

УДК 633.854.78:631.524.5

НАСЛЕДОВАНИЕ ЖИЛКОВАНИЯ ЛИСТЬЕВ У ПОДСОЛНЕЧНИКА КУЛЬТУРНОГО

А. И. Сорока

Институт масличных культур НААН Украины, г. Запорожье

Изучено наследование веерного жилкования листа у культурного подсолнечника. Гибриды F_1 от скрещивания мутантов с разным типом веерного жилкования характеризовались обычным для подсолнечника сетчатым жилкованием листовой пластинки, а в F_2 кроме сетчатого выделяли оба типа веерного жилкования, а также класс растений с совместным их проявлением. Делается вывод об участии в генетическом контроле веерного жилкования двух неаллельных рецессивных генов с комплементарным типом взаимодействия, а также о детерминировании сетчатого жилкования комбинацией как минимум двух доминантных аллелей генов.

Ключевые слова: подсолнечник культурный, мутант, наследование, лист, жилкование.

Введение. В настоящее время подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) – одна из важнейших технических культур в мире. В Украине посевные площади под подсолнечником составляют более 3 млн. га. Известно достаточно большое количество работ по расширению генетической изменчивости подсолнечника с помощью индуцированного мутагенеза. Результаты многих из них оказались плодотворными [1, 2]. Несмотря на кажущуюся многочисленность наследуемых изменений, полученных в результате индуцированного мутагенеза, вопрос расширения генофонда этой культуры стоит до сих пор остро.

Интерес экспериментаторов к подсолнечнику как к культуре, требующей существенного генетического улучшения, подтверждают регулярные международные встречи по вопросам индуцированного мутагенеза у растений. Так, в последние годы индийские исследователи получили мутант подсолнечника, имеющий 125 листьев по сравнению с 30-35 у родительской линии и карлик высотой около 11 см при высоте 180 см у родителя. При этом обе мутации имели простой генетический контроль [3]. Получен ряд мутантов подсолнечника со значительно измененным качеством масла, в частности с увеличенным содержанием отдельных жирных кислот [4, 5]. Оригинальным направлением является получение с помощью индуцированного мутагенеза генотипов подсолнечника с измененной степенью поглощения отдельных элементов из почвы с целью их использования для фитоэкстракции токсичных металлов [6]. Предпринимаются попытки индуцировать изменчивость у подсолнечника и других культур семейства Астровые (*Asteraceae*), используя мутагенез *in vitro* и подвергая обработке либо каллус, полученный из эксплантов, либо сами экспланты [7].

Ограниченность исходного материала сказывается не только на генетическом однообразии передаваемых в производство сортов и гибридов подсолнечника, но обуславливает и слабую изученность частной генетики этой культуры. В силу вышесказанного получение новых мутантных признаков у этой культуры и изучение их генетического контроля является важным и актуальным.

Целью данной работы было изучить наследование двух типов веерного жилкования листьев подсолнечника, выделенных в результате индуцированного мутагенеза.

Материал и методы исследований. В качестве исходного материала использовали мутанты с измененным, по сравнению с исходной формой, типом жилкования двух самоопыленных линий подсолнечника селекции Института масличных культур НААН, которые являются компонентами уже созданных коммерческих гибридов и широко используются в настоящее время для получения новых удачных комбинаций скрещивания.

Один из мутантов был выделен в M_2 в результате обработки химическим мутагеном этилметансульфонатом зрелых семян линии ЗЛ-9. У него основная часть боковых жилок первого порядка отходит не от центральной жилки, а от черешка. Изменен также угол отклонения боковых жилок от центральной жилки. У мутанта он более острый и составляет 30-35°, тогда как в контроле – 60-70°. Нередко боковые жилки доходят до края листовой пластинки и даже выступают за него в виде зубцов или щетинок. Эту мутацию с частотой 1,2% наблюдали с концентрацией мутагена 0,5% при 6-ти часовой экспозиции.

Второй мутант был выделен в M_3 в результате обработки незрелых зародышей 9-10 дневного возраста линии ЗЛ-95 0,02%-ным водным раствором этилметансульфоната в течение 16-ти часов. Для растений, несущих эту мутацию, характерным было отсутствие ярко выраженной центральной жилки, гофрированность листовой пластинки в местах расположения главных жилок вплоть до наличия на пластинке израстаний. Для исходных линий ЗЛ-9 и ЗЛ-95 характерен сетчатый тип жилкования, когда боковые жилки, не доходя до края листовой пластинки, многократно ветвятся и их многочисленные ответвления соединяются между собой, образуя сетку из отдельных петель. Для получения семян гибридов F_1 мутантные растения линии ЗЛ-9 кастрировали согласно стандартной методики [8] и опыляли пылью мутанта линии ЗЛ-95, который являлся отцовским компонентом в данной гибридной комбинации. Для по-

лучения семян F₂ гибридные растения F₁ индивидуально изолировали и самоопыляли. Сбор семян проводили вручную. Семена F₂ высевали в полевых условиях и на соответствующей стадии развития растений проводили визуальный анализ на наличие мутантного или нормального признака. Наследование мутантных признаков выполняли по общеизвестным методикам генетического анализа качественных признаков [9]. Расщепления и проверку гипотез проводили по критерию χ^2 [10].

Результаты исследований и обсуждение. На рис. 1 представлен мутант, выделенный при обработке незрелых зародышей линии ЗЛ-95 с веерным жилкованием листьев у которого центральная жилка выражена не четко. Часто такие листья несли еще и израстания у основания листа.

Первоначально было изучено наследование данного признака в скрещиваниях с исходной формой. Гибриды первого поколения по типу жилкования листа ничем не отличались от контроля. Листья всех растений F₁ характеризовались сетчатым жилкованием, свойственным исходной линии. В F₂ большинство растений несли такой же признак, как и гибриды F₁, а приблизительно четвертая часть – имела веерное жилкование листа. Проведенный гибридологический анализ (табл. 1) свидетельствует о том, что признак измененного (веерного) жилкования листьев является рецессивным и наследуется моногенно в скрещиваниях с исходной линией.



Рис. 1. Мутант с веерным жилкованием и израстаниями у основания листа, выделенный из линии ЗЛ-95

Наследование признака «веерное жилкование» при скрещивании мутанта подсолнечника с исходной линией ЗЛ-95 Таблица 1

Фенотип растений F ₁	Всего растений, шт.	Расщепление в F ₂		Модель расщепления	χ^2
		сетчатое жилкование	веерное жилкование		
Сетчатое жилкование листа	95	73	22	3:1	0,22

Примечание: $\chi^2_{05}(df=1)=3,84$.

Похожая мутация веерного жилкования листа была ранее нами обнаружена при обработке зрелых семян линии ЗЛ-9. В этом случае четко выделялась центральная жилка, а остальные жилки располагались веерообразно по направлению от черешка к краям листовой пластинки (рис. 2).

Тест на аллелизм показал, что гены, детерминирующие веерное жилкование у обеих линий, различны, поскольку листья гибридов от скрещивания этих мутантов между собой имели обычное сетчатое жилкование. В F₂ наблюдали расщепление на 4 фенотипических класса: листья с сетчатым жилкованием, листья с веерным жилкованием, характерным для линии ЗЛ-95, листья с веерным жилкованием, от линии ЗЛ-9 и листья с комбинированным веерным жилкованием. В последнем случае кроме веерного жилкования по типу мутанта линии ЗЛ-9 листья характеризовались очень сильной зубчатостью и пузырчатостью, а сами растения несли признаки угнетенности (рис. 3).



Рис. 2. Мутант с веерным жилкованием листа, выделенный из линии ЗЛ-9



Рис. 3. Мутантная форма с веерным жилкованием и сильной изрезанностью листа, выделенная из популяции F₂ ЗЛ-95 × ЗЛ-9

Проведенний гібридологічний аналіз двох популяцій F₂ указує на расщепление, типичное для дигібридного скрещивання при комплементарному взаємодії двох генів (табл. 2). Очевидно, гени, відповідаючі за веерний тип жилкування цих двох мутантів незалежні, т.е. локалізовані, скорше всього, в різних хромосомах і являються рецесивними. Незважаючи на те, що обидва цих гена обумовлюють веерний тип жилкування листа, кожен з них має свої особливості фенотипічного проявлення, що дозволяє легко проводити їх візуальну ідентифікацію. Двійна рецесивна гомозигота, являючись в даному випадку новоутворенням, має веерне жилкування листа, подібне мутанту лінії ЗЛ-9, сильно деформований лист і відставання в рості і розвитку. Такі рослини фенотипічно легко відрізняються від обох мутантних генотипів.

Таблиця 2

Расщепление в F₂ при скрещивании мутантов с разным типом веерного жилкования листа, выделенных из линий ЗЛ-9 и ЗЛ-95

Вариант	Классы фенотипов в F ₂			
	жилкование сетчатое	жилкование веерное от ЗЛ-9	жилкование веерное от ЗЛ-95	лист изрезанный с жилкованием веерным по типу ЗЛ-9
Фенотип родителей		♂	♀	
Фенотип гибрида F ₁	F1			
<i>Популяция № 1</i>				
Фактическое расщепление в F ₂	45	12	16	7
Теоретически ожидаемое расщепление в F ₂	45	15	15	5
Ожидаемое соотношение	9	3	3	1
χ^2	1,47			
<i>Популяция № 2</i>				
Фактическое расщепление в F ₂	23	5	5	1
Теоретически ожидаемое расщепление в F ₂	20	6	6	2
Ожидаемое соотношение	9	3	3	1
χ^2	1,28			

Примечание: $\chi^2_{05} (df=3)=7,84$.

