

О.М.Гриб, доктор биологических наук
Л.М.Павлович, научный сотрудник
Белорусский НИИ земледелия и кормов
УДК 633.16:631.523

Генетический контроль морфологического признака остистость у ячменя

Проведен гибридологический анализ остистости у гибридов ячменя по классическому варианту и предлагаемому. Последний доказывает, что морфологический признак ость контролируется регуляторным и структурным генами, причем первый детерминирует степень выраженности, а второй определяет качественные различия — ость или фурка. Изученные линии 259 и 66 — источники рецессивной безостости, аллельны по регуляторному гену, но имеют разные аллели по структурному гену. Линия 259 имеет аллель А-ость, линия 66 имеет А₂-фурка. Линия 26 является донором доминантной безостости, по структурному гену А₂-фурка.

The hybridological analysis of awnedness in barley hybrids was carried out both by classical variant and by given in this paper one. The latter demonstrated that morphological trait awn is controlled by regulator gene and structural gene, the first of them determines level of expression while the second indicates differences in quality — awn or furca. Lines 259 and 66, which were studied, — are the donors of recessive awnlessness, they are allelic by regulator gene but have different alleles by structural gene. Line 259 has allele A-awn, line 66 has that of A₂-furca. Line 26 is a donor of dominant awnlessness by structural gene A₂-furca.

Исследуя остистость у различных пшениц, Ю.А.Филипченко, показал, что есть связь между длиной соломины и длиной ости, величиной зубца на чешуе и длиной ости. Однако, замечает автор, эти корреляции не абсолютны, т. е. длина соломины, остей и зубца на чешуе не может быть сведена к действию одних и тех же наследственных факторов [1]. Л.Е.Ходьков гибриды ячменя по признаку остистость делит на 5 классов: с длинными остями (4-18 см), с остевидными отростками (1-3 см), безостые (до 1 см), фуркатные и с рудиментарной фуркой. Фурка — видоизмененная ость [2]. Первый автор остистость рассматривал как количественный признак, второй — как качественный. Генетический анализ безостости двух линий ячменя позволил В.С. Ковалю установить факт моногенного наследования с неполным доминированием остистости. Установлен множественный аллелизм. Аллели различаются по степени доминирования и коэффициенту рекомбинации с геном дурядности [3]. Ость является составляющим элементом морфотипа колоса, а ее минимальное выражение (или отсутствие) есть безостость.

Цель эксперимента состояла в том, чтобы изучить структуру генетического контроля простого морфологического признака ость с помощью количественного и качественного анализа.

Материал и методика исследований

Материалом для исследований служили безостые линии 66, 259, Ад24, Ад27, 26, короткоостистые линии 1435, 1430 и ряд остистых линий — 31-2, 32, 36-8, КМ341, Лиза и другие константные образцы. Линия 259 получена на базе К-12266, линия 66 — из комбинации Гиза121 × К-26692, Ад24 и Ад27 — из комбинации К-19991 × К-26692. Линии 1430 и 1435 по-

лучены из комбинации (Хайпроли × Интенсивный) × Голозерный 76. Длину ости измеряли на трех колосках в середине колоса. Линии К-12266, К-19991, К-26692 получены из ВИРА. Деление генотипов на классы проводили по Ходькову Л.Е.

Результаты

В анализе участвуют четыре группы комбинаций скрещивания (табл. 1).

В первых четырех комбинациях с линией 1435 в F₁ наблюдается промежуточное проявление признака. В F₂ провести гибридологический анализ не представлялось возможным, а корреляционный выявил тесную связь между высотой растения и длиной ости. Коэффициенты парной корреляции равны 0,525-0,716. Линия 1435 была низкорослой.

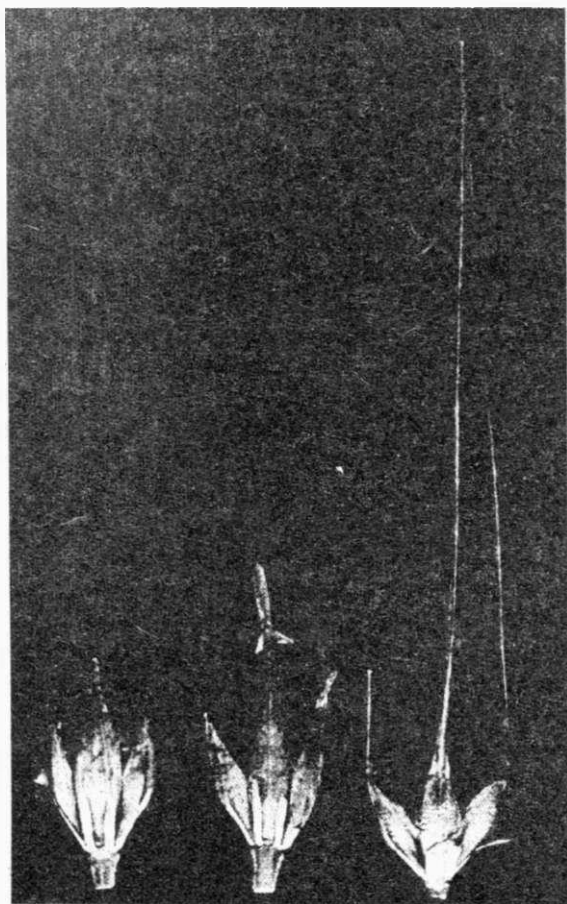
В следующей группе комбинаций источниками безостости были линии 1430, 259, Ад24 и Ад27. В трех комбинациях 1430×31-2, 259×КМ-341 и 259×36-8 в F₁ наблюдается промежуточное выражение признака-ость составляет 8 см. Гибриды F₁ Лиза × Ад24 и Ад27 × Лиза идентичны своим высокорослым родителям Ад24 и Ад27 по морфологическим признакам растения и колоса, а отличались лишь пленчатостью и массой зерна, потому что линии Ад24 и Ад27 являются голозерными.

В F₂ у всех пяти комбинаций скрещивания этой группы наблюдалось два класса признака-ость и остевидный отросток. Соотношение остистых к безостым указывает на монофакториальное расщепление в первых трех комбинациях, тогда как в популяциях Лиза × Ад24 и Ад27 × Лиза соотношение соответствует двухфакторному контролю. Линии 1430, 259 и 66 являются источниками рецессивно наследуемой безостости, а Ад24 и Ад27 — доминантной.

В третьей группе изучались комбинации с линией

Таблица 1. Проявление признака остистость у гибридов и их родительских форм

Комбинации скрещивания	Длина ости, см		F ₁ , см		F ₂ , шт.					
	P ₁	P ₂	ость	фурка	ость, см, 4 u >	фурка, см, 3 u >	безостые			соотношение ость: безост.
							остев. отрост., см, 1-3	рудим. фурка, см, 1-2	безост., см, <1	
1435 × 165	7	16	9,0	—						
1435 × 56	7	14	9,0	—						
1435 × 1282	7	12	8,0	—						
1435 × 156	7	16	9,0	—						
1430 × 31-2	4	14	8,0	—	469		170			3:1
259 × КМ341	3	14	8,0	—	268		89			3:1
259 × 36-8	3	12	8,0	—	642		210			3:1
Лиза × Ад24	16	1,5	1,5	—	223		340			7:9
Ад27 × Лиза	1,5	16	1,5	—	91		80			9:7
31-2 × 66	14	1,5	—	3,0	103	262	115	—		12:4
1435 × 66	7	1,5	—	3,0	143	170	58	121	1+8	10:6
32 × 66	16	1,5	—	3,0	199	276	68	45	—	13:3
26 × 141	0,2	14	—	0,3	130	16	14	323	102	4:12
26 × 145	0,2	14	—	0,4	192	32	26	366	107	5:11
26 × 150	0,2	16	—	0,4	132	33	14	312	48	5:11
26 × 138	0,2	16	—	0,4	141	85	47	199	44	7:9
26 × 137	0,2	14	—	0,9	96	20	15	251	43	4:12
26 × 151	0,2	16	—	0,4	88	48	17	263	36	4:12
26 × 59	0,2	14	—	0,2	72	14	12	159	50	5:11

Рис. 1. 1 — Л66, 2 — F₃₁₋₂ × 66, 3 — Л.31-2

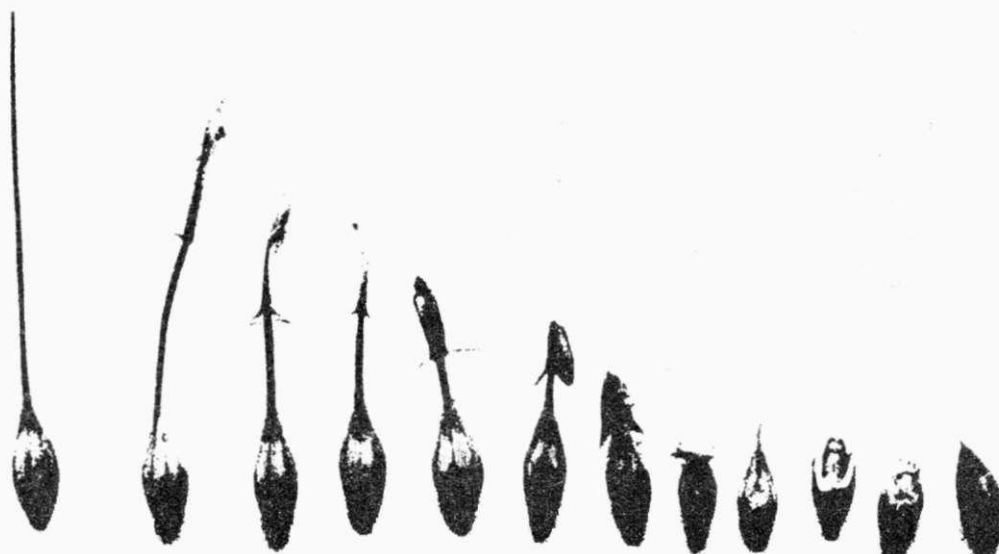
66. В F₁ проявилась фурка (рис. 1) длиной 3 см. В F₂ встречались генотипы с остью, фуркой, остевидным отростком и рудиментарной фуркой, а в комбинации 1435 × 66 были еще два класса признака — одно растение без ости и остевидного отростка и 8 генотипов с наполовину редуцированной чешуей (рис. 2 и 3). Это безостое растение стало родоначальником линии 26. У гибридов F₁ с линией 26 проявляется рудиментарная фурка длиной 0, 2-0, 9 см, в F₂ — пять классов признака-ость, фурка, остевидный отросток, рудиментарная фурка и безостый. Следует отметить, что до появления линии 26 безостыми считались колосья, имеющие остевидные отростки как у линий 1430, 259, 66, Ад24 и Ад27, до 3 см.

В популяциях с линией 26 класс безостых включает три группы генотипов — с остевидным отростком, рудиментарной фуркой и безостые. Соотношение остистых к безостым в F₂ показывает, что линия 26 обладает доминантной безостостью.

Появление фурки в F₁ гибридов с линией 66 можно объяснить двумя способами:



Рис. 3. Редуцированная чешуя

Рис. 2. Разнообразие гибридов F_2 комбинаций 158 × 109, 1435 × 66

Классический вариант

Линия 31-2 имеет сочетание генов ААВв, которые определяют нормально выраженную ость. Линия 66 содержит ааВВ, а степень выражения признака определяется как безостый. При скрещивании ААВв × ааВВ в F_1 — АаВв — проявляется фурка. В этом случае следует, что гены имеют две аллели: А-доминантную, когда развивается ость, и а-рецессивную, когда ость не развивается. Ген В превращает ость в фурку, а в не способен это делать. Взаимодействие двух доминантных генов А и В обеспечивает появление фурки. С помощью решетки Пеннета находим, что в F_2 должно быть фуркатных 9/16, остистых 3/16 и безостых 4/16.

Гаметы	АВ	Ав	аВ	ав
АВ	ААВВ фурка	ААВв фурка	АаВВ фурка	АаВв фурка
Ав	ААВв фурка	ААвв ость	АаВв фурка	Аавв ость
аВ	АаВВ фурка	АаВв фурка	ааВВ безост	ааВв безост
ав	АаВв фурка	Аавв ость	ааВв безост	аавв безост

Таблица 2. Анализ расщепления по признаку ость в F_2 комбинации 31-2 × 66

Генотипы	Частота		О-Е	(О-Е) ²	(О-Е) ² / Е
	фактич.	теоретич.			
Фуркатные	272	270	2	4	0,015
Безостые	105	120	-15	225	1,875
Остистые	103	90	13	169	1,877
Сумма	480	480	0		3,76

Предлагаемый вариант

Изменчивость признака длина ости и длина фурки в F_2 (рис. 2) показывает, что этот признак имеет качественные и количественные характеристики. Длина фурки изменялась от 0,5 см до 5 см, такой же непрерывный ряд наблюдался и по ости. Следовательно, вправе допустить, что признак в своем генетическом контроле имеет дискретный локус, определяющий степень выраженности, т. е. регуляторный ген с аллелями R до r. Выражение самого признака (ость или фурка) контролируется факторным или структурным геном, у которого только две аллели — либо ость-А, либо фурка-А₂. Линия 31-2 имеет ость, ее генетический контроль состоит из доминантного регуляторного гена R и аллеля А структурного гена. Линия 66 несет аллель А₂ структурного гена и рецессивную аллель r регуляторного гена. Поскольку проявилась фурка, следовательно, А₂ доминирует над А. Исходные линии различаются по обоим генам: 31-2-RRAA и 66-rrA₂A₂. При скрещивании RRAA × rrA₂A₂ образуется RrAA₂ фурка и далее 4 типа гамет — RA, RA₂, rA, rA₂. С помощью решетки Пеннета находим, что фуркатные составляют 9/16, остистые 3/16 и безостые 4/16.

Гаметы	RA	RA ₂	rA	rA ₂
RA	RRAA ость	RRAA ₂ фурка	RrAA ость	RrAA ₂ фурка
RA ₂	RRAA ₂ фурка	RRA ₂ A ₂ фурка	RrAA ₂ фурка	RrA ₂ A ₂ фурка
rA	RrAA ость	RrAA ₂ фурка	rrAA безост.	rrAA ₂ безост.
rA ₂	RrAA ₂ фурка	RrA ₂ A ₂ фурка	rrAA ₂ безост.	rrA ₂ A ₂ безост.

В обоих случаях теоретически ожидаемое соотношение фенотипических классов одинаково. И с помощью χ^2 (3, 76) доказываем достоверность ожидаемого и полученного дигибридного скрещивания (табл. 2), но этот анализ не отвечает на главный вопрос, поэтому провели анализирующие скрещивания (табл. 3).

Группа безостых генотипов имеет три генотипических класса — $aaBB$ 1/16, $aabb$ -1/16 и $AaBb$ -2/16. Шесть растений F_2 (203) скрестили с родительской формой 31-2. Три из них были просто безостые и три имели на средних колосках колоса следы фурок (с.ф.). Гибриды F_1 трех первых скрещиваний имели ости. Гибриды трех растений с. ф. имели ость и фурку. Следовательно, первые три растения были по генотипу $aabb$. При скрещивании $aabb \times AaBb$ в F_1 образуется один тип гамет $Aabb$. В F_2 расщепление по типу:

Гаметы	Ae	Ae	ae	ae
Ab	$AABb$	$AABb$	$Aabb$	$Aabb$
Ab	$AABb$	$AABb$	$Aabb$	$Aabb$
ab	$Aabb$	$Aabb$	$aabb$	$aabb$
ab	$Aabb$	$Aabb$	$aabb$	$aabb$

12/16 остистых

4/16 безостых

Три растения с с. ф. были по генотипу $aaBb$. Скрещивание $aaBb \times AaBb$ дало два типа гамет в F_1 — $AaBb$ и $AaBb$.

1) $AaBb$

Гаметы	Ae	Ae	ae	ae
Ab	$AABb$	$AABb$	$Aabb$	$Aabb$
Ab	$AABb$	$AABb$	$Aabb$	$Aabb$
ab	$Aabb$	$Aabb$	$aabb$	$aabb$
ab	$Aabb$	$Aabb$	$aabb$	$aabb$

12/16-остистых

4/16-безостых

2) $AaBb$

Гаметы	AB	Ae	aB	ae
AB	$AABb$ фулка	$AABb$ фулка	$AaBb$ фулка	$AaBb$ фулка
Ab	$AABb$ фулка	$AABb$ ость	$AaBb$ фулка	$Aabb$ ость
aB	$AaBb$ фулка	$AaBb$ фулка	$aaBb$ безост	$aaBb$ безост
ab	$AaBb$ фулка	$Aabb$ ость	$aaBb$ безост	$aabb$ безост

9/16-фуркатных

3/16-остистых

4/16-безостых

В F_2 комбинации 203 \times 31-2 соотношение классов было следующим: растение №1 — 144 остистых и 17 безостых, №2 — 89 остистых и 34 безостых, №3 — 112 остистых и 64 безостых. В сумме это составляет 345 остистых и 115 безостых, или 3:1. Гибридное потомство F_2 трех растений с. ф. имело следующие классы: растение №4 — 53 остистых, 90 фуркатных и 35 безостых; №5 — 24 остистых, 104 фуркатных и 50 безостых; №6 — 25 остистых, 105 фуркатных и 54 безостых. В сумме это составляет 102 остистых, 299 фуркатных и 139 безостых растений. Значение χ^2 равняется 0,209 при 9:4:3.

Кроме этих анализирующих скрещиваний изучено еще 12 комбинаций с участием линий F_3 , не расщепляющихся по изучаемому признаку (табл. 3). Безостые линии 120, 127, 139 180 и 133 комбинаций 259 \times 36-8 и 259 \times Км341 скрестили с остистыми линиями 116, 119 и 101. В F_1 проявилась ость по типу неполного доминирования. Гибриды F_1 комбинаций 120 \times 139, 120 \times 183, 127 \times 180 и 127 \times 173 оставались безостыми. Линии 183, 180, выделены из комбинации 31-2 \times 66, линии 173, 165, 163 из комбинации 32 \times 66, т. е. их безостость обусловлена геном от 66 линии.

Группа безостых генотипов имеет три генотипических класса- $rrAA$ -1/16, rrA_2A_2 -1/16 и $rrAA_2$ -2/16. Шесть растений F_2 (203) скрестили с исходной формой 31-2. Три из них были просто безостые, а три имели на средних колосках следы фурок (с.ф.). Гибриды F_1 от первых трех растений имели ости. Гибриды с растениями (с.ф.) имели ость и фурку. Следовательно, первые три растения были по генотипу $rrAA$. При скрещивании $rrAA \times RRAA$ в F_1 образуется один тип гамет $RrAA$. В F_2 расщепление по типу:

Гаметы	RA	RA	rA	rA
RA	$RRAA$	$RRAA$	$RrAA$	$RrAA$
RA	$RRAA$	$RRAA$	$RrAA$	$RrAA$
rA	$RrAA$	$RrAA$	$rrAA$	$rrAA$
rA	$RrAA$	$RrAA$	$rrAA$	$rrAA$

12/16 остистых

4/16 безостых

Три растения с (с.ф.) были по генотипу $rrAA_2$. Скрещивание $rrAA_2 \times RRAA$ дало два типа гамет в F_1 — $RrAA$ и $RrAA_2$.

1) $RrAA$

Гаметы	RA	RA	rA	rA
RA	$RRAA$	$RRAA$	$RrAA$	$RrAA$
RA	$RRAA$	$RRAA$	$RrAA$	$RrAA$
rA	$RrAA$	$RrAA$	$rrAA$	$rrAA$
rA	$RrAA$	$RrAA$	$rrAA$	$rrAA$

12/16-остистых

4/16-безостых

2) $RrAA_2$

Гаметы	RA	RA_2	rA	rA_2
RA	$RRAA$ ость	$RRAA_2$ фулка	$RrAA$ ость	$RrAA_2$ фулка
RA_2	$RRAA_2$ фулка	RRA_2A_2 фулка	$RrAA_2$ фулка	RrA_2A_2 фулка
rA	$RrAA$ ость	$RrAA_2$ фулка	$rrAA$ безост.	$rrAA_2$ безост.
rA_2	$RrAA_2$ фулка	RrA_2A_2 фулка	$rrAA_2$ безост.	rrA_2A_2 безост.

9/16-фуркатных

3/16-остистых

4/16-безостых

Таблица 3. Проявление признака ость-фурка у гибридов первого поколения, повторных скрещиваний

Комбинация скрещивания	Поколение	P ₁		P ₂		F ₁
		происхождение	длина ости, см	происхождение	длина ости, см	длина ости, см
203 × 31-2	F ₂	31-2 × 66	1,5	ч. л.	16	ость
203 с. ф. × 31-2	F ₂	31-2 × 66	1,5	ч. л.	16	
120 × 116	F ₃	259 × 36-8	1,5	ч. л.	17	8,0
120 × 31-2	F ₃	259 × 36-8	1,5	ч. л.	16	7,0
120 × 119	F ₃	259 × 36-8	1,5	ч. л.	17	8,0
163 × 116	F ₃	32 × 66	1,5	ч. п.	16	ость, фурка
165 × 101	F ₃	32 × 66	1,5	ч. л.	17	фурка
139 × 119	F ₃	259 × 36-8	1,5	ч. л.	17	9,0
183 × K21849	F ₃	31-2 × 66	1,5	ВИР	18	ость, фурка
120 × 139	F ₃	259 × 36-8	1,5	259 × 36-8.	1,5	1,5
120 × 183	F ₃	259 × 36-8	1,5	31-2 × 66	1,5	1,5 с.ф
127 × 173	F ₃	259 × 36-8	1,5	32 × 66	1,5	1,5
127 × 180	F ₃	259 × 36-8	1,5	31-2 × 66	1,5	1,5
183 × 133	F ₃	31-2 × 66	1,5	259 × Км341	1,5	1,5 остев. отр., рудим. фурка
109 р.ч. × 158	F ₂	1435 × 66	-	ч. л.	17	фурка

ч. л. — чистая линия, не расщепляющаяся по анализируемому признаку.

р. ч. — редуцированная чешуя.

Следовательно, линии 120, 127, 139, и 133 имеют генотип аавв. Линии 183 и 163 по генотипу ааВв, линия 165 ааВВ. Появление 8 генотипов с редуцированной чешуей в комбинации 1435 × 66 могло быть обусловлено рекомбинацией в пределах гена В. Если это так, то при скрещивании генотипа с редуцированной чешуей с остистой линией популяция в F₂ должна иметь два класса признака-ость и редуцированную чешую.

Чтобы проверить это предположение, скрестили растение F₂ №109 р.ч. (1435 × 66) с двумя линиями — 158 и 165 (остистыми, равными по высоте и ксероморфности растению 109). В F₁ обеих комбинациях скрещивания проявилась фурка, а в F₂ 109 × 158-125 растений с фурками, 66 остистых, 64 безостых и 13 генотипов с редуцированной чешуей. Последние относятся к классу безостых. Анализ по χ^2 подтвердил дигибридное расщепление, χ^2 равняется 3,8 (табл. 4).

Таблица 4. Анализ расщепления остистости у ячменя по χ^2 (комбинация скрещивания 109 × 158).

Генотипы	Частота		O-E	(O-E) ²	$\frac{(O-E)^2}{E}$
	фактич.	теоретич.			
Фурчатые	125	151	-26	634	2,5
Безостые	77	67	10	100	0,37
Остистые	66	50	16	256	0,95
Сумма	268	268	0		$\chi^2=3,82$

Предположение не подтвердилось, ген, обуславливающий формирование фурки, не был изменен.

Проведенные исследования подтверждают, что в генетическом контроле морфологического признака-ость участвуют регуляторные и структурные гены, обуславливающие количественную и качественную изменчивость признака.

Литература.

1. Филиппченко Ю.А. Изменение количественных признаков у мягких пшениц. Классики советской генетики. Ленинград, 1968. — С.409-439.
2. Ходьков Л.Е. Голозерные и безостые ячмени. Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1985 — 135 с.
3. Коваль В.С. Генетический анализ безостости ячменя. Генетика. — 1997, т. 33, №5. — С.670-673.

Следовательно, линии 259, 120, 127, 139, 180 и 133 имеют генотип гГАА. Линии 183 и 163 по генотипу гГАА₂, линия 165-гГАА₂. Появление 8 генотипов с редуцированной чешуей в комбинации 1435 × 66, вероятно, обусловлено трансгрессией регуляторного гена гГ в сторону его уменьшения. Если это так, то при скрещивании с остистым генотипом должны восстановиться качественные классы, обусловленные структурным геном.

Поскольку качественные классы, обусловленные структурным геном А, его обеими аллелями А₁ и А₂ не изменились, то это позволяет сделать вывод, что наше предположение верно.

Уточнение

В предыдущей статье этого автора "Актуальные аспекты селекции растений на качество" №3 1999 г. допущен ряд неточностей — ген от Диаманта следует читать sdw, за что автор приносит свои извинения. Абзац №3 следует читать "Агрономический предполагает повышение валового сбора зерна с единицы площади и при достигнутом уровне потенциальной урожайности, вероятно, основное внимание следует уделять устранению причин, мешающих реализации этого потенциала. Главными из которых являются:". Издательство журнала приносит свои извинения автору и читателям.