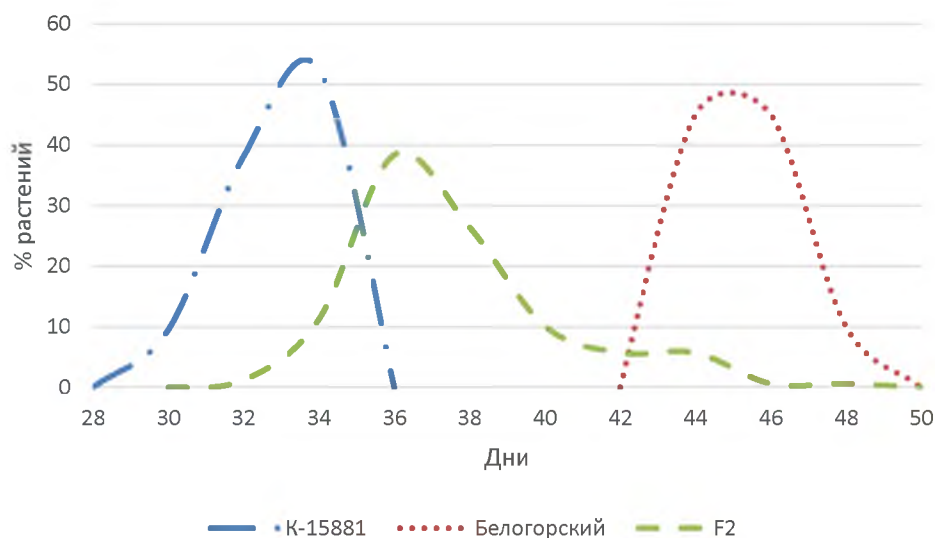


Рисунок. Распределение растений родительских форм и популяции F₂ по скорости развития. (г. Пушкин)
Figure. Distribution of parents and F₂ population according to their heading schedule (Pushkin)

А. Ф. Мережко считает неточным отнесение к типу рецессивного родителя всех растений F₂, попавших в одинаковые с этим родителем классы расщепления (Merezhko, 1984). Он обосновывает данное положение теоретическими расчетами, показывающими, что сюда попадают не только рецессивные, но и другие (например, гетерозиготные) генотипы. Последнее приводит к занижению числа генов, по которым различаются родительские формы.

Потомство каждого растения F₂, попавшего в пределы варьирования скороспелой родительской формы, было посеяно отдельно для изучения в F₃. Гомозиготность семей F₃ оценивали по выровненности и вычислению ПВК, как глазомерно, так и по пределам их варьирования, сравнивая с ультраскороспелой родительской формой. К

последней относили только те семьи F₃, которые имели одинаковый с ней размах варьирования изучаемого признака (табл. 3). С учетом данных изучения семей F₃ определяли наиболее вероятное число генов, по которым различаются скрещиваемые формы.

С учетом изучения семей F₃ анализ второго поколения выявил, что из 20-ти растений F₂, попавших в пределы варьирования ультраскороспелой формы, только 4 были гомозиготными и по скороспелости не отличались от ультраскороспелого образца к-15881, 12 растений F₂ были гетерозиготными и 4 – гомозиготными, но более позднеспелыми, чем ультраскороспелая форма к-15881 из Китая (см. табл. 3). Фактическое расщепление было 155:4, которое соответствовало трехгенному контролю признака скороспелости у местной формы из Китая при теоретическом 63:1, $\chi^2 = 0,94$.

Таблица 3. Пределы варьирования межфазного периода всходы-колошение семей F₃ от скрещивания Белогорский × к-15881 (г. Пушкин, 2011)

Table 3. Limits of variation in the shoot emergence–heading period for the F₃ families from the cross Belogorskii × k-15881 (Pushkin, 2011)

Родительские формы, семьи F ₃	lim ПВК, дни	Конс-тантность семей F ₃	Семьи F ₃	lim ПВК, дни	Конс-тантность семей F ₃
Белогорский	41–44		917-10	31–37	--
к-15881	29–32		917-11	32–44	--
917-1	28–38	--	917-12	31–42	--
917-2	33–36	- +	917-13	28–40	--
917-3	30–33	+ +	917-14	32–36	- +
917-4	30–33	+ +	917-15	30–38	--
917-5	37–40	--	917-16	29–32	+ +
917-6	28–38	--	917-17	31–38	--
917-7	27–30	+ +	917-18	34–41	--
917-8	32–36	- +	917-19	29–36	--
917-9	32–35	- +	917-20	29–35	--

Примечание: «+ +» – гомозиготная семья F₃, не отличающаяся от скороспелого родителя; «- +» – гомозиготная семья F₃, отличающаяся от скороспелого родителя; «--» – гетерозиготная семья F₃.

