



О.М.Гриб, доктор биологических наук

Л.М.Павлович, научный сотрудник

Д.С.Гриб, аспирант

Белорусский НИИ земледелия и кормов

УДК 633.16

Методы создания исходного материала высоколизинового ячменя

Проведено сравнительное изучение исходного материала. Гибриды получали классическим методом донорной селекции и разработанным авторами методом рекомбинационного синтеза, основанного на современных знаниях генетического контроля признаков. Представленный материал убеждает в пользу нового метода, внедрение которого предполагает решение основных проблем высоколизинового ячменя. Создана система генов по морфоструктуре зерна, обеспечивающая трансгрессивную изменчивость по данному признаку.

Comparative study of initial material was carried out. Hybrids were obtained by the classical method of donor breeding and the method of recombinative synthesis worked out by the authors and based on modern knowledge of genetical character control. The given material persuades in favour of new method, introduction of which assumes decision of the main problems of barley with high lysine content. The gene system by the morphological grain structure providing transgressive variability by a given character was developed.

Чтобы методы селекции надежно работали, в их основе должны лежать конкретные взаимодействия конкретных генов, а также известны условия, при которых эти взаимодействия, с высокой долей вероятности, происходят и сохраняются в поколениях.

Изучая наследование и изменчивость электрофоретического спектра как сложного признака, было показано, что максимальное выражение достигается при:

- сочетании сильного доминантного регуляторного гена (7 хромосома) и структурного локуса с максимальным числом компонентов (5 хромосома) (7). Взаимодействие регуляторных и структурных генов;

- сочетании максимальной α -зоны и минимальной β -зоны у одного родителя и максимальной β -и минимальной α -зоны у другого. Трансгрессии образуются в минус и плюс направлениях при средних значениях признака у родителей (8). Кроссинговер в пределах структурного локуса Pr-a;

- взаимодействии регуляторных генов на нескольких уровнях генетического контроля сложного признака – общего содержания белка и спектра. Так, в комбинации 224 х Интенсивный трансгрессивным выражением признака было α - β - γ - ω 5678, (10). В комбинации A88№4 х Интенсивный в семье F₃ 37 образовались положительные трансгрессии β 12345. В первом случае блокирование α -зоны расширилось и на β -зону, во втором – β 45 повторилась и образовалась насыщенная β -зона или плюс трансгрессия (9), вероятно тандемная дупликация произошла в первом случае в пределах регуляторного гена, а во втором – в пределах структурного локуса. Взаимодействие генотип – признак.

Максимальное проявление признака формируется и сохраняется в генотипе компетентно для его реализации.

Трансгрессивное выражение признака с большей вероятностью сохраняется, если одна из доминантных его составляемых находится на доминантном морфотипе, а другая – на рецессивном.

По данным Е.Т.Мерца, высоколизиновость как признак наследуется просто, но отличается очень сложным фенотипическим проявлением. Высоколизиновые гены вносят изменения по многим позициям состава и структуры зерновки у ячменя, кукурузы и сорго. Что следует считать проявлением закона гомологических рядов в наследственной изменчивости, установленного Н.И.Вавиловым. Мерц (1976) назвал это лизиновым синдромом, но в дальнейшем этот термин в литературе не использовался (табл.1).

Исследования украинских ученых Штеменко Н.И., Харченко В.И., Мякшина Е.В.(6), Винниченко А.Н. и др.(7) показали, что действие гена опейк-2 проявляется в усиленном биосинтезе аминокислот группы аспартата в белках и свободных аминокислотах листьев всего растения, а также в возрастании активности ингибитора трипсина зерна, количественном изменении состава жирных кислот и неомыляемых веществ и анатомических частей зерна. Причем повышение аспартата происходит в 5-6 раз, а снижение глутамата в 2-3 раза. По кукурузе созданы сорта со стабильно высоким содержанием лизина в зерне.

По данным Прянишникова Д.Н., акцепторами аммиака в растении являются такие дикарбоновые непредельные кислоты и кетокислоты, как фумаровая и кетоглутаровая. Фумаровая кислота, присоединяя аммиак, дает аспарагиновую кислоту, а кетоглутаровая (эта реакция характерна для зерновых злаков) с аммиаком – глутаминовую, а затем и амиды – аспарагин и глутамин. Следова-

Таблица 1. Высоколизиновый синдром у мутантов кукурузы (Опейк 2), ячменя (лиз-3) и сорго (Н1)

Признак, изменение	Опейк 2	Лиз-3	Н1
Увеличение содержания лизина	+	+	+
Непрозрачный эндосперм	+	+	+
Увеличение размера зародыша	+	+	+
Уменьшение проламинов	+	+	+
Увеличение альбуминов и глобулинов	+	+	+
Увеличение глютелинов	+	-	+
Небольшое увеличение неэкстрагируемого белкового остатка	+	+	+
Существенные изменения в аминокислотном составе белковых фракций	+	+	+
Измененные белковые тела	+	+	+
Увеличение свободных аминокислот	+	+	+
Увеличение образования амилазы во время прорастания	+	+	?
Увеличение рибонуклеазной активности	+	+	+
Увеличение содержания растворимых сахаров	+	+	+
Уменьшение содержания крахмала	+	+	+
Увеличение содержания калия	+	?	?

