

ВЕДМЕДЕВА К.В.

*Институт масличных культур Национальной академии аграрных наук Украины,
Украина, 70417, Запорожская обл., Запорожский р-н, пос. Солнечное, ул. Институтская, 1,
e-mail: vedmedeva.katerina@gmail.com, (061) 272-92-50*

**НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКА ВЕТВЛЕНИЯ В КОЛЛЕКЦИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА
(*HELIANTHUS ANNUUS L.*)**

Цель. Целью наших исследований было изучить генетическое разнообразие и установить наследование признака ветвления в коллекции линий подсолнечника Института масличных культур НААН. **Методы.** 47 линий были использованы как материал для изучения генетики признака ветвления. Использовали методы скрещивания с предварительной кастрацией, самоопыления и анализа потомков. **Результаты.** В 25 линиях установлено моногенный рецессивный контроль признака верхнего ветвления к сплошному. В 9 линиях коллекции сплошное ветвление обусловлено доминантным аллелем гена. В 2 линиях установлено наличие двух генов, доминантные аллели которых обуславливают признак сплошного ветвления. В 1 линии сплошное ветвление контролируется доминантными аллелями трех генов. Нижнее ветвление представлено 10 линиями. У 5 линий нижнее ветвление обусловлено рецессивной гомозиготой одного гена b2. В 4 линиях признак нижнего ветвления обусловлен рецессивной гомозиготой по двум генам b3 и b4. **Выводы.** Всего в нашей коллекции обнаружено четыре гена, рецессивные аллели которых обуславливают ветвление, и три гена, доминантные аллели которых обуславливают ветвление.

Ключевые слова: генетика, подсолнечник, ветвление, ген, наследование.

Подсолнечник – одна из самых востребованных культур в Украине. Признак ветвления используется в создании производственных гибридов и декоративных сортов подсолнечника. Знание генетики и генетического разнообразия этого признака в коллекциях обеспечивает прогнозированный результат его использования в селекции. Изучения генетической основы этого признака началось в прошлом веке.

Hockett T.A. и Knowles P.F. [1] в своих исследованиях описывали четыре типа ветвления:

1) базальное ветвление; 2) верхушечное ветвление; 3) сплошное ветвление с центральной корзинкой; 4) сплошное ветвление без выраженной центральной корзинки. Ими было выделено два доминантных гена ветвления B_{r2} , B_{r3} разных типов сплошного ветвления; два рецессивных гена ветвления br_2 и br_3 верхнего и нижнего ветвлений, которые имеют при гомозиготе по обоим генам сплошное расположение ветвей. Skaloud V., Kovacik A. сообщили о двух доминантных генах, контролирующих сплошное ветвление, и трех генах, взаимодействие рецессивных аллелей которых образует пальметовидное ветвление [2].

Ветвление по всему стеблю контролирует рецессивный аллель гена b [3]. Рецессивный аллель гена b1 определяет верхнее ветвление [1], а гена b2 нижнее ветвление [4]. Также было доложено о существовании двух, а потом и семи генов, обуславливающих в рецессивном гомозиготном состоянии ветвление по всему стеблю [5].

Нижнее ветвление изучали Гаврилова В.А. и Анисимова И.Н. [6]; в линии ВИР130 было установлено, что наследование этого признака обусловлено тремя доминантными генами. В то же время Ненов Н. и Цветкова Т. представили результаты, где этот тип ветвления был обусловлен одним рецессивным геном. В наших исследованиях было неоднократно найдено такое проявление ветвления в разных линиях, в том числе и линия ВИР130 [7]. Sandy et al [9] доложили о серии из 8 рецессивных аллелей, обуславливающих ветвление, проявление которых отличалось количеством, длиной и углом положения на стебле боковых побегов. Коллекция Института масличных культур НААН имеет много линий с разными типами ветвления.

Целью наших исследований было изучить генетическое разнообразие и установить наследование признака ветвления в коллекции линий

подсолнечника Института масличных культур НААН.