Таким образом, ультраскороспелость местного образца из Китая к-15881 контролируется тремя рецессивными генами. Если данные гены условно обозначить символами А, В, С, то в F₂ мы должны иметь следующие гомозиготные генотипы с различным вкладом в экспрессию скорости колошения 1AABVCC : 1aaBVCC : 1AAbbCC : 1AABVcc : 1aabbCC : 1aaBVcc : 1AAbbcc : 1aabbcc и 56 гетерозиготных генотипов. Каждая из трех генотипических формул (1aabbCC, 1aaBVcc, 1AAbbcc), в F₂ может являться генотипом четырех растений, попавших в пределы варьирования ультраскороспелого родителя, в F₃ – гомозиготными семьями, но более позднеспелыми (см. табл. 3). На основании данного подхода можно вычислить вклад в позднеспелость одного из трех доминантных генов (А, В, С). Средний ПВК гомозиготных семей F₃ (917-2, 917-8, 917-9, 917-14), являющихся более позднеспелыми чем ультраскороспелый родитель, равняется 35,8 дня. Этот же показатель гомозиготных семей F₃ (917-3, 917-4, 917-7, 917-16), не отличающихся по ПВК от образца к-1588, равен 32 дням. Зная их генотип (aabbcc) и возможные генотипы (aabbCC, aaBVcc, AAbbcc) семей F₃ (917-2, 917-8, 917-9, 917-14) вычисляем вклад в позднеспелость одного из трех доминантных генов (А, В, С), который равен 3,8 дням (AAbbcc–aabbcc; 35,8 – 32,0 = 3,8). Если предположить равнозначную экспрессию доминантных генов (А, В, С) в реализацию позднеспелости,

то вклад одного гена следует увеличить в три раза, т. е. суммарное действие их будет таковым: 3,8 × 3 = 11,4 дня. Имея ввиду, что генотип aabbcc определяет у образца к-15881 ПВК равный 32 дням, то можно теоретически вычислить этот показатель у сорта ‘Белогорский’, предполагаемый генотип которого AABVCC (32 + 11,4 = 43,4 дня). Теоретический показатель ПВК сорта ‘Белогорский’ практически равен фактическому (44 дня), что говорит о верности наших предположений (см. табл. 3). Зная вклад одного из равнозначных доминантных генов в проявлении признака позднеспелость, можно теоретически рассчитать для каждого гомозиготного генотипа, контролируемого ими скорость колошения: 1AABVCC (43,4 д.) : 1aaBVCC (43,4 – 3,8 = 39,6 д.) : 1AAbbCC (39,6 д.) : 1AABVcc (39,6 д.) : 1aabbCC [43,4 – (3,8×2) = 35,8 д.] : 1aaBVcc (35,8 д.) : 1AAbbcc (35,8 д.) : 1aabbcc [43,4 – (3,8×3) = 32 д.]. Скорость колошения линий F₃, попавших в пределы варьирования ультраскороспелого родителя к-15881 и имеющих в своем генотипе только два рецессивных гена скороспелости, обусловлена ≈36 днями.

Выделенный образец из Китая к-15882, характеризовался такой же ультраскороспелостью, как и к-15881. Показатели их периода всходы-колошение были одинаковы (см. табл. 1). Для выяснения генетического контроля ультраскороспелости образца к-15882 проведен тест на аллелизм. Исследуемые об-

разцы были скрещены между собою. Генетический контроль скороспелости считался различным, если в F₂ выщеплялись трансгрессивные растения. При отсутствии трансгрессии во втором поколении генотипы по генам скороспелости обоих образцов схожи. Характер наследования признака в F₁ был промежуточным – не обнаружено различий в варьировании показателя ПВК у родительских форм и гибрида первого поколения (см. табл. 1). По скорости колошения размах варьирования гибридов F₂ составлял 29–33 дня, практически не отличающийся от такового у образцов к-15881 и к-15882. Трансгрессивных форм не обнаружено. Таким образом, Генетический контроль скороспелости местного образца из Китая к-15882 сходен с ранее изученным образцом к-15881.

Образцы из Китая к-15881 и к-15882 с трехгенным контролем ультраскороспелости представляют интерес для селекционной практики. При скрещивании их с более позднеспелыми коммерческими сортами можно

получить большое разнообразие скороспелых константных линий с благоприятными сочетаниями компонентов продуктивности и, в конечном итоге, доноров скороспелости ячменя.

Заключение

Генетический контроль ультраскороспелости образцов ячменя к-15881 и к-15882 из Китая обусловлен тремя рецессивными генами. Сочетание трех рецессивных генов в одном генотипе детерминирует продолжительность периода от всходов до колошения у образцов, линий F₃ приблизительно 32 дня, двух генов – ≈36 дней и одного гена – ≈40 дней. Вклад одного доминантного аллеля гена в позднеспелость составляет ≈4 дня. Трехгенный контроль скороспелости образцов ячменя из Китая дает благоприятную возможность получить в процессе селекции разнообразные по скорости колошения линии ячменя.

References/Литература

- Dospekhov B. A.* Methods of field experience. Moscow: Agropromizdat, 1985, 352 p. [in Russian] (*Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 352 с.).
- Franckowiak J. D., Lundqvist U.* Descriptions of barley genetics stocks for 2012. Barley Genetics Newsletter, 2012, vol. 42, pp. 36–792.
- Gallagher et al., Belhardi M., Zahour A.* Interrelationships among three major loci controlling heading date of spring barley when grown under short daylengths // *Crop Science*, 1987, vol. 27, no. 2, pp. 155–160.
- Laurie D. A., Pratchett N., Bezant J. H., Snape J. W.* Genetic analysis of a photoperiod response gene on the short arm of chromosome 2(2H) of *Hordeum vulgare* (barley) // *Heredity*, 1994, vol. 72, no. 6, pp. 619–627. DOI:10.1038/hdy.1994.85
- Laurie D. A., Pratchett N., Bezant J. H., Snape J. W.* RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter × spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross // *Genome*, 1995, vol. 38, no. 3, pp. 575–585. DOI: 10.1139/g95-074
- Merezhko A. F.* System for studying the source material for plant breeding (guidelines). Leningrad: VIR, 1984, 69p. [in Russian] (*Мережко А. Ф.* Система изучения исходного материала для селекции растений (методические указания). Л.: ВИР, 1984. 69 с.).
- Merezhko A. F., Ezrokhin L. M., Yudin A. E.* Methodical instructions on the effective method of cereals pollination. Leningrad: VIR, 1973, 11 p. [in Russian] (*Мережко А. Ф., Эзрохин Л. М., Юдин А. Е.* Методические указания по эффективному методу опыления зерновых культур. Л.: ВИР, 1973. 11 с.).
- Takahashi R., Yasuda S.* Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley // *Ber. Ohara Inst.*, 1956, vol. 10, pp. 245–308.
- Takahashi R., Yasuda S.* Genetics of earliness and growth habit in barley. Barley Genetics II. Proc. 2nd Intern. Barley Genetics Symp. Washington State Univ. Press, 1971, pp. 388–408.
- Vavilov N. I.* World resources of cereals, legumes and flax varieties and its deployment in plant breeding. Agroecological review experience of the major field crops. Moscow – Leningrad: Izd-vo AS USSR, 1957, 462 p. [in Russian] (*Вавилов Н. И.* Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 462 с.).
- Zaushintsena A. V.* Genetic sources for the realization of main trends in barley breeding in Siberia // *Bulletin applied botany, genetics and plant breeding*, 2009, vol. 165, pp. 106–110 [in Russian] (*Заушинцева А. В.* Генетические источники для реализации основных направлений селекции ячменя в Сибири // *Тр. по прикл. бот., ген. и сел.* 2009. Т. 165. С. 106–110).