тельно, с появлением лиз-генов появились варианты метаболизма синтеза аминокислот у зерновых злаков.

Многие селекционеры (3, 4, 5) стратегию работы с лиз-генами у ячменя определили как донорную селекцию с использованием прерывистого и непрерывного беккроссов. Основными недостатками высоколизинового ячменя, требующими селекционного решения, были: низкая масса 1000 зерен, нестабильная экспрессия гена лиз-3 и нетоварный вид зерновки. Отсюда селективируемыми признаками являются стабильность высокого содержания лизина в зерне или наличие 100% вмятинки, масса 1000 зерен. Сферическую форму зерна можно селективировать только при наличии аминокислотного анализатора.

Материалом для исследований служили высоколизиновые линии двух этапов селекции 591, 589, 587, 579, 511, 509, 642 (Паша), 501, 87, Лиза – образцы раннего этапа, сорта Гонар и Баронесса, многорядная линия 627, одностебельная многорядная 608 и безостая многорядная 26. Многорядные линии имели плоское зерно с низкой массой 1000 семян.

Высоколизиновые линии следующего этапа селекции 573, 575, 576, 577, 578, 579, 580, 581, 582, 583, 584, 585 из комбинации Ад 27 x Лиза характеризуются длинным, узким зерном с вмятинкой и короткими остевидными отростками, доминантным морфотипом по отношению к линии I этапа.

Содержание лизина в зерне определяли экспресс-методом Сысоева в модификации О.И.Гамзиковой (11). В основе метода лежит реакция Чинарда – взаимодействия нингидрина с азотными остатками аминокислот, при этом образуется вещество фиолетового цвета. Эта же реакция лежит в основе работы аминокислотных анализаторов. Фенотипическое доминирование определяли по формуле

$$D = \frac{F_1 - P_{\min}}{P_{\max} - P_{\min}} \times 100.$$

Вмятинка на дорсальной стороне зерновки является морфологическим маркером присутствия гена лиз-3.

Целью исследования было сравнить эффективность разных методов селекции и создать исходный материал высоколизинового ячменя.

Два метода представляют собой две схемы получения гибридов. Гибриды первой схемы получали по принципу донорной селекции – высоколизиновые линии опыляли высокоурожайными сортами Гонар и Баронесса. В общей сложности (с 1983 г.) методом донорной селекции было получено более тысячи комбинаций скрещивания, выделены сорта Лиза и Паша, но основные проблемы высоколизинового ячменя не решены. Метод не обеспечил ожидаемых результатов в селекции высоколизинового ячменя.

Результаты анализа гибридов F_1 первой схемы скрещивания показывают, что по массе зерна доминирует урожайный родитель, а в двух случаях 589 x Гонар и 501 x Гонар наблюдается гетерозис. По содержанию лизина в зерне доминирует низколизиновый родитель, в трех комбинациях значения у гибрида ниже, чем у низколизинового родителя, показатель доминирования со знаком минус. Самое высокое значение данного показателя наблюдается у комбинаций 589 x Баронесса и 589 x Гонар, причем линия 589 содержала 800 мг/100 г лизина, тогда как 587 имела очень высокое – 1348 мг/100 г, но гибриды с ней характеризуются низким содержанием лизина 460-430 мг/100 г, что составляет всего 10 и 06% (показатель доминирования). Уровень лизина в материнских линиях не влиял на уровень в F_1 . Показатель доминирования по содержанию лизина никак не связан с таковым по массе зерна (табл.2). Ген лиз-3 в геноме урожайного родителя практи-

Таблица 2. Наследование массы зерна и содержания лизина в зерне в F₁ донорной схемы комбинаций скрещивания

Комбинации скрещивания	Масса 1000 зерен, г		Содержание лизина	
	х	Д. %	х, мг/100 г	Д. %
Лиза	38,2		640	
Лиза х Баронесса	54,0	70,2	396	12,8
Лиза х Гонар	56,9	90,0	400	10,7
591	36,0		1116	
591 х Баронесса	58,0	89	450	14
591 х Гонар	55,0	89	420	08
589	36,5		800	
589 х Баронесса	60,0	97	500	32
589 х Гонар	60,2	105	520	35
587	36,0		1348	
587 х Баронесса	59,0	93	460	10
587 х Гонар	57,3	93	430	06
579	45,0		786	
579 х Баронесса	51,2	39	350	-02
579 х Гонар	58,2	94	-	
511	42,0		820	
511 х Баронесса	50,2	44	400	09
511 х Гонар	56,0	82	400	08
509	42,5		602	
509 х Баронесса	53,3	59	350	04
509 х Гонар	51,6	55	364	03
502	39,8		609	
502 х Баронесса	51,2	55	386	10
502 х Гонар	50,3	55	437	28
501	39,1		639	
501 х Баронесса	56,4	80	340	-07
501 х Гонар	63,7	124	400	11
87	42,4		734	
87 х Баронесса	55,4	71	460	27
87 х Гонар	57,8	93	337	-90
Баронесса	60,7		360	
Гонар	59,0		370	

чески не экспрессируется, а некоторое повышение содержания лизина в F₁ обусловлено повышением содержания белка в зерне за счет увеличения белоксинтезирующей способности.