Материалы и методы

Коллекция линий подсолнечника в лаборатории генетики и генетических ресурсов Института масличных культур НААН составляет 503 образца. Среди них есть линии с разными типами ветвления. При описании образцов нами были выделены такие типы: верхнее ветвление к сплошному – ветви которого при разреженном посеве распространяются практически по всему стеблю; нижнее ветвление, наблюдающееся в нижних двух–пяти пазухах листьев; и сплошное ветвление, среди которого наблюдалось ветвление разной мощности побегов. В результате предварительной оценки было разделено коллекцию на 37 линий с верхним и сплошным ветвлением и 10 линий с нижним ветвлением. Эти линии и были использованы как материал для изучения генетики признака ветвления.

Опыты проводили в 2005–2016 гг. Линии высевались вручную на опытных полях Института масличных культур при густоте 40 тыс/га. Выращивание осуществлялось по классической технологии. Растения изолировали, кастрировали и опыляли вручную [10]. Анализировали проявление признака у родительских компонентов, гибридов первого и второго поколений. Статистическую достоверность полученных расщеплений подтверждали расчетом критерия соответствия Пирсона [11].

Результаты и обсуждение

Морфологическое описание признака ветвления проводилось во все годы изучения. Обобщая полученные наблюдения, можно сказать, что признак верхнего ветвления при достаточно хороших условиях выращивания и маленькой густоте посева проявляется боковыми побегами по всей длине стебля, обычно кроме самых нижних пазух листьев. Для этих линий характерно отсутствие боковых побегов в пазухе самого верхнего листа. К таковым линиям были отнесены 37 из изученных. Все они были скрещены с неветвистыми линиями. В результате полученные гибриды первого поколения были двух типов: с ветвями и без них. Те комбинации скрещиваний с 25 из 37 линий, где наблюдалось отсутствие ветвления у гибридов первого поколения, при анализе второго поколения показали его расщепление на два класса в соотношении 3 неветвистых к 1 ветвистому. Это

доказывает существование одного гена, рецессивный аллель которого обуславливает верхнее ветвление или даже сплошное расположение боковых побегов на растении. Была проведена идентификация изучаемых линий с признаком верхнего ветвления между собой. В общей сложности было изучено 35 комбинаций между линиями в первом и втором поколении от скрещивания. Все проанализированные потомства показали наличие ветвления у всех растений первого и второго поколений. Полученный результат свидетельствует о присутствии только одного гена, обуславливающего этот признак в группе из 25 линий. Вероятнее всего, это ген, называемый b_1 , так как часть из изученных линий использовалась в селекции производственных гибридов или была от них получена.

Часть образцов коллекции, состоящая из 12 линий, показала при скрещивании с неветвистыми линиями проявление признака ветвления в гибридах первого поколения. Линии APS24, APS30, InK103, BK516, APS42, InK439, In355111 в скрещивании с неветвистыми линиями во втором поколении потомков показали преобладание ветвистых растений над неветвистыми в соотношении 3:1, что свидетельствует о моногенном доминантном типе наследования ветвления в этих образцах. Сообразно с опубликованными литературными данными, мы обозначаем этот ген B_1 .

Морфологические наблюдения над самими ветвистыми линиями и их расщеплениями показывают, что появление ветвей и боковых корзинок на самой верхушке растения в первой пазухе листьев встречается только в группе линий с доминантным типом наследования.

Отдельно по морфотипу ветвления следует выделить линию InK630. Она имела мощные боковые побеги в нижней части растения с их уменьшением и ослаблению кверху, в то время как в остальных линиях наблюдалось обратное явление и в загущенных посевах внизу растения побегов практически не образовывалось или они были очень слабыми.

Линии InK235, APS49 и APS56 в скрещиваниях с неветвистыми линиями показали расщепление по нескольким моделям: 3:1, 15:1, 63:1. Полученные результаты свидетельствуют о существовании еще как минимум двух доминантных генов, обуславливающих верхнее до сплошного ветвление.

Были проведены попарные скрещивания между линиями с доминантным типом ветвле-

ния: InK439, AN70029Rf, InK235, APS 56, InK103. В результате в потомствах от расщепления второго поколения не обнаружено растений без ветвления в выборке не менее 600 растений. Это позволяет нам утверждать наличие единой генетической системы контроля признака.

