

К ВОПРОСУ О НАСЛЕДОВАНИИ БЕЗОСТОСТИ ПРИ СКРЕЩИВАНИИ  
БЕЗОСТЫХ И ОСТИСТЫХ СОРТОВ ЯЧМЕНЯ

Петроваводский университет

Распространенные сорта ячменя в основном имеют колосья с длинными остями. Вместо остей у некоторых сортов бывает фурки, и встречаются отдельные сорта совсем безостые или с короткими остями.

Безостость - признак, который желательно иметь у будущих сортов ячменя, и селекционная работа в этом направлении ведется в Советском Союзе, США, Канаде, Японии и в других странах.

Генетика остистости, безостости и фуркатности в отечественной литературе почти не освещена. В зарубежной литературе детальный обзор генетики ячменя дается в работах Смита (Smith, 1951) и Найлена (Nilan, 1964). В своей работе Найлен по группам сцепления систематизировал все известные гены ячменя. Согласно Найлену, остистость, безостость и фуркатность ячменя определяются многими генами, локализованными в разных хромосомах (табл. I).

Т а б л и ц а 1

Гены, определяющие остистость, безостость  
и фуркатность ячменя ( Nilan, 1964).

Признаки	Обозначение генов	Хромосома
Короткие ости (серия) . . .	1k, 1k2, 1k4	I
Длинные или короткие ости	K1 - k1	I
Короткие ости (серия) . . .	1k, 1k2, 1k4	II
Нормальная или редуциро- ванная ость на боковом колоске . . . . .	Lr - lr	II
Остистость или фуркатность	K <sub>r</sub> - k <sub>r</sub>	III и IV
Фуркатность или остистость		IV
Фурки "на ножках" . . . . .	k <sup>e</sup>	IV
Длинные или короткие ости	Lk6 - 1k6	IV
Нормальные или "сидячие" фурки . . . . .	Sk - sk	V
Фуркатность . . . . .	K2	Не установ- лена
Короткие ости . . . . .	1k2	"
Короткие ости . . . . .	1k3	"
Редуцированная ость на бо- ковом колоске . . . . .	lr2	"

Ряд авторов (Takahashi, 1953, и др.) считает, что длина остей наследуется монофакториально, с доминированием длинных остей над короткими. Другие авторы, напротив, указывают на доминирование короткоостости или безостости над длинными остями (Краевой, 1940; Омаров, 1968). По данным некоторых исследователей, при скрещивании безостых и остистых сортов в F<sub>1</sub> растения были полуостистыми, а в F<sub>2</sub> было расщепление 1:2:1.

Литценберг (Litzenberger a. Green, 1951) указывал на наличие двух независимых факторов, определяющих наследование остей и доминирование длинных остей над короткими, он же установил наличие генов lr и lr2, определяющих развитие остей на боковых цветках у шестьюрядных разновидностей.

Большинство авторов (Takahashi, 1953; Albrechtsen, 1957, и др.) считает, что фуркатность доминирует над остистостью и безостость определяется одним геном *K*, локализованным в 1V хромосоме.

Вудворд (Woodward, 1957) показал, что фуркатность и остистость определяются двумя парами генов *K* и *Lk* и, для того чтобы фенотип был фуркатным, должны присутствовать оба доминантных гена. В  $F_2$  у него было получено расщепление 9 фуркатных: 3 длинноостых: 4 короткоостых.

Некоторые авторы считают, что длина остей определяется несколькими полимерными генами, число которых различается у отдельных особей.

На кафедре растениеводства Петрозаводского государственного университета им. О.В. Куусинена, где с 1960 г. ведется работа по селекции безостого ячменя (Никифорова, 1966), основными методами являются скрещивание безостых образцов коллекции ВИРа с лучшими остистыми сортами и отбор хозяйственно-ценных константных безостых форм. Анализ гибридных поколений разных комбинаций показал, что безостые образцы различаются по передаче потомкам признака безостости. Для того чтобы проследить наследование безостости и некоторых других признаков, нами были поставлены специальные опыты. Для скрещиваний использовались 3 образца безостого ячменя разного происхождения: ГБ-18 (К-17348, Одесса), Sicarpi 7 (К-19466, Франция) и К-17554 (Эфиопия) и несколько остистых сортов. Скрещивание принудительное. Семена  $F_1$  каждой комбинации в количестве 50-200 высевались на отдельных делянках. Посев семян на  $F_2$  и  $F_3$  проводился по семьям. Результаты расщепления сравнивали по семьям, суммировали и обрабатывали методом  $\chi^2$ .