Во второй схеме гибриды получали по принципу рекомбинационного синтеза. В качестве материнских форм использовали 12 линий из комбинации Ад 27 х Лиза, в качестве отцовских – 3 линии с низкой массой зерна без лиз-3 гена и 3 линии с геном лиз-3 первого этапа селекции. Анализ гибридов F₁ (табл.3) выявил наличие гетерозиса по массе зерна во всех представленных комбинациях. Содержание лизина в F₁ с линиями 26 и 627 находится на уровне 558-620, тем не менее показатель доминирования составляет всего от 6,1 до 26,3% и лишь гибрид 578 х 627 имеет 40,3%. В комбинациях с линиями 642, 388 и 633 наблюдается гетерозис по массе зерна от 116 до 324%, и при этом сохраняются высокие значения содержания лизина в зерне во всех комбинациях. У гибрида 580 х 388 значение Д со знаком -155% при высоком абсолютном содержании лизина 720 мг/100 г, тогда как гибрид 583 х 642 имеет 74,2% на фоне гетерозиса по массе зерна. Хорошее

соотношение этих показателей также у комбинации 580 х 642.

На рисунке 1 показана популяция F₂ комбинации Лиза х Баронесса по содержанию лизина и массе 10 зерен. Связь между ними отрицательная $r = -0,28$ при табличном значении 0,14 и 18 для 0,01 и 0,05 уровней значимости, т.е. достоверная. На корреляционном поле отмечены два квадрата. В первом квадрате расположены генотипы с высокой массой зерна и средним (для популяции) значением содержания лизина в зерне за счет повышенного накопления белка. Эти генотипы имеют положительную связь между урожаем и накоплением белка. Некоторые из них сохраняют повышенную белоксинтезирующую способность. Во втором квадрате расположены генотипы с детерминированно низким содержанием белка в зерне и высокой массой зерна, представляющие интерес для пивоваренного направления селекции. В комбинации Лиза х Гонар отрицательная связь между селективируемыми признаками еще более тесная $r = -0,37$ (рис.2).

На рисунке 3 представлен разброс генотипов по селективируемым признакам комбинации 576 х 627 второй схемы скрещивания. В этой популяции менее тесная связь содержания лизина и массы зерна, встречаются ультравысоколизиновые генотипы, а также генотипы, сочетающие высокое содержание лизина и среднюю массу зерна, что создает лучший фон для отбора. В комбинации 579 х 633 связь между признаками положительная $r = 0,12$. Сочетание между селективируемыми признаками еще более благоприятно для отбора.

В 2000 г. изучались гибриды F₄ – потомство отобраных элитных растений, полученные разными методами селекции в селекционных питомниках. В таблице 4 представлена характеристика линий, полученных от безсистемных скрещиваний, главным критерием подбора пар для них было вегетативное состояние растения на момент гибридизации в рамках донорной селекции. Как видно из таблицы, только три линии имеют 100% вмятинку, а остальные от 21 до 98% и уже по этому показателю будут выбракованы. По массе 1000 зерен наблюдаются незначительные различия между изучаемыми линиями от 34,4 до 39,6 г. У линий 384-1 и 424 масса зерна соответственно 48,5 и 48,8, но у них зерен с вмятинкой всего 26 и 21%.

Из комбинаций первой схемы скрещиваний изучалось 124 семьи (табл.5), из них 6 линий имели 100% вмятинку. У остальных семей этот показатель варьирует от 66 до 98%.

Из 408 семей второй схемы скрещивания со 100%-ной вмятинкой оказалось 148, или 36,8%. В этой группе семей значительно более высокие значения по массе 1000 зерен. В среднем по изучаемым линиям минимальное выражение составило 34,4 г, максимальное – 43,1 и среднее – 38,4 г. В отдельных комбинациях лучшие значения по массе 1000 зерен достигают 50 г. Лучшими комбинациями из этой схемы являются 580 х Паша(642), 579 х 633, 578 х 627. Комбинации 584 х 372-43 и 585 х 372-43 не входили в состав второй схемы, однако заслуживают рассмотрения. Линия 372-43 имеет короткое, широкое зерно и высокое содержание белка. Трансгрессии по массе зерна в “+” сторону достигают 68-73 г/1000 зерен (табл.6). В этих комбинациях скрещивания были задействованы два механизма взаимо-

