

СТЕЛЬМАХ А.Ф.[✉], ЛИНЧЕВСКИЙ А.А., ФАЙТ В.И.

Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения
НААН Украины,

Украина, 65036, г. Одесса, Овидиопольская дорога, 3, e-mail: stegen@ukr.net

[✉]stegen@ukr.net, (048) 789-55-39, (048) 789-54-61, (048) 789-54-89

ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СКОРОСТИ НАЧАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЯЧМЕНЕЙ ОСЕННЕГО СРОКА СЕВА

Основной эволюционной функцией любого биологического вида является отбор систем приспособленности (адаптации) к экологическим условиям его исходного ареала для обеспечения получения и успешного функционирования потомства. И генетически такие системы, как правило, контролируются доминантными генами (так называемый «дикий тип»). А дальнейшее расширение ареала вида (продвижение в зоны с отличающимися экологическими условиями) осуществляется за счет возникновения и отбора мутаций (как правило, рецессивных) этих основных генов адаптивности.

Эволюционные «интересы» вида не полностью совпадают с задачами проводимого селекционерами отбора в основном по утилитарным показателям урожайности и качества получаемой продукции, хотя в отношении характеристик адаптивности они во многом схожи. Однако показатели адаптивности для конкретной зоны далеко не всегда положительно коррелируют (за счет эффектов плейотропии, различного рода взаимодействий и др.) с уровнями формирования отдельных элементов структуры урожая, и поэтому селекционер практически не в состоянии создать универсальный сорт, сочетающий в одном генотипе все потенциально положительные достоинства систем адаптивности и продуктивности. К тому же и по сезонам лимиты условий в конкретной зоне существенно различаются. Поэтому селекционер вынужден лавировать при создании нового сорта, оптимально компонируя в одном генотипе позитивные и негативные эффекты конкретных генов (вернее, их аллелей) для усредненных условий определенной зоны возделывания. И он всегда создает сорт лишь для данной зоны (более или менее обширной) с усредненными в ней параметрами условий, лимитирующими во времени и в пространстве показатели урожая и его качества (или же их отдельные элементы).

Так было и есть в истории селекции пшениц по системам генов, контролирующим адаптивность: потребность в яровизации, фотопериодическая реакция, период покоя, высота растения и др. Селекционер вынужден оперировать различными аллелями (с их разными эффектами по конечной продуктивности) этих сложно генетически контролируемых систем адаптивности для достижения оптимального баланса. Подобным образом это осуществляется и в селекции ячменя.

Практически до середины прошлого века на производственных площадях Украины возделывались только яровые ячмени весеннего срока сева. Осенние посевы ячменей использовали только на некоторых площадях Южного Крыма, Северного Кавказа, Закавказья и республик Средней Азии, хотя было показано, что сорт Красный Дар при осенних сроках сева дает существенно более высокий урожай. И лишь с созданием П.Ф. Гаркавым сорта Одесский 17 начинается целенаправленная селекция подобных сортов ячменя и расширяются площади под данной культурой [1]. Этот сорт оказался не типично озимым, а так называемой двуручкой (alternative, intermediate, facultative), пригодной как для посева осенью, так и весной [2]. Первоначально селекция осуществлялась отбором из различных местных образцов, а в послевоенные годы стали использовать гибридизацию с так называемым «воспитанием» гибридных поколений, а по сути отбором в условиях осенних посевов [3].

Первая классическая модель генетических различий ячменя по типу развития включала наличие 3 локусов *Sh/sh*, *Sh2/sh2* и *Sh3/sh3* (от spring habit) с двумя аллелями, причем предполагалось, что 2 из них сцеплены в хромосоме V и второй локус эпистатичен первому [4]. Позже эта символика изменилась по аналогии с пшеницей на *Vrn-H1*, *Vrn-H2* и *Vrn-H3* (от vernaliza-

© СТЕЛЬМАХ А.Ф., ЛИНЧЕВСКИЙ А.А., ФАЙТ В.И.

tion *Hordeum*) соответственно (хотя некоторые авторы используют и прежнюю символику). А их локализация уточнена в хромосомах 4НL, 5Н и 7НL соответственно согласно новой нумерации хромосом, основанной не на их длине, а на гомеологии с таковыми у родственных и ортологии у более далеких родов злаков [5]. Лишь генотип доминантный по первому локусу и рецессивный по остальным выявляет существенную потребность в яровизации и может быть отнесен к типично озимым по фенотипу, у остальных 7 возможных гомозиготных комбинаций данных аллелей потребность в яровизации не выявляется. А двуручки оказались полными рецессивами по данным генам [6].

И если они не должны требовать яровизации, то что же обеспечивает им возможность задерживать первоначальное развитие на вегетативной стадии при осеннем посеве для успешной перезимовки при отрицательных температурах? Этому способствует сильная фотопериодическая чувствительность двуручек [7], контролируемая рецессивными аллелями двух локусов *ppd-H1* *ppd-H2*, локализованных в хромосомах 2НS и 5НL соответственно [8]. У типично озимых и яровых ячменей эти аллели могут быть и доминантными, снижая уровень фотореакции.

Следовательно, системы генов *Vrn* (= *Sh*) и *Ppd* у ячменя являются важнейшими в контроле адаптации к определенным срокам сева данной культуры. К сожалению, в нашей стране со времен начала «преодоления последствий лысенкоизма» длительный период в селекционно-генетических учреждениях научные исследования по этим системам практически были свернуты. И, тем не менее, ведущие селекционеры признали, что только теоретические исследования по генетике яровизационной потребности и фотопериодической чувствительности и связей их эффектов с уровнями формирования элементов структуры урожая могут оказать положительное влияние при селекции на адаптивность и продуктивность [9]. Поэтому уже в нынешнем веке мы возобновили попытки пока лишь феноменологической оценки уровней этих реакций в селекционном материале отдела селекции и семеноводства ячменя СГИ-НЦНС.

Материалы и методы

Образцы современных сортов и продвинутых линий конкурсного сортоиспытания отдела использованы как исходный материал для

оценок. Для одновременной высадки зеленых проростков из разных экспериментальных вариантов в сосуды с почвой семена предварительно проращивали при комнатной температуре в бумажных рулонах, 5-дневные зеленые проростки подвергали искусственной яровизации в климакамерах КНТК-1 на протяжении 40, 30 и 20 суток (с учетом необходимости одновременной высадки предварительно рассчитывали дату начала проращивания +дни до всходов +5 дней роста +срок яровизации =дата высадки) при 12-часовом освещении в сутки лампами ДРЛФ-1000 и $t=2\pm 1^\circ\text{C}$. Высадку осуществляли в конце апреля для избегания риска воздействия яровизационных температур при естественно длящемся фотопериоде от 15 до 17 часов. Растеньица каждого варианта высаживали в два 5-литровые сосуда с почвой по 10 штук и выращивали при естественном фотопериоде, а вариант максимальной 40-суточной яровизации был повторен и для выращивания на искусственно сокращенном до 10 часов фотопериоде (с 17.00 до 7.00 следующего дня сосуда были накрыты светонепроницаемыми кабинами с вентиляцией). Воздействие сокращенного фотопериода продолжалось 6 недель, когда основное количество растений на естественном фотопериоде уже выколосилось. В процессе вегетации осуществляли необходимый полив, подкормку и борьбу с вредителями и заболеваниями. По мере колошения учитывали даты появления верхушки колоса из влагилица флагового листа каждого индивидуального растения, их переводили в количество дней от высадки до колошения (КДК). Данные обрабатывали по общепринятым методикам вариационной статистики [10].

Уровень фотопериодической реакции образца оценивали по разнице КДК между вариантами естественного и сокращенного фотопериодов. Продолжительность потребности в яровизации определяли ориентировочно по наличию существенной задержки колошения между соседствующими опытными вариантами яровизации (с учетом, что они различались на 10 суток, а расчетная величина $НСР_{0,05}$ относилась к показателю в 1 сутки).

Результаты и обсуждение

За период с 2005 по 2016 годы таким путем были оценены обсуждаемые параметры у 200 образцов ячменей осеннего срока сева. Часть образцов (108) показала достоверную реакцию на яровизацию и могла быть отнесена

к типично озимым. Остальные образцы при изученных вариантах продолжительности яровизации не выявили существенных различий по КДК в условиях естественного фотопериода, они могли быть или яровыми или же типичными двуручками в зависимости от уровня их фотореакции. В колонках «Яровизация» таблиц мы приводим величину <10 дней, поскольку в эксперименте не использовали варианты яровизации 10 суток и без таковой. Чтобы оценить возможность сравнения образцов в суммарном наборе, представителей которого изучали в разные годы (особенно вследствие влияния на КДК температурных различий сезонов и интенсивности естественного освещения), в таблице 1 приведены результаты оценки одинаковых образцов в разные годы (здесь и далее величина $НСР_{0,05}$ характеризует различия сезонов, а не вариантов яровизации).

Как озимый сорт Академический, так и 2 остальные двуручки при изучении их в 2–3 несмежных года выявили практически одинаковые параметры своих потребностей в яровизации и фотореакции. Эти относительные параметры, оцениваемые по разнице КДК между вариантами опыта, оказались довольно стабильными по годам и не зависели от уровня общей «скороспелости сезона», оцениваемой по КДК образцов в варианте выращивания на естественном

фотопериоде после максимальной яровизации. А ее разница между сезонами у указанных в данной таблице образцов достигала величины 5–6 суток, свидетельствуя о средних различиях сезонов по их влиянию на общую скороспелость (но, как оказалось, не на величину оцениваемых показателей, следовательно, мы их можем сопоставлять в общем, изученном в разные годы наборе).

В процессе работы у нескольких образцов был выявлен полиморфизм по наличию или отсутствию яровизационной потребности у части растений (табл. 2). Этот полиморфизм явно показывал у них отрицательную связь между изученными характеристиками: растения с потребностью в яровизации выявляли более низкий уровень фотореакции, чем не требующие яровизации, что соответствует ранее выявленной нами закономерности у ячменей осеннего срока сева [11]. Такая связь объяснялась тем, что основной механизм задержки начального развития у озимых и двуручек ячменя на вегетативной стадии контролируется преимущественно разными генетическими системами. У первых основную роль играет потребность в яровизации, а у других ее отсутствие компенсируется сильной фоточувствительностью. Ниже в обсуждении мы еще раз коснемся отмеченной связи.

Таблица 1. Стабильность оцениваемых параметров потребности в яровизации (ПЯ) и фотопериодической чувствительности (ФПЧ) образца в разные годы, дни

Образец	Годы	ПЯ	ФПЧ
Абориген	2005	<10	27,9
	2007	<10	27,1
Академический	2008	~40	25,7
	2010	~40	25,6
Достойный	2005	<10	31,9
	2006	<10	32,1
	2010	<10	31,5
$НСР_{0,05}$			0,81

Таблица 2. Пример выявления у озимых и двуручек сублиний в одном образце

Образец	Год	Доля, %	ПЯ	ФПЧ
Зимур	2011	~70	~30	21,2
		~30	<10	27,7
КСВ 25/11	2011	~65	~35	22,6
		~35	<10	33,2
Пал.05- 100-105	2012	~50	~35	26,5
		~50	<10	31,7
$НСР_{0,05}$				0,81

При выявлении подобного полиморфизма селекционеры получали семена хотя бы одной контрастной линии данного образца или же пытались путем последующего отбора избавиться в нем от линии с меньшей частотой (табл. 3). Можно видеть, что и такой последний путь оказывается вполне эффективным: после минимум 2 лет отбора образец Снеговой королевы был представлен только линейно-двуручкой.

В таблице 4 представлены суммарные результаты оценки изучаемых параметров в наборе всех 200 образцов за разные годы. Не выявлено существенной потребности в яровизации у 92 образцов, 83 из них вполне могли быть отнесены к типичным двуручкам вследствие явной их фотореакции (>25 суток). Остальные 9 образцов могли быть и яровыми с некоторой степенью морозостойкости, оказавшейся достаточной для перезимовки в возможно несуровые зимы предшествующих годов.

Таблица 3. Пример селекционного выделения генетически однородной линии из образца Снеговой королевы

Год	% линии	ПЯ	ФПЧ
2010	~70	<10	32,5
	~30	~40	26,4
2011	~80	<10	33,1
	~20	~40	27,2
2015	100	<10	32,9
НСР _{0,05}			0,81

Таблица 4. Распределение количества изученных образцов по комбинациям уровней фотореакции и яровизационной потребности (2005–2016 гг.)

ФПЧ	ПЯ				Всего
	<10	~30	~35	~40	
15-20	2	4	4	12	22
20-25	7	8	12	6	33
25-30	32	9	24	13	78
30-35	51	3	6	7	67
Всего	92	24	46	38	200

Для 108 образцов оказалось характерным наличие достоверной потребности в яровизации (максимальный ее уровень у 38 образцов), сопровождающейся различными уровнями фотореакции. В 4 клетках правой нижней части решетки распределения видно, что при отборе озимых образцов селекционеры отдали предпочтение комбинации повышенных уровней данных показателей (7+13+6+24=50 из всего 108), свидетельствуя об адаптивной ценности таких комбинаций для успешной перезимовки. О роли разнообразия аллелей контроля этих показателей в определении уровней устойчивости к низким температурам имеется достаточно публикаций [12], равно как и сведений об их основном эффекте на темпы вегетативного развития, определяющем скорость перехода к закладке зачатков репродуктивных органов [13].

Здесь мы должны только подчеркнуть, что эти эффекты несколько различаются у ячменей и пшениц [14], как и показатели доминирования в некоторых локусах. Ранее [11] мы констатировали для ячменей осеннего сева наличие отрицательной связи между данными изучаемыми характеристиками (компенсаторное взаимодействие), а у озимых пшениц она всегда положительная (аддитивно-эпистатическое взаимодействие), и это не могло быть объяснено отсутствием сцепления локусов обеих систем. Скорее всего, здесь действует гормональное взаимодействие продуктов данных генов по их эффектам на скорость развития. И в данном наборе ячменей осеннего сева корреляция изученных параметров равнялась $-0,51 \pm 0,053$ ($t=9,5$; $P<0,001$). Но при расчете этой корреляции только в наборе типично озимых генотипов она оказалась достоверно положительной, пусть и невысокой

($r=+0,26\pm 0,089$; $t=3,2$; $P\sim 0,001$). То есть механизм связи оказался сходным с таковым у озимых пшениц, несмотря на отличие ячменей по доминированию гена озимости. А расчетные величины и знаки корреляций зависят лишь от особенностей генотипов изучаемого набора.

И это не противоречит принципиальной возможности сочетания у ячменя высокого уровня фоточувствительности с длительной потребностью в яровизации, что может существенно улучшить его адаптивность к низким температурам. Селекционеру следует только учитывать вероятность существования множественного аллелизма по некоторым *Vrn* и *Ppd* локусам, эффекты конкретных аллелей по темпам развития и их влиянию на конечную продуктивность в данной зоне с особенностями ее лимитов, их селекционную ценность по частоте встречаемости в этой зоне. Помощь в этом ему может оказать и молекулярно-генетическое маркирование, хотя вопрос о совпадении фенологических эффектов разных аллелей с выявленными маркерами полиморфизмом заслуживает отдельного серьезного обсуждения.

Тот факт, что разные аллели этих генетических систем имеют неодинаковую селекционную ценность для определенных экологических ниш (как вследствие различий по адаптивности, их влияния на конечную продуктивность, так и с точки зрения генетических и физиолого-биохимических взаимодействий в целостном организме), имеет четкое экспериментальное подтверждение. Например, в обширнейшей ми-

ровой коллекции ячменей ВИРа из 8 возможных гомозиготных комбинаций генотипов по локусам *Vrn*(=*Sh*) пока не выявлено вообще наличия гомозиготных генотипов *Sh sh2 Sh3* и *sh sh2 Sh3* [15]. А из 139 идентифицированных по локусам *Ppd* местных ячменей Дагестана гомозиготные комбинации *Ppd1 Ppd2* выявлены у 46 образцов, *Ppd1 ppd2* – только у 12, *ppd1 Ppd2* – у 111, и совсем отсутствовали образцы полностью рецессивного генотипа *ppd1 ppd2* [16]. И это пока без учета возможного множественного аллелизма по отдельным локусам.

Выводы

У современных селекционных образцов ячменя СГИ-НЦНС осеннего срока сева для двуручек с практически отсутствующей яровизационной потребностью задержка развития вначале онтогенеза обеспечивается сильной фотопериодической чувствительностью. Для озимых образцов характерна потребность в яровизации до 40 суток. И она вполне может сочетаться с сильным уровнем реакции на фотопериод, что подтверждается положительной корреляцией этих характеристик в наборе только озимых образцов. Селекционные рекомендации по комбинации конкретных аллелей локусов, контролирующих данные системы, будут возможны лишь после идентификации аллелей и оценки их эффектов по основному признаку темпов начального развития в условиях определенной зоны возделывания и по их влиянию на конечную продуктивность.

Литература

1. Гаркавый П.Ф. Селекция озимого ячменя на основе направленного воспитания и гибридизации // Науч. труды (ВСГИ). – 1958. – Вып. 3. – С. 83–114.
2. Гаркавый П.Ф. О некоторых биологических особенностях двуручек ячменя // Тр. научн. сессии биологов, ч. 2. – Одесса, 1959. – С. 15–18.
3. Гаркавый П.Ф. Основные итоги, задачи и методы селекции ячменя в СССР // Вопр. ген. сел. и сем-ва. – Одесса, 1970. – Вып. 9. – С. 37–52.
4. Takahashi R., Yasuda S. Genetics of earliness and growth habit in barley // In "Barley Genetics, II" / Ed. R.A. Nilan. Washington State Univ. Press, Pullman. – 1971. – P. 388–408.
5. Laurie D.A., Pratchett N., Bezant J.H., Snape J.W. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci in a winter/spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross // Genome. – 1995. – V. 38. – P. 575–585.
6. Ходжакулов Т. Тип развития и вопросы селекционного улучшения узбекских ячменей: автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. с/х наук: спец. 06.01.05 «Сел. и сем-во». – Одесса, 1980. – 18 с.
7. Гаркавый П.Ф. Особенности развития разных типов ячменя (двуручек и озимых) в связи с их зимостойкостью // Вопр. ген., сел. и сем-ва. – Одесса, 1974. – Вып. 13. – С. 80–97.
8. Laurie D.A., Pratchett N., Bezant J.H., Snape J.W. Genetic analysis of photoperiod response gene on the short arm of chromosome 2(2H) of *Hordeum vulgare* L. (barley) // Heredity. – 1994. – V. 72. – P. 619–627.
9. Лінчевський А.А. 85 років селекції ячменю // Збірн. наук. праць СГИ-НЦНС / Ювілейний вип. – Одеса, 2002. – № 3 (43). – С. 57–68.
10. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. – М.: Колос, 1973. – 327 с.
11. Стельмах А.Ф., Лінчевський А.А., Файт В.І. Зв'язок реакцій яровизації та фоточутливості у дворучок і озимих сортів ячменю // Збірн. наук. праць СГИ-НЦНС. – Одеса. – 2006. – Вип. 10 (50). – С. 3–12.
12. Von Zitzewitz J. The genetics of winter hardiness in barley: Abstr. Diss. PhD. – Oregon St. Univ. – 116 p.

13. Ejaz M., von Korff M. The genetic control of reproductive development under high ambient temperature // In “Plant physiology preview” / Amer. Soc. of Plant Biologists. – 2016. – 40 p.
14. Cockram J., Jones H., Leigh F.J., O’Sullivan D., Powell W., Laurie D.A., Greenland A.J. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication and sustainable productivity // J. Exp. Bot. – 2007. – V. 58 (6). – P. 1231–1244.
15. Лоскутов И.Г., Кобылянский В.Д., Ковалева О.Н. Итоги и перспективы исследований мировой коллекции овса, ржи и ячменя // Тр. по прикл. бот. ген. и сел. – С-П., 2007. – Т. 164. – С. 80–100.
16. Абдулаев Р.А. Генетическое разнообразие местных форм ячменя из Дагестана по адаптивно важным признакам: дисс... канд. биол. наук: 03.02.07 и 06.01.15. – С-П., 2015. – 126 с.

STELMAKH A.F., LINCZEWSKIY A.A., FAYT V.I.

Plant Breeding and Genetic Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigations, Nat. Acad. Agric. Sci. of Ukraine,

Ukraine, 06536, Odessa, Ovidiopol'skaya road, 3, e-mail: stegen@ukr.net

PHYSIOLOGY-GENETICAL REGULATION OF INITIAL DEVELOPMENT RATE IN BARLEY OF AUTUMN SOWING

Aim. Cultivars of facultative and winter barley are planted at sowing in the fall. Evaluations of their photoreaction and vernalization requirement were conducted in the breeding stocks of the Institute to understand their adaptation to winter freezing. **Methods.** The trait levels were valued by heading date differences at planting in natural and short photoperiods after preliminary artificial seedling vernalization of various durations. **Results.** Facultative stocks showed only the strong photosensitivity without any requirement in vernalization whereas winter ones revealed significant vernalization requirement followed by photoreaction of various levels. In spite of the negative correlation of studied traits in the total set, it was positive significantly in the winter set as such. **Conclusions.** To breed winter barley stocks of strong photosensitivity is really possible by combining certain alleles of *Vrn(=Sh)* and *Ppd* gene systems. However, their effects on the final productivity at planting in the certain zones with specific environmental limits need additional investigations. And molecular marking and identification of these alleles require additional discussion to form a clear view of molecular variety coincidence with phenomenological effects of concrete alleles.

Keywords: facultative and winter barley, genetic systems, photosensitivity, vernalization requirement, adaptation.