Было проведено несколько скрещиваний линий, обладающих ветвлением, обусловлен-

ным доминантными аллелями и рецессивными аллелями другого гена между собой: InK235 (доминантное) x In7034 (рецессивное), InK630 (доминантное) x In7034 (рецессивное), APS 56 (доминантное) x L3138 (рецессивное). Гибриды первого поколения от скрещивания имели признак ветвления. Во втором поколении было получено расщепление. Результаты представлены в таблице 1.

Таблица 1. Наследование признака верхнего и сплошного ветвления в комбинациях с двумя ветвистыми родителями (2009–2017 гг.)

Комбинация скрещивания	Фенотипические классы в F ₂		Всего	Ожидаемое отношение	χ^2
	ветвление	без ветвления			
APS56 x L3138	121	12	136	229:27	0,32
InK235 x In7034	171	22	193	55:9	1,13
InK630 x In7034	172	48	220	13:3	1,36

Примечание. $\chi^2_{0,5(k=1)}=3,84$.

В таблице представлены ожидаемые отношения, рассчитанные при моно-, ди- и тригенном контроле признака ветвления доминантным аллелем одного и одним рецессивным аллелем другого независимого гена. Полученные расщепления удовлетворяют эти условия. Также, эти расщепления удовлетворяют другие соотношения в расщеплении: InK630 x In7034 соотношение – 3:1, InK235 x In7034 соотношение – 229:27, а APS56 x L3138 соотношение – 55:9. Поэтому полученные результаты могут свидетельствовать только о наличии как минимум двух генетических систем наследования признака верхнего и сплошного ветвления, которое обусловлено в одной системе доминантными аллелями, а во второй рецессивным состоянием аллеля.

Морфологическое проявление особенностей ветвления в виде больших, маленьких, многопорядковых, расположенных под разным углом к стеблю побегов, как оказалось, мало что говорит о наследовании признака ветвления и обусловлено двумя генетическими системами: одна из которых обуславливает появление боковых побегов в рецессивном состоянии гена, а вторая в доминантном состоянии другого гена.

Существенно отличительным является только ветвление исключительно в нижней части стебля, которое выделено в отдельную группу.

У растений этих линий наблюдалось развитие боковых побегов в нижней части стебля (обычно это были два побега и растение напоминало трезубец), иногда наблюдалось наличие

одного побега или нескольких более тонких и неразвитых. В группу линий с таким нижним ветвлением были отнесены такие линии: I2K2218, LD156, LD835, ВИР130, КГ13, КГ16, LD72/3, Z1064, InLD1240. Они были скрещены с однокорзиночными не ветвистыми линиями для установления наследования.

Во всех комбинациях скрещивания растения первого поколения не имели ветвления, а во втором наблюдалось расщепление. В семи комбинациях скрещивания BA1 x Z1064, ЛВО7 x Z1064, BA1 x InLD1240, ЛВО7 x КГ13, LD835 x BK475, КГ13 x SL2966, ВИР130 x MB4 растения разделились в соотношении 3:1 на однокорзиночные и ветвистые. Это свидетельствует о моногенном рецессивном наследовании признака нижнего ветвления в линиях InLD1240, Z1064, LD835, КГ13, ВИР130.

Одновременно была проведена идентификация изучаемого типа ветвления: получены гибриды ВИР130 x КГ13, КГ13 x Z1064. Гибриды первого и второго поколения имели нижнее ветвление у всех растений, что свидетельствует о идентичности генетического контроля этого признака. Чтобы не создавать дополнительных названий, мы этот ген продолжим называть b2.

Линии LD72/3, LD156 и КГ16 в проявлении своего ветвления не имели четко выраженных двух нижних боковых ветвей; чаще всего наблюдалось их больше двух и менее ярко выраженных с корзинками значительно меньшего диаметра, чем в предыдущих пяти линиях. Результаты их скрещивания с однокорзиночны-

ми линиями и расщепления потомков второго поколения соответствуют 15 неветвистых: 1 ветвистый, что соответствует контролю признака рецессивными аллелями двух генов.