Таблица 3. Масса 1000 зерен и содержание лизина в зерне исходных форм и гибридов F₁ второй схемы скрещивания

Комбинация скрещивания	Масса 1000 зерен				Содержание лизина			
	Г		Д, %		мг/100 г		Д, %	
	1998 г.	1999 г.	1998 г.	1999 г.	1998 г.	1999 г.	1998 г.	1999 г.
573	30,7	34,9			830	864		
573 x 26	49,6	50,1	429	283	679	620	41,2	24
575 x 26	50,2	50,8	302	171	786	569	69,2	6,1
576 x 26	57,0	45,9	237	193	646	607	19,1	10,9
575	40,1	40,7			881	966		
576	35,1	36,6			955	1128		
26	35,1	26,6			573	543		
578	40,3	38,7			749	762		
578 x 627	56,6	55,0	352	381	536	577	5,3	40,3
580 x 627	49,5	45,1	151	678	592	608	11,4	26,3
583 x 627	53,4	44,6	177	354	577	558	10,7	18,8
580	35,9	34,7			1030	1045		
583	34,1	32,8			918	1015		
627	44,9	32,9			524	452		
580 x 642	44,6	39,6	580	324	846	864	14,0	-1,6
583 x 642	39,9	33,4	176	21	991	964	170,9	65,5
642	37,4	35,3			815	864		
579	30	-			933	-		
579 x 633	42,8	-	117		778	-	15,7	
580 x 388	40,7	-	141		720	-	-50	
633	41,0	-			742	-		
388	39,3	-			918	-		

Таблица 4. Характеристика образцов контрольного питомника, 2000 г.

№, дел	Комбинации скрещивания	% вмятинки	Масса 1000 зерен	Содержание белка	
				в.с.н.* %	а.с.н.* %
382	(С x 31-2) x Бер.-6	100	39,5	15,3	16,9
391	(Са x 31-2) x	100	34,4	15,9	17,7
389	Са x 31-2) x 136(27с)	100	38,0	15,6	17,3
395	(Интенсивный x Км 1057) x 873	40	39,6	14,6	16,0
413	(Са x 31-2) x 23с	62	35,6	15,1	16,5
388	(Са x 31-2) x 136(27с)	89	36,5	16,2	17,9
398	Ад27 x Лиза	62	37,3	14,9	16,4
380	(Са x 31-2) x Бер.-6с	96	35,3	16,5	18,2
399	Са200202 x Вежа	91	37,2	14,6	16,1
396	Тетраплоид x (1435 x 295 рег.)	89	36,2	13,9	15,3
385	Са x 31-2) x 136 (27с)	95	39,3	15,7	17,4
423	Са 700202 x Вежа	95	36,3	15,7	17,4
400	Лиза x 736	74	39,5	14,3	15,7
410	Са x 31-2) x 23с	67	34,9	16,1	17,7
420	Са x 31-2) x 263 (79с)	77	35,9	16,0	17,6
430	Ад 27 x Лиза	92	39,3	14,8	16,3
384-1	Са x 31-2) (409x36-8)	26	48,5		
2		76	38,8		
390	Са x 31-2) x 263 (79с)	96	36,9	14,9	16,4
424	114 x Лиза	21	48,8	14,3	15,6
440-1	Лиза x 264	98	35,7	14,5	16,0
-2		98	37,1	14,8	16,4
-3		67	34,5	14,7	16,1

Примечание. * – в.с.н.-воздушно сухая навеска,
а.с.н. – абсолютно сухая навеска

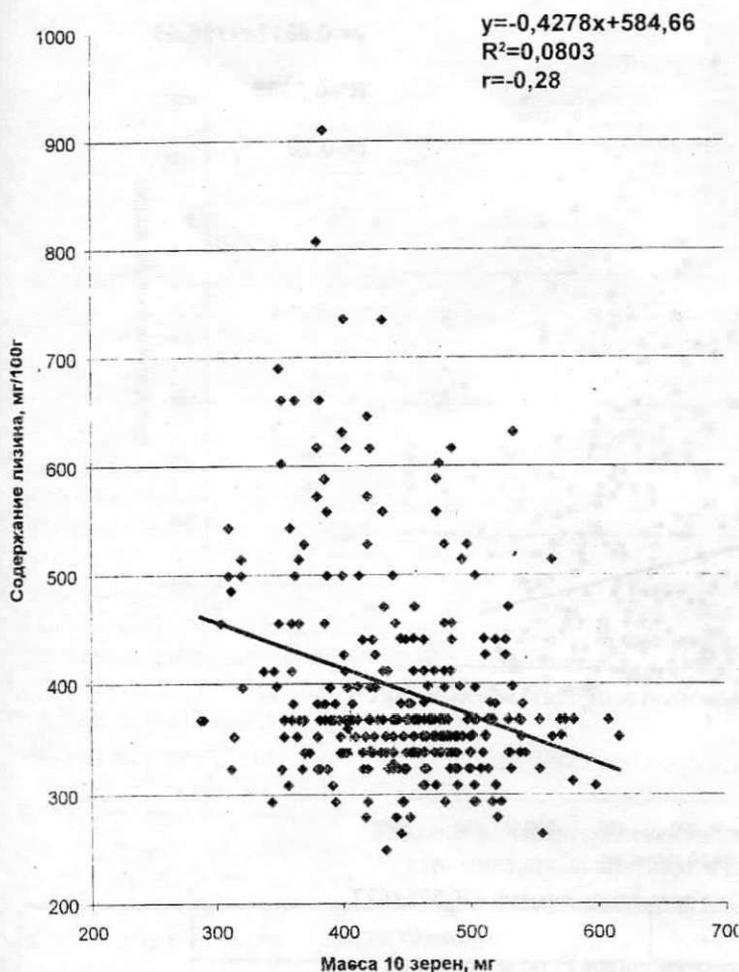


Рис. 1. Корреляционное поле популяции ячменя в F_2 Лиза х Баронесса

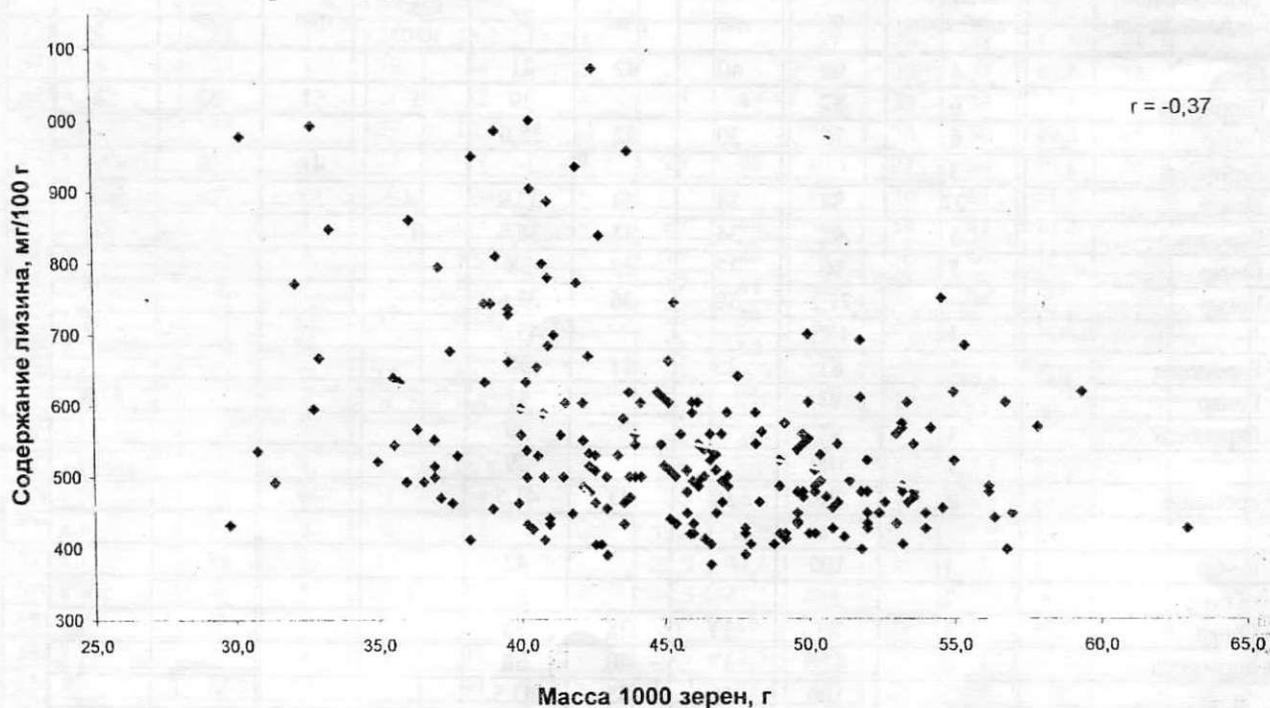
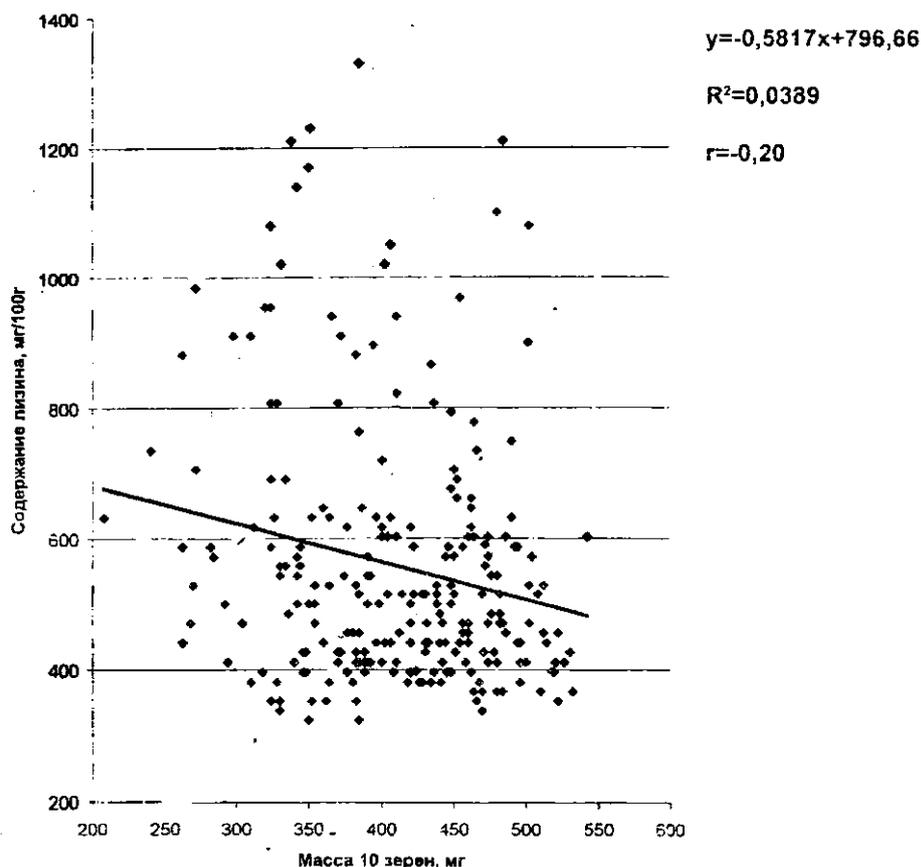


Рис. 2. Корреляционное поле комбинации Лиза х Гонар в F_2

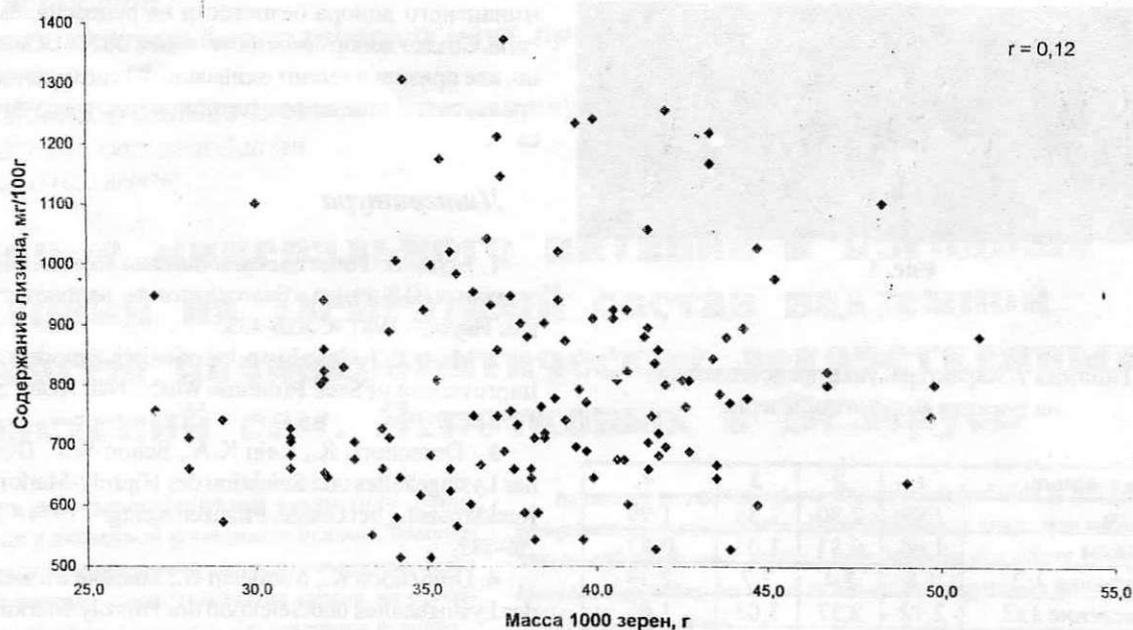
действия генов на уровне всего растения и на уровне признака – морфоструктура зерна.

Представленные на рисунке 5 зерна контрастные по морфотипу; так, под номером 1 имеют соотношение длины к ширине 1,8, а под номером 2-3,4. Трансгрессивная линия № 3 имеет ширину зерна первого, длину второго, а соотношение 2,7, близкое к среднеарифметической между 1 и 2, при этом масса зерна возросла от 208 и 220 до 372 мг, а масса 1000 зерен составила 74,4г, что является за пределами вида для наших условий. Произведение длины и ширины некоторым образом коррелирует с массой зерна, хотя эта связь не может быть тесной потому, что не учитывает толщину и структуру зерновки. При сочетании длины первого образца и ширины второго образуется минус – трансгрессия по массе зерна, в таблице это 4-я колонка – расчетный генотип, на рисунке отсутствует. По массе зерна получены значения, в области которых будет находиться минус – трансгрессия. По массе 1000 зерен это от 37,2 до 30,6 г, причем 37,2 будет в том случае, если указанный генетический контроль признака будет сочетаться с гетерозисным морфотипом растения, но эти отборы, как правило, не подтверждаются в последующих поколениях. В этой группе будут встречаться генотипы с массой менее чем 30,6 г. Они образуются при сочетании рецессивного морфотипа с рецессивным генетическим контролем признака.

Селекция в мире уже сделала поворот от комбинационной селекции (поиск лучшей комбинации скрещивания) к гетерозисной селекции (созданию

Рис. 3. Корреляционное поле популяции ячменя в F_2 576x627Таблица 5. Характеристика гибридов F_4 по массе зерна и наличию вмятинки первой схемы скрещивания, 2000 г.

Комбинации скрещивания	К-во се- мей, шт.	С вмятинкой				Гетерозигота			
		%	min	max	X	К-во, шт.	min	max	X
591 x Гонар	4	96	40	42	41				
591 x Баронесса	6	87			39	5	51	53	52
509 x Гонар	6	76	30	42	35,6				
509 x Баронесса	3						41	52	47,3
502 x Гонар	27	88	34	43	37,9	14	52	59	56,6
502 x Баронесса	3	91	34	43	38,5	1			52
579 x Гонар	8	90	37	39	38				
587 x Гонар		71,2	30	36	33,6				
-!!-	1	100			43,2				
587 x Баронесса	5	81	35	41	38				
511 x Гонар	1	91			41	1			43,6
511 x Баронесса	1	97			39				
-!!-	1	100			39				
87 x Баронесса	5	79	35	43	41,5				
-!!-									
589 x Гонар	1	100			42				
Лиза x Гонар	2	55			35	1			56
642 x Гонар	8	81	33	38	35				
642 x Баронесса	6	82,6	37	40	38				
-!!-	3	100	38	45	42,5				
F_1 (509 x Баронесса) x 181	27	97	40	44	42				
F_1 (Лиза x Баронесса) x 580	3					10	47	53	50,8

Рис. 4. Корреляционное поле комбинации 579x633 в F₂Таблица 6. Характеристика гибридов F₂ второй схемы скрещивания по вмятинке и массе зерна, 2000г.

Комбинации скрещивания	Число семей, шт.					Масса 1000 зерен, г								
	Всего	100% вмят.	Гетерозигота		Без вмят.	С вмятин. 100%			Гетерозигота			Без вмятин		
			К-во	% вмят.		min.	max.	x	min.	max.	x	min.	max.	x
573 x 26	25	1	21	33,2	3			37	24	58	45,6	41	53	46,3
576 x 26	23	1	19	34	3			31	30	54	43,6	35	53	46,7
575 x 26	4	2	2	12	-	40	42	41	35	36	33,5			
576 x 627	38	-	27	15,3	11				28	60	49,5	45	54	49,4
578 x 627	54	13	37	77	4	28	46	39,1	27	64	50,8	58	64,5	59,8
583 x 627	8	-	8	16,2	-				50	61	53,7			
579 x 608	12	5	7	87	-	39	44	42	34	42	40,4			
584 x 608	10	2	8	89,6	-	39	40	39,5	36	44	38,9			
585 x 608	8	4	4	86,0	-	37	41	40	35	42	39			
579 x 633	68	21	47	89,8	-	36	50	42	30	45	42,7			
580 x Паша	30	30	-	-	-	32	50	38,2						
576 x Паша	22	9	13	89,2	-	30	40,7	37,9	34,7	39,5	36,8			
577 x Паша	5	3	2	80	-	30	33	32	32,7	37	35			
582 x Паша	3	3				38	42	40						
583 x Пелла	11	3	8	83,7	-	32	40	38	32,2	46,2	36,7			
576 x ?	16	9	7	79	-	36	49,5	40,5	43,1	51,5	48,6			
575 x ?	14	5	9	83	-	32,4	38,4	34,7	23	37,5	30,2			
577 x ?	16	6	10	84	-	29,5	41,6	39,3	30	47	35,2			
579 x ?	6	5	1	55	-	38,5	43,5	40,6			55			
581 x ?	7	5	2			31	39	36,3	31	39,7	35,8			
583 x ?	6	4	2	95	-	36,9	42,5	39,1	37	42	39,5			
584 x ?	22	17	5	94	-	36,0	52	41	24	38	35			
Всего, x	408	148				34,4	43,1	38,4						
584 x 372-43	37	4	29		4	38	52	43,3	47,5	65	56,5	50,0	56,8	53,7
585 x 372-43	70	10	48	33	12	30	45	39,8	34	68	52,4	44	73	60,8



Рис. 5.

Таблица 7. Характеристика представленных на рисунке морфотипов зерна

Показатели	1	2	3	4
Длина, см	1,99	2,80	2,88	1,99
Ширина, см	1,06	0,83	1,05	0,83
Соотношение 1:2	1,8	3,4	2,7	2,39
Произведение 1x2	2,12	2,37	3,03	1,65
Масса 5 зерен, мг	208	220	372	186-153
Масса 1000 зерен, г	41,6	44,0	74,4	37,2-30,6

исходных форм, обеспечивающих гетерозис по одному из элементов урожайности).

Проведенное исследование параллельного изучения гибридного материала, полученного двумя методами селекции, позволило сделать вывод в пользу метода рекомбинационного синтеза. Тем не менее после создания стабильных высоколизиновых линий метод донорной селекции можно применять для получения широкой генотипической изменчивости по массе зерна и содержанию белка в зерне. В этих комбинациях изменчивость создается на уровне белоксинтезирующей способности растения.

Метод рекомбинационного синтеза, в основу которого положены три механизма взаимодействия генов, обеспечивающих трансгрессивную изменчивость селективируемого признака, обеспечил получение более качественного исходного материала со стабильной экспрессией гена лиз-3 и с его внедрением, вероятно, будут решены остальные проблемы кормового высоколизинового ячменя.

Получены линии с широким, коротким и узким, длинным зерном и это, во-первых, доказывает, что зерновка как сложный признак контролируется регуляторными и структурными генами, во вторых, создана система генов (первый механизм), обеспечивающая получение гетерозиса и положительных трансгрессий по массе зерна. При ее использовании следует селективировать исходные формы, а не полученные трансгрессии.

Второй механизм вместе с первым использован в комбинациях 584x372-43 и 585x372-43, в которых по массе зерна мы вышли за пределы вида для наших условий.

Третий механизм был использован при получении до-

минантного донора безостости на рецессивном морфотипе. Создан донор безостости-линия 26 (12). Следовательно, все признаки имеют одинаковый генотипический контроль, состоящий из регуляторного и структурного локуса.

Литература

1. Мунк Л. Генетические основы улучшения белка у зерновых // Генетика и благосостояние человечества. Москва: Наука, – 1981. – С.426-433.
2. Mertz E.T. Case histories of existing models // Genetic Improvement of Seed Proteins. Wash.: Nat. Acad. Sci.D.C. – 1976. – 57-70.
3. Drunchorst K., Lein K.A., Schon W.J., Bestimmung des Lysingehaltes und Selektion des Hiproly-Merkmales nach Ruckkrcuzung bei Gerste. Pflanzenzuchtg. – 1974 – № 73. – S. 269-283
4. Drunchorst K., Robbelen G., Zoschke M. Bestimmung des Lysingehaltes und Selektion des Hiproly-Merkmales nach Ruckkrcuzung bei Gerste. Vererbungsstudien und Auslese auf Lysin in Asse xHiproly-Kreuzungen. 73,1-12, 1974.
5. Кюйтс Х.Д. Теоретические основы селекции высококачественных сортов ячменя // Селекция и семеноводство. – 1977. – Т.38. – С.88-95.
6. Штеменко Н.И., Харченко В.И., Мякшина Е.В. Исследование аминокислотного обмена вегетативных органов обычной и высоколизиновой кукурузы // Биохимические аспекты действия мутантных генов на белке кукурузы. – Днепропетровск: ДГУ, 1989. – С. 80-90.
7. Винниченко А.Н., Ливенская О.А., Плахотний И.Н., Цуркан И.В. Структурно-функциональный анализ проламинов кукурузы // Биохимические аспекты действия мутантных генов на белки кукурузы. Днепропетровск: ДГУ, 1989. – С. 99-111.
8. Гриб О.М. Наследование компонентного состава гордеина у гибридов ячменя при различных типах скрещивания // С.-х. биология. – 1984. – №12. – С.29-32.
9. Гриб О.М. Характер изменчивости признаков у гибридов ячменя при неаллельном взаимодействии генов // Доклады ВАСХНИЛ. – 1990. – №6. – С.9-13.
10. Гриб О.М. Изменчивость электрофоретического спектра гордеинов у гибридов F₃-F₄ в различных комбинациях скрещивания ярового ячменя (как модель генетического контроля сложного признака) // С.-х. биология. – 1985. – №12. – С.13-17.
11. Гамзикова О.И., Зинченко В.Ф., Башкирова Т.В. Оценка селекционного материала на содержание лизина колориметрическим методом // С.-х. биология. – 1975. – Т.10. – №4. – С.599-601.
12. Гриб О.М. Павлович Л.М. Генетический контроль безостости у ярового ячменя // Весці Акадэміі аграрных навук. – 2000. – № 3. – С. 61