Таким образом, при изучении генетики жилкования листа у подсолнечника было установлено, что в генетическом контроле данного признака участвуют два неаллельных гена, очевидно, локализованных в разных хромосомах с комплементарным типом взаимодействия. Рecessивное состояние любого из этих генов обуславливает один из типов веерного жилкования, а комбинация как минимум двух доминантных аллелей приводит к появлению сетчатого жилкования. Двійна рецесивна гомозигота має власне фенотипічне проявлення.

Выводы. Гібриди підсолнечника F₁ від скрещивання між собою індукційованих етилметансульфонатом мутантів з різним типом веерного жилкування характеризуються сітчастим жилкуванням листової пластинки. По результатам гібридологічного аналізу в F₂ виявлено чотири класи фенотипів рослин в співвідношенні, близькому до 9:3:3:1.

Установлено, що в генетичному контролі жилкування листків приймають участь два гени, локалізованих в різних хромосомах. Рecessивне їх стан обумовлює появу веерного жилкування, а комбінація як мінімум двох домінуючих алелів детермінує сітчасте жилкування.

РЕЗЮМЕ

Вивчено успадкування віялового жилкування листка у культурного соняшнику. Гібриди F₁ від схрещування мутантів з різним типом віялового жилкування характеризувалися звичайним для соняшнику сітчастим жилкуванням листової пластинки, а в F₂ крім сітчастого виділяли обидва типи віялового жилкування, а також клас рослин зі спільним їх проявом. Робиться висновок про участь в генетичному контролі віялового жилкування двох неалельних рецесивних генів з комплементарним типом взаємодії, а також про детермінованість сітчастого жилкування комбінацією як мінімум двох домінуючих алелів генів.

Ключові слова: соняшник культурний, мутант, успадкування, лист, жилкування.

SUMMARY

The inheritance of fan-shaped leaf venation in cultivated sunflower was studied. F₁ hybrids from crosses of mutants with different types of fan-shaped venation were characterized by an ordinary for sunflower reticulate venation of a leaf blade, and in F₂ aside from reticulated venation, both types of fan-shaped venation were isolated, as well as the class of plants

with their co-expression. It is concluded that two non-allelic recessive genes with a complementary type of interaction participated in the genetic control of fan-shaped venation, as well as that reticulated venation is determined by a combination of at least two dominant alleles of the genes.

Keywords: cultivated sunflower, mutant, inheritance, leaf, venation.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Российский солнечный цветок / А.А. Калайджян, Л.В. Хлевной, Н.Н. Нецадим и др. – Краснодар: Совет. Кубань, 2007. – 352 с.
2. Лях В.А. Индуцированный мутагенез масличных культур / В.А. Лях, И.А. Полякова, А.И. Сорока. – Запорожье: Запорожский национальный университет, 2009. – 266 с.
3. Jambhulkar S.J. Development and Utilization of Genetic Variability through Induced Mutagenesis in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) / S.J. Jambhulkar, A.S. Shitre // *Induced Plant Mutations in the Genomics Era.* : Q.Y. Shu (ed.) - Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations – 2009. – P. 104-105.
4. Inheritance of high stearic acid content in sunflower mutant CAS-14 / B. Perez-Vich, L. Velasco, J. Munoz-Ruz, Fernandez-Martinez J.M. // *Crop Science.* – 2006. – Vol. 46. – P. 22-29.
5. Velasco L. A new sunflower mutant with increased levels of palmitic acid in the seed oil / L. Velasco, B. Perez-Vich, J.M. Fernandez-Martinez. // *Helia.* – 2008. – Vol. 31, No 48. – P. 56-60.
6. Chemical mutagenesis - a promising technique to increase metal concentration and extraction in sunflowers / E. Nehnevajova, R. Herzig, G. Federer et al. // *Int. J. Phytoremediation.* – 2007. – Vol. 9, No 2. – P. 149-165.
7. Latado R.R. In vitro Mutation of *Chrysanthemum* (*Dendranthema grandiflora* Tzvelev) with Ethylmethanesulphonate (EMS) in Immature Floral Pedicels / R.R. Latado, A.H. Adames, A.T. Neto // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture.* – 2004. – Vol. 77, No 1. – P. 103-106.
8. Пустовойт Г.В. Селекция подсолнечника на групповой иммунитет методом межвидовой гибридизации / Г.В. Пустовойт // *Подсолнечник.* – М.: Колос, 1975. – С. 164-209.
9. Серебровский А. С. Генетический анализ / А. С. Серебровский. – М.: Наука, 1970. – 342 с.
10. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф. Айала. – М.: Мир, 1984. – 232 с.

Поступила в редакцию 13.10.2011 г.