Анализ разных комбинаций показал, что наследование безостости определяется главным образом генотипом безостых родительских форм. Так, при скрещивании любых остистых сортов с безостым сортом ГБ-18 в  $F_1$  все растения всегда были фуркатными (рис. 1). На подобные же результаты указывает в своих работах Л.Е. Ходьков - автор сорта ГБ-18 (Ходьков, 1960, 1964).



Рис. 1. Фуркатность растений  $F_1$  при скрещивании сортов Комбайнер и ГБ-18.

Слева направо: Комбайнер, ГБ-18,  $F_1$ .

При скрещивании тех же остистых сортов с сортом Sicarpi 7 растения  $F_1$  были безостыми или имели небольшие остевидные заострения. Гибридные растения  $F_1$  от скрещивания с образцом К-17554 имели на всех цветках короткие ости длиной до 5-7 см. Расщепление в  $F_2$  также было различным.

Сорт ГБ-18 содержит в скрытом состоянии ген фуркатности, проявляющийся в  $F_1$  при скрещивании с любым остистым сортом, но не проявляющийся при скрещивании с безостым сортом Sicarpi 7. Следовательно, если в генотипе имеются одновременно доминантные гены фуркатности *K* и длинноостости *Lk*, растения имеют фуркатный фенотип.

Анализ  $F_2$  показывает, что при скрещивании ГБ-18 с остистым сортом соотношение фуркатных и нефуркатных (остистых, полустистых с остевидными заострениями и безостых вместе) растений соответствует соотношению 9:7, наблюдаемому при комплементарном взаимодействии генов (табл.2).

Т а б л и ц а 2

Расщепление в  $F_2$  при скрещивании остистых сортов ячменя с безостым ГБ-18

Комбинация	Растения $F_1$	Расщепление в $F_2$		$\chi^2$ для отноше- ния 9:7	P
		число фуркат- ных ра- стений	число не- фуркатных растений		
ГБ-18 x Винер	Фуркатные	293	225	0,04	>0,75
Паллидум 75 x ГБ-18	"	144	116	0,07	>0,75
Комбайнер x ГБ-18	"	160	117	0,13	>0,50
Варде x ГБ-18	"	192	130	1,51	>0,10
Тамми x ГБ-18	"	315	229	0,60	>0,25
Ожний x ГБ-18	"	130	91	0,66	>0,25
Sicapri 7 x ГБ-18	Безостые	нет	145	-	-

Сорт ГБ-18 имеет генотип  $kk\ l_k\ l_k$  (он безостый, так как нет доминантной аллели  $L_k$ ), а остистые сорта имеют генотип  $kk\ L_k\ L_k$  (они не имеют гена фуркатности). Растения  $F_1$  фуркатные, так как имеются оба доминантных гена  $K$  и  $L_k$ . В  $F_2$  9/16 растений ( $K-L_k$ ) - фуркатные, а у остальных 7/16 фуркатность не проявляется, так как нет гена длинноостости или нет гена фуркатности.

Кроме основных генов  $K$  и  $L_k$ , позволяющих разделить гибридные популяции  $F_2$  на фуркатные и нефуркатные растения, имеются и другие, оказывающие влияние на длину ости у нефуркатных растений и длину остевидного образования под фуркой, на наличие фурки и ее форму на центральных и боковых колосках колоса (рис. 2). Проявление фуркатности или остистости зависит и от условий среды. Так, например, в средней части колоса фуркатность проявлялась сильнее, чем в верхней и нижней, боковые побеги на растении иногда не имели фурок или имели их только на отдельных колосках, тогда как на главном колосе почти все колоски были фуркатными. Нефуркатные растения были совершенно безостыми, с закругленным окончанием наружной цветочной чешуи, с остевидным заострением от 0,5 до 3 см, с укороченной остью, с нормальной остью и иногда бо-

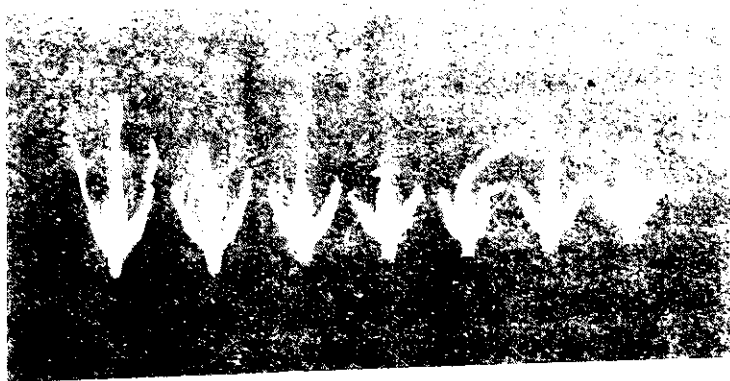


Рис. 2. Расщепление в  $F_2$  по форме фурок.

Справа - безостый тип.

лее длинной остью, чем у остистого родителя. У шестирядных колосьев центральные и боковые колоски могли значительно различаться (рис. 3). Вероятно, на длину ости в разных комбинациях оказывают влияние полигены, но число их определить не удалось.

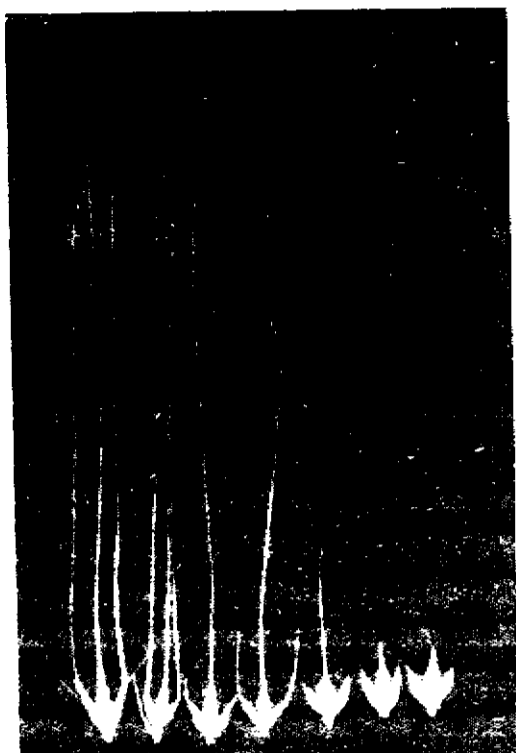


Рис. 3. Расщепление в  $F_2$  по длине ости.

Сорт Sicagri 7 и образец К-17554 не содержат в своих генотипах гена фуркатности, так как при скрещивании с остистыми сортами ни в одном из гибридных поколений не было фуркатных растений. Анализ  $F_1$  и  $F_2$  показал, что в комбинациях с сортом Sicagri 7 доминирует безостость над остистостью и, по-видимому, наследование зависит от одного основного гена, определяющего отсутствие или наличие остей, и нескольких дополнительных, влияющих на длину остей. Еще Ю.А. Филипченко (1927) указывал на наличие фактора S, вызывающего безостость.

Предположение о доминировании безостости над остистостью основано на том, что во всех комбинациях растения  $F_1$  были безостыми или с небольшими остевидными заострениями, в  $F_2$  отношение остистых растений к прочим вполне соответствует моногенному наследованию (табл. 3). И наконец, остистые растения  $F_2$  в  $F_3$  не давали расщепления, тогда как безостые расщеплялись.

Т а б л и ц а 3

Расщепление в  $F_2$  при скрещивании безостых Sicagri 7 и К-17554 с остистыми сортами ячменя

Комбинация	Колосья $F_1$	Число растений в $F_2$					$\chi^2$ для отношения 3:1 или 1:2:1	P
		безостых и с остевидными заострениями < 1 см	с остевидными заострениями 1-3 см	с укороченными остями	всего	с нормальными остями		
Комбайнер x Sicagri 7	Безостые	88	7	Нет	95	34	0,14	>0,50
Карельский 85 x Sicagri 7	"	399	323	54	776	247	0,42	>0,50
Комбайнер x К-17554	Короткие ости	44	54	43	141	45	0,84	>0,25
Южный x К-17554	"	57	89	34	180	51	1,00	>0,25

Предположение о наличии разного числа дополнительных генов, влияющих на длину ости, основано на различии комбинаций по числу растений с остевидными заострениями.

видными заострениями и с укороченными остями в  $F_2$ . Так, в комбинации Комбайнер x Sicarpi 7 совсем нет растений с укороченными остями и мало с остевидными заострениями, в комбинации Карельский x Sicarpi 7 их значительно больше и есть растения с укороченными остями.

По Найлену, символ генов, определяющих безостость, обозначен буквами  $lk$ , но для того чтобы дифференцировать доминантный ген, оказывающий влияние на отсутствие или наличие остей, от полимерных, оказывающих влияние на длину ости, мы его обозначили  $L$ , а полимерные  $Lk_1$   $Lk_2$ .

Безостые растения  $F_2$  генетически различаются, и это имеет большое значение для методики отбора безостых растений, одновременно обладающих и другими ценными признаками.

В табл. 4 показано расщепление в  $F_3$  безостых растений  $F_2$  в комбинации Карельский 85 x Sicarpi 7 и дан предполагаемый генотип безостых растений. Остистые растения выщеплялись только в том случае, если расте-

Т а б л и ц а 4

Предполагаемый генотип безостых растений  $F_2$  в комбинации Карельский 85 x Sicarpi 7

Число изученных семей $F_3$	Число растений $F_3$	В том числе				Предполагаемый генотип безостых растений $F_2$
		безостых и с остевидными заострениями <1 см	с остевидными заострениями 1-3 см	с укороченными остями	с нормальными остями	
9	464	84	183	73	124	$Ll$ $Lk_1$ $lk_1$ $Lk_2$ $lk_2$
6	397	158	169	Нет	70	$Ll$ $Lk_1$ $lk_1$ $lk_2$ $lk_2$
6	440	175	247	18	Нет	$LL$ $Lk_1$ $lk_1$ $Lk_2$ $lk_2$
5	254	98	156	Нет	Нет	$LL$ $Lk_1$ $lk_1$ $lk_2$ $lk_2$
2	240	240	Нет	Нет	Нет	$LL$ $lk_1$ $lk_1$ $lk_2$ $lk_2$ или $ll$ $lk_1$ $lk_1$ $lk_2$ $lk_2$

ния  $F_2$  были гетерозиготны по основному гену, т.е. имели генотип  $Ll$ .

Гомозиготные по  $L$  семьи в зависимости от наличия числа полимерных генов  $Lk_1$  и  $Lk_2$  расщеплялись в  $F_3$  на безостые, с остевидными заострениями и с укороченными остями ( $LL$   $Lk_1$   $lk_1$   $Lk_2$   $lk_2$ ), безостые и с остевидными заострениями 1-3 см ( $LL$   $Lk_1$   $lk_1$   $lk_2$   $lk_2$ ). Нерасщепляющиеся безостые семьи могут иметь генотип  $LL$   $lk_1$   $lk_1$   $lk_2$   $lk_2$  или  $ll$   $lk_1$   $lk_1$   $lk_2$   $lk_2$ . Вероятность появления безостой формы с генотипом  $ll$   $lk_1$   $lk_1$   $lk_2$   $lk_2$  объясняет, почему некоторые авторы наблюдали рецессивный характер наследования безостости. В нашей работе при скрещивании остистых сортов с безостым образцом К-17554 растения  $F_1$  тоже имели колосья с небольшими остями длиной 5-7 см (рис. 4). В  $F_2$  число остистых и безостых растений было почти равным и соотношение растений безостых, с укороченными остями и с остями нормальной длины соответствовало соотношению 1:2:1. Безостые растения  $F_2$  в  $F_3$  расщепления не дали или они расщеплялись на безостые и с остевидными заострениями. Мы предполагаем, что образец К-17554 имеет генотип  $ll$   $lk_1$   $lk_1$   $lk_2$   $lk_2$  или, возможно, отдельные растения могут иметь и доминантные аллели  $Lk_1$  или  $Lk_2$ , так как образец морфологически невровненный и встречаются растения с остевидными заострениями до 3 см.

Ген L, по-видимому, находится во II хромосоме, так как в комбинациях с шестирядными остистыми сортами наблюдалось сцепленное наследование. Так, например, в комбинации Паллидум 75 x Sicarpi 7 в F<sub>2</sub> получено 177 двурядных и промежуточных, безостых и с укороченными остями растений и 47 шестирядных остистых, что соответствует расщеплению 3:1. Не было ни одного двурядного остистого растения и имелось 2 шестирядных безостых, что можно объяснить результатом кроссинговера. На генетической карте гены lk (мы его обозначили L) и v (v определяет шестирядность) тесно сцеплены.

По Найлзну, ген lk локализован также и в I хромосоме, но в наших скрещиваниях, если родители различались по пленчатости, безостость наследовалась независимо. Как известно, ген N, определяющий пленчатость, локализован в I хромосоме. При скрещивании безостого пленчатого сорта Sicarpi 7 с голозерным остистым сортом Карельский 85 в F<sub>2</sub> получено 584 пленчатых безостых растения, 192 пленчатых остистых, 192 голозерных безостых и 55 голозерных остистых, что вполне соответствует дигибридному расщеплению ( $\chi^2 = 1,37$ ,  $P > 0,50$ ). В других комбинациях получены подобные результаты. Таким образом, вероятно, ген L находится во II хромосоме.



Рис. 4. Короткие ости у растений F<sub>1</sub> при скрещивании с образцом К-17554. Слева направо: Южный, К-17554, F<sub>1</sub>.

#### Выводы

1. Наследование безостости определяется главным образом генотипом безостой формы.
2. Сорт ГЕ-18 имеет рецессивный ген фуркатности, который проявляется в F<sub>1</sub> при скрещивании с остистыми сортами, а в F<sub>2</sub> наблюдается расщепление в соотношении 9 фуркатных и 7 нефуркатных растений.
3. Сорт Sicarpi 7 и образец из Эфиопии К-17554 не имеют гена фуркатности. Безостость в комбинациях с сортом Sicarpi 7 определяется доминантным геном, локализованным во II хромосоме.
4. В комбинациях с образцом К-17554 безостость рецессивна и длина ости зависит от числа полимерных генов.

## Summary

We studied the inheritance of awnless and segregation by crossing awnless and awned variety of barley. It was clear that three awnless varieties of barley are essentially different genetically. The variety naked-awnless 18 (K-17348) has hidden inert gene hood, which was discovered in  $F_1$  combinations K-17348 x awned variety. Segregation in  $F_2$  was 9 hooded: there were 7 unhooded plants. There was not a gene hood in the variety Sicapri 7 (K-19466) and the variety from Ethiopia K-17554. In the combinations with the variety Sicapri 7, the awnless dominated but with the variety K-17554 it was recessive. This article contains genetical basing of segregation in these combinations.

## У к а з а т е л ь л и т е р а т у р ы

- К р а е в о й С. Я. Экспериментальное получение остистых ячменей от безостых. - Докл. АН СССР, 1940, т. 29, № 5-6, с. 417-420.
- Н и к и ф о р о в а И. Л. Селекция безостого ячменя. - Учен. зап. ПГУ. Петрозаводск, 1966, т. 14, вып. 3, с. 172-177.
- О м а р о в Д. С. Некоторые итоги исследований по генетике и селекции ячменя. - Труды Дагест. СХИ, 1968, т. 19, с. 53-56.
- Ф и л и п ч е н к о Ю. А. Частная генетика, ч. 1. Растения. Л., "Селятель", 1927. 240 с.
- Х о д ь к о в Л. Е. О выведении голозерно-безостых сортов ячменя. - "Селекция и семеноводство", 1960, № 2, с. 39-40.
- Х о д ь к о в Л. Е. Ячмень (вопросы систематики, генетики, селекции и эволюции). Автореф. докт. дис. Л., 1964. 32 с.
- A l b r e c h t s e n R.E. Hood elevation and awn length inheritance studies in barley. - Abstr. Thesis Utah St. Univ., 1957, p.5.
- E s l i c h R.F. and H o c k e t t E.A. Allelism for awn length 1k-2 in barley. - Crop Science, 1967, v.7, N 3, p.266-267.
- L i t z e n b e r g e r S.C. and G r e e n. Inheritance of awns of barley. - Agronomy Journ., 1951, v.43, N 3, p.117-123.
- N i l a n R.A. The cytology and genetics of barley. - Washington State Univ., 1964, v.32, N 1, p.96-117.
- S m i t h I. Cytology and genetics of barley. - The Botanical Review, 1951, v.17, N 1, p.1-51; N 3, p.133-202; p N 5, p.285-355.
- T a k a h a s h i R. Inheritance and linkage studies in barley. - Ber. Ohara inst. landwirtsch. Forsch., 1953, N 10, p.29-52.
- W o o d w a r d R.W. Linkage in barley. - Agronomy Journ., 1957, v.49, N 1, p.28-31.