

УДК 633.854.78:575

НАСЛЕДОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА

© 2013 г. В. Н. Попов¹, Л. Л. Юшкина¹,
Т. А. Долгова², В. В. Кириченко^{1,2}

¹Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева
Национальной академии аграрных наук Украины
(Харьков, Украина)

²Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)

Изучали особенности наследования морфологических признаков стебля, соцветия и листа в межвидовых скрещиваниях дикого и культурного подсолнечника. Показано, что изученные морфологические признаки у гибридов подсолнечника наследуются по моногенному или дигенному типу в зависимости от комбинации скрещивания.

Ключевые слова: род *Helianthus*, межвидовые гибриды, наследование признаков

Дикие виды рода *Helianthus* являются потенциальными источниками хозяйственно-ценных признаков для улучшения культурного подсолнечника (*H. annuus*). Этот род включает 49 видов, различающихся однолетним и многолетним типом развития, а также уровнем плоидности. Выделяют ди- ($2n=34$), тетра- ($2n=68$) и гексаплоидные ($2n=102$) виды, которые в той или иной степени способны скрещиваться с культурным подсолнечником (Гаврилова, Анисимова, 2003; Попов, Кириченко, 2010). Среди различных видов подсолнечника гораздо успешнее скрещиваются между собой однолетние виды, что позволяет вовлекать их в селекционные программы, в том числе и генетические, например, для выявления интрогрессий, изучения действия генов на признаки и т.д. (Георгиева-Тодорова, 1990; Ведмедьева, 2009). В дальнейшем полученная информация позволяет проводить сравнительную генетику разных видов подсолнечника и открывает новые возможности использования генетических ресурсов рода *Helianthus*. В связи с этим особенно актуальным является установление закономерностей наследования определенных морфологических признаков, определение числа генов,

контролирующих конкретный морфологический признак.

Целью настоящей работы явилось изучение особенностей наследования некоторых качественных морфологических признаков стебля, листа и соцветия подсолнечника в межвидовых скрещиваниях.

МЕТОДИКА

В исследовании использовали два образца дикорастущего вида *H. annuus* (ANN-2106 и Н-151) и один образец *H. argophyllus* (представленные Северо-американской опытной станцией), которые скрещивали с инбредной линией Х2122-Б (оригинатор – Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева НААН Украины). Родительские формы различались проявлением изучаемых морфологических признаков стебля, листа и соцветия. Градации признаков у образцов подсолнечника определяли визуально.

Для установления наследования морфологических признаков были получены три гибридные комбинации: *H. annuus* ANN-2106 × Х2122-Б (скрещивание 1), *H. annuus* Н-151 × Х2122-Б (скрещивание 2), *H. argophyllus* × Х2122-Б (скрещивание 3).

Гибриды F₁ получали путем скрещивания родительских форм, предварительно удалив пыльники на материнском растении, а F₂ – са-

Адрес для корреспонденции: Долгова Татьяна Анатольевна, Харьковский национальный аграрный университет им. В.В.Докучаева, п/о «Коммунист-1», Харьков, 62483, Украина;
e-mail: tadolga@rambler.ru

моопылением индивидуальных корзинок под пергаментными изоляторами.

Проверку нулевой гипотезы о соответствии фактического расщепления теоретически ожидаемому, а также тест на сцепление между генами проводили с применением критерия χ^2 (Орлова, 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОСУЖДЕНИЕ

В скрещивания были вовлечены образцы подсолнечника, относящиеся к секции *Helianthus*. При межвидовой гибридизации в пределах этой секции наблюдается хорошая совместимость образцов, что приводит в большинстве случаев к образованию достаточного количества семян (Попов и др., 2005). О совместимости видов этой секции свидетельствуют также полученные нами данные о прохождении мейоза у гибридов F_1 с формированием нормальных гамет (Dolgoва et al., 2007). Исключение составили межвидовые гибриды с участием *H. praecox* (Юшкина и др., 2009).

Анализ исходных форм по шести морфологическим качественным признакам, а также наследование этих признаков в F_1 представлены в табл. 1. Родительские образцы различались проявлением качественных признаков. По некоторым из них наблюдали наличие нескольких градаций. Например, инбредная линия X2122-Б имела желтую окраску трубчатых цветков и рыльца пестика, а дикий вид *H. annuus* Н-151 – антоциановую (пурпурная, фиолетовая, розовая) окраску. У этого образца были выявлены следующие градации изучаемого признака: пурпурный и розовый цвета венчика трубчатого цветка; пурпурная и полосатая (сочетание фиолетовых и желтых полос) окраска рыльцев. При получении гибридов F_1 (*H. annuus* Н-151 с инбредной линией), в скрещивания вовлекали растения дикого вида, имеющие розовую окраску трубчатых цветков и полосатую окраску рыльцев. В гибридных комбинациях наблюдали доминирование антоциановой окраски (табл. 1). Во втором поколении по окраске рыльцев наблюдали следующие соотношения фенотипических классов: 45:23 (*H. annuus* ANN 1064 × X2122-Б), 71:6 (*H. annuus* Н-151 × X2122-Б), 69:28 (*H. argophyllus* × X2122-Б), что соответствует расщеплению 3:1 ($\chi^2=3,56$), 15:1 ($\chi^2=0,31$) и 3:1 ($\chi^2=0,79$), соответственно. Эти данные свидетельствуют о моногенном контроле этого признака в скрещиваниях 1 и 3. В комбинации скрещивания 2 полученные результаты расщепления указывают на

дигенный контроль изучаемого признака, т.е. родительские формы несут разные гены, взаимодействующие у гибрида по принципу двойного доминантного эпистаза. Полученные нами результаты согласуются с данными других авторов о доминировании антоциановой окраски рыльцев подсолнечника над желтой (Гаврилова, Анисимова, 2003). Однако в литературных источниках нет единого мнения о количестве генов, контролирующих антоциановую окраску. Авторы указывают различное количество генов, ответственных за проявление антоциана на разных частях растения: стебель, лист, соцветие и обозначают их разными символами. Так, показано, что антоциановая окраска рыльцев пестика контролируется одним главным геном, взаимодействующим, как минимум, с еще тремя генами (Гаврилова, Анисимова, 2003). Вероятно, выделение разного количества генов антоциана связано со сложностью его синтеза и накопления в органах растения. Для окончательного определения количества генов, детерминирующих антоциановую окраску подсолнечника, необходимо проведение биохимического анализа пигментов. В первых работах по генетике антоциановой окраски разных органов подсолнечника этот ген был обозначен символом *T*. В обзорах (Miller, Fick, 1997; Ведмедева, Толмачев, 2006) сведены данные по известным генам антоциановой окраски у подсолнечника.

При отдаленной гибридизации в силу разных нарушений, возникающих на уровне генома и плазмона, часто могут возникать фенотипические отклонения от нормы. Так, при изучении окраски листа во всех гибридных комбинациях у растений первого поколения она была зеленой. Однако в F_2 были получены растения с явными нарушениями синтеза хлорофила, отнесенные нами к хлорофильным мутациям. Начиная с 60-х годов XX столетия, у подсолнечника были выделены различные хлорофильные мутации, находящиеся под контролем разных генов. В настоящее время известно около 10 таких генов (Гаврилова, Анисимова, 2003). В нашем исследовании в комбинациях *H. annuus* Н-151 × X2122-Б и *H. argophyllus* × X2122-Б расщепление по окраске листа соответствовало соотношению фенотипических классов 3:1 (табл. 2), что подтверждает моногенный контроль изучаемого признака. В комбинации скрещивания *H. annuus* ANN2106 × X2122-Б расщепление соответствовало 9:7.

Таблица 1. Характеристика исходных родительских линий и гибридов F₁ подсолнечника по морфологическим признакам

Признак	Материнские формы			Инбредная линия	Гибридные комбинации		
	<i>H. annuus</i> ANN-2106	<i>H. annuus</i> H-151	<i>H. argophyllus</i>	X2122-Б	<i>H. annuus</i> ANN-2106 × X2122-Б	<i>H. annuus</i> H-151 × X2122-Б	<i>H. argophyllus</i> × X2122-Б
Окраска листа	зеленая	зеленая	зеленая	зеленая	зеленая	зеленая	зеленая
Поверхность листа	гладкая	гладкая	гладкая	сморщенная	гладкая	гладкая	гладкая
Наличие крыльев листа	+	+	+	–	–	+	+
Тип ветвления	полное	полное	базальное	отсутствует	полное	полное	базальное
Окраска венчика	пурпурная	розовая	пурпурная	желтая	красная	красная	пурпурная
Окраска пестика	пурпурная	полосатая	пурпурная	желтая	пурпурная	полосатая	пурпурная

Таблица 2. Расщепление в F₂ по морфологическим признакам у межвидовых гибридов подсолнечника

Признак	<i>H. annuus</i> ANN2106 × X2122-Б			<i>H. annuus</i> H-151 × X2122-Б			<i>H. argophyllus</i> × X2122-Б		
	χ ²	Р		χ ²	Р		χ ²	Р	
Окраска листа	36:29 (9:7)	0,03	0,99-0,98	65:12 (3:1)	3,6	0,10-0,05	72:27 (3:1)	0,26	0,70-0,50
Форма листа	44:17:3 (12:3:1)	2,66	0,30-0,20	59:18 (3:1)	1,00	0,50-0,30	89:10 (15:1)	2,49	0,30-3,21
Поверхность листа	53:11 (3:1)	2,08	0,20-0,10	55:22 (3:1)	0,47	0,50-0,30	87:12 (13:3)	2,84	0,30-3,21
Наличие крыльев листа	42:22 (9:7)	2,28	0,50-0,30	45:32 (9:7)	0,14	0,95-0,90	72:27 (3:1)	0,26	0,70-0,50
Ветвление	58:6:1 (12:3:1)	4,25	0,20-0,10	–	–	–	–	–	–
Окраска венчика	14:31:23 (1:2:1)	2,91	0,10-0,05	70:7 (15:1)	1,05	0,80-0,70	69:29 (3:1)	0,79	0,50-0,30
Окраска пестика	45:23 (3:1)	3,56	0,10-0,05	71:6 (15:1)	0,31	0,80-0,70	69:28 (3:1)	0,79	0,50-0,30

Также нами было изучено наследование таких признаков листа, как сморщенная листовая пластинка и наличие крыльев листовой пластинки. Дикорастущие виды подсолнечника имели гладкую листовую поверхность, а линия X2122-Б – сморщенный лист. В F₁ было отмечено доминирование гладкой поверхности листа над сморщенной. В F₂ получили такие соотношения фенотипических классов: скрещивание 1 – 3:1, скрещивание 2 – 3:1, скрещивание 3 – 13:3 (табл. 2). Эти результаты свидетельствуют о том, что исходные формы в последнем скрещивании отличаются по двум неаллельным генам. В литературных источниках описан

только один ген *si*, контролирующий сморщенный лист подсолнечника.

По признаку «крылья листа» отмечено изменение характера доминирования в различных комбинациях скрещивания. У гибридов F₁ при скрещивании *H. annuus* ANN-2106 × X2122-Б наблюдали единообразие отсутствия крыльев листа, в то время как в других комбинациях скрещивания было идентифицировано наличие крыльев листа. Изменение характера доминирования может свидетельствовать о том, что материнские формы различаются генами, контролирующими этот признак. Это подтверждают результаты расщепления в F₂.

НАСЛЕДОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Соотношение фенотипических классов в F_2 соответствовало 3:1 (скрещивание 1 и 3) и 9:7 (скрещивание 2). Особенности расщепления в скрещивании 2 свидетельствуют о дигенном наследовании этого признака с взаимодействием между генами по типу двойного рецессивного эпистаза.

По признаку «ветвистость стебля» в первом поколении наблюдали доминирование ветвистости (контролируется доминантным геном *Br*) над однокорзинностью во всех комбинациях скрещивания (Miller, Fick, 1997). Известно, что ветвистость у подсолнечника может иметь и рецессивную природу, которая контролируется геном *b* (Гаврилова, Анисимова, 2003). В F_2 по изучаемому признаку только в одной гибридной комбинации удалось получить теоретически ожидаемое расщепление 12:3:1. Это дает возможность предположить, что родительские формы различались более, чем одной парой генов. В популяции F_2 (скрещивание 2) было выявлено расщепление, которое сложно классифицировать с позиции гибридологического анализа. В результате изучения этой гибридной комбинации было выявлено четыре группы растений. В первую группу вошли растения с полным типом ветвления стебля, во вторую – с базальным ветвлением, в третью – с апикальным типом ветвления и в четвертую – однокорзинные формы (без ветвления). Соотношение фенотипических классов было 21:44:2:4, соответственно. В популяции F_2 при скрещивании *H. argophyllus* × X2122-Б расщепление по этому признаку не наблюдалось. Все растения были ветвистыми и не похожими ни на одну из родительских форм. Эти растения имели большое количество боковых ветвей, компактный габитус с антоциновым окрашиванием всех органов и были автофертильными. При самоопылении таких растений нам удалось получить семена F_3 . Некоторые выделенные растения могут представлять ценный материал в селекции декоративного подсолнечника.

Таким образом, в межвидовых скрещиваниях однолетних диких видов с культурным

подсолнечником наблюдали расщепления, соответствующие как моногенному, так и дигенному контролю изученных морфологических признаков стебля, листа и соцветия. В гибридной комбинации *H. argophyllus* × X2122-Б полученные растения F_2 фенотипически были разнообразны и существенно отличались от родительских форм, а расщепление по типу ветвления не наблюдалось.

ЛИТЕРАТУРА

- Ведмедева К.В. Вплив мутацій забарвлення та форми крайових квіток ліній соняшнику на морфобіологічні ознаки // Генетичні ресурси рослин. – 2009. – № 7. – С. 150-156.
- Ведмедева Е.В., Толмачев В.В. Генетика морфологических признаков подсолнечника: состояние и перспективы // Генетические ресурсы растений. – 2006, № 3. – С. 7-22.
- Гаврилова В.А., Анисимова И.Н. Генетика культурных растений. Подсолнечник. – СПб.: ВИР, 2003. – 203 с.
- Орлова Н.Н. Генетический анализ. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. – 318 с.
- Попов В.Н., Юшкина Л.Л., Шарыпина Я.Ю., Кириченко В.В. Генотипические особенности скрещиваемости культурного подсолнечника с дикими видами и использование эмбриокультуры при отдаленной гибридизации // Цитология и генетика. – 2005. – Т. 39, № 1. – С. 3-8.
- Попов В.Н., Кириченко В.В. Мужская стерильность подсолнечника. – Харьков, 2010. – 156 с.
- Юшкина Л.Л., Нестерова Е.В., Кириченко В.В., Долгова Т.А., Попов В.Н. Цитогенетическое изучение межвидового гибрида *Helianthus praecox* × *H. annuus*, его родительских форм и двух беккроссов // Цитология и генетика. – 2009. – Т. 43, №1. – С. 42-47.
- Георгиева-Тодорова Й. Генетични и цитогенетични изследвания на род *Helianthus* L. – София, 1990. – 132 с.
- Dolgova T.A., Yushkina L.L., Popov V.N. Cytogenetic study of F_1 interspecific hybrids of the section *Helianthus* // Helia. – 2007. – V. 30, № 47. – P. 51-60.
- Miller G., Fick G. The genetics of sunflower // Sunflower technology and production. – Madison, USA, 1997. – P. 441-496.

Поступила в редакцию
17.05.2013 г.

ПОПОВ и др.

INHERITANCE OF MORPHOLOGICAL TRAITS IN INTERSPECIFIC HYBRIDS OF SUNFLOWER

V. M. Popov¹, L. L. Yushkina¹, T. A. Dolgova², V. V. Kirichenko^{1,2}

¹*V. Ya. Yuryev Plant Production Institute
National Academy of Agrarian Sciences
(Kharkiv, Ukraine)*

²*V. V. Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)*

The peculiarity of inheritance of morphological traits of stem, inflorescence and leaf has been investigated in interspecific crosses of wild and culture sunflower. It is shown that the morphological traits in the interspecific sunflower hybrids are inherited by the monogenic or digenic type depending on combination of crossing.

Key words: *Helianthus, interspecific hybrids, inheritance of traits*

СПАДКУВАННЯ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК У МІЖВИДОВИХ ГІБРИДІВ СОНЯШНИКУ

В. М. Попов¹, Л. Л. Юшкіна¹, Т. А. Долгова², В. В. Кириченко^{1,2}

¹*Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва
Національної академії аграрних наук України
(Харків, Україна)*

²*Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва
(Харків, Україна)*

Вивчали особливості спадкування морфологічних ознак стебла, суцвіття та листка у міжвидових схрещуваннях дикого та культурного соняшнику. Показано, що досліджені морфологічні ознаки у міжвидових гібридах соняшнику успадковуються за моногеним та ди-геним типом залежно від комбінації схрещування.

Ключові слова: *рід Helianthus, міжвидові гібриди, спадкування ознак*