Для уточнения наследования признаков нижнего ветвления были проведены идентифицирующие скрещивания между разными группами линий с нижним ветвлением – тех, что имели моногенное и дигенное наследования признаков между собой. Гибриды первого поколения от скрещиваний ВИР130 x LD156, КГ16 x ВИР130, КГ13 x I2K2218, I2K2218 x ВИР130 не

имели ветвления. Комбинация скрещивания КГ16 x ВИР130 показала расщепление во втором поколении на 85 неветвистых и 47 растений с нижним ветвлением. Нами было проверено такие гипотезы: определения признака одним геном в рецессивном аллельном состоянии – 3:1 $\chi^2=7,92$; определения признака рецессивными аллелями двух независимых генов 9:7 $\chi^2=3,55$ и модель, объединяющая доказанное выше наследование, а именно двухгенное 15:1 и моногенное рецессивное 1:3. Последняя модель представлена в виде трехгенной модели в таблице 2.

Таблица 2. Идентификация нижнего типа ветвления

Родители	КГ16 нижнее ветвление	ВИР 130 нижнее ветвление
	B2B2 b3b3b4 b 4	b2b2B3B3B4B4
F1	B2B2b3b3b4b4 не ветвистый	
F2	B2-B3-B4- не ветвистые 27	b2b2B3-B4- ветвистый 9
	B2-B3-b4b4 не ветвистые 9	b2b2B3-b4b4 ветвистый 3
	B2- b3b3B4- не ветвистые 9	b2b2b3b3B4- ветвистый 3
	B2-b3b3b4b4 ветвистые 3	b2b2b3b3b4b4- ветвистый 1
Итого теоретически	45 не ветвистых	19 ветвистых
Практически	85 не ветвистых	47 ветвистых

Примечание. $\chi^2=2,21 < \chi^2_{0.5(k=1)}=3,84$.

Согласно модели, были получены во втором поколении два класса растений. Для образования нижнего ветвления необходимо либо рецессивное гомозиготное состояние гена b2, либо двойное рецессивное состояние еще двух генов, которые мы обозначили в продолжении b3 и b4.

Для установления взаимодействия генов, определяющих верхнее и нижнее ветвление, мы провели ряд скрещиваний линий, обладающих нижним ветвлением с линиями, имеющими верхнее ветвление. В комбинациях скрещивания: КГ13 (нижнее) x LG3 (верхнее рецессивное), LD72/3 (нижнее) x НАР7 (верхнее рецессивное), НАР7 (верхнее рецессивное) x I2K2218 (нижнее), КГ13 (нижнее) x In7034 (верхнее рецессивное) в гибридах первого поколения наблюдалось отсутствие ветвления, а во втором поколении расщепление в соотношении 9:3:3:1, что соответствует отличию этих пар линий по двум независимым генам. Рецессивные аллели одного из них обуславливают нижнее ветвление, рецессивные аллели другого верхнее ветвление, а рецессивная гомозигота по обоим генам обуславливает появление сплошного ветвления.

Скрещивания с участием линий АН70029Rf и InK235, ветвление которых обу-

словлено доминантным аллелем гена, с линиями с нижним ветвлением в первом поколении показало доминирование признака верхнего ветвления. Во втором поколении появился класс растений со сплошным ветвлением, а класс растений с нижним ветвлением был в меньшинстве. Полученное расщепление 9:3:3:1 свидетельствует о наличии одного гена, доминантный аллель которого обуславливает наличие верхнего ветвления, а рецессивный – отсутствие верхнего ветвления. Доминантное аллельное состояние второго гена обуславливает появление сплошного ветвления при доминантном аллеле первого гена. Наличие же в обоих генах рецессивных аллелей в гомозиготе обуславливает появление нижнего ветвления.

Обобщая полученные результаты исследований, мы представили схему наследования признака в нашей коллекции в таблице 3.

В общем подсчете в нашей коллекции обнаружено четыре гена, рецессивные аллели которых обуславливают ветвление, и три гена, доминантные аллели которых обуславливают ветвление. Полученные данные вписываются в предложенные типы наследования другими учеными и представленные во введении, кроме исследований Гавриловой В.А. и Анисимо-

вой И.Н. [6] в обнаружении нескольких доминантных генов, обуславливающих нижнее ветвление. Наличие большего количества генов, обуславливающих в рецессивном гомозиготном состоянии ветвление по всему стеблю. Предло-

женное Sandu I. et al [9] не противоречит предложенной схеме наследования. Возможно, расширение изученных образцов добавит и новые гены.

Таблица 3. Схема генотипов признака ветвления в коллекции Института масличных культур НААН

Названия линий	Генотип	Фенотип
M30, In7034, ЗЛ678В, RHA274, InK87, Л2563, RHA297, InK1724, M19, APS35, Л3138, ЗЛ2554, Л2094/13, InK561-2, Л2544, КГ49, ВИР369, КЛВ80/1, ВК580, НАР7, НА298	bb bnbn bmbm b1b1 B2B2 B3B3 B4B4	Верхнее ветвление до сплошного
InK439, АН70029Rf, InK103	BB bnbn bmbm B1B1 B2B2 B3B3 B4B4	Верхнее ветвление до сплошного
InK235, APS49	BB BnBn bmbm B1B1 B2B2 B3B3 B4B4	Верхнее ветвление до сплошного
APS 56	BB BnBn BmBm B1B1 B2B2 B3B3 B4B4	Верхнее ветвление до сплошного
InLD1240, Z1064, LD835, КГ13, ВИР130	bb bnbn bmb B1B1 b2b2 B3B3 B4B4	Нижнее ветвление
LD72/3, LD156, КГ16	bb bnbn bmb B1B1 B2B2 b3b3 b4b4	Нижнее ветвление

Выводы

В 25 линиях установлено моногенный рецессивный контроль признака верхнего ветвления (до сплошного). В 9 линиях коллекции признак сплошного ветвления обусловлен доминантным аллелем гена. В линиях InK235, APS49 установлено наличие двух генов, доминантные аллели которых обуславливают признак сплошного ветвления. В линии APS 56 признак сплошного ветвления контролируется доминантными аллелями трех генов.

Нижнее ветвление представлено 10 ли-

ниями, среди которых можно выделить два типа наследования. У линий InLD1240, Z1064, LD835, КГ13, ВИР130 признак нижнего ветвления обусловлен рецессивной гомозиготой одного гена b2. В линиях LD72/3, LD156, КГ16, I2K2218 признак нижнего ветвления обусловлен рецессивной гомозиготой по двум генам b3 и b4.

Всего в нашей коллекции обнаружено четыре гена, рецессивные аллели которых обуславливают ветвление, и три гена, доминантные аллели которых обуславливают ветвление.

Литература

- Hockett E.A., Knowles P.F. Inheritance of Branching in Sunflowers, *Helianthus annuus* L. *Crop science*. 1970. № 10. P. 432–436.
- Skaloud V., Kovacik A. Survey on inheritance of sunflower characters which are conditioned by a small number of genes. *Proceedings of the 8-th International sunflower conference*. 1978. P. 490–496.
- Putt E.D. Recessive branching in sunflower. *Crop Sci*. 1964. № 4. P. 444–445.
- Демури Я.Н., Толмачев В.В. Наследование некоторых маркерных признаков подсолнечника. *Вопросы прикладной физиологии и генетики масличных культур*. Краснодар, 1986. С. 14–19.
- Гаврилова В.А., Анисимова И.Н. Генетика растений. Подсолнечник. Санкт-Петербург: ВИР, 2003. 209 с.
- Ведмедева Е.В. Изучение генетики признака ветвления в коллекциях подсолнечника. *Научно-технический бюллетень ИОК*. 2007. Вып. 12. С. 3–28.
- Sandu I., Păcureanu-Joita M., Marinescu A. Genetic control of branching types in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Proc. 2nd Balkan Symposium on Field Crops* (Novi Sad, 16–20 June 1998). Yugoslavia, 1998. P. 357–359.
- Плотников А.И. Биология цветения подсолнечника. *Подсолнечник*. Краснодар, 1940. С. 44–87.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Высшая школа, 1978. 448 с.

References

1. Hockett E.A., Knowles P.F. Inheritance of Branching in Sunflowers, *Helianthus annuus* L. *Crop science*. 1970. № 10. P. 432–436.
2. Skaloud V., Kovacik A. Survey on inheritance of sunflower characters which are conditioned by a small number of genes. *Proceedings of the 8-th International sunflower conference*. 1978. P. 490–496.
3. Putt E.D. Recessive branching in sunflower. *Crop Sci*. 1964. № 4. P. 444–445.
4. Demurin Ya., Tolmachev B., Inheritance of some marker traits of sunflower. *Bopr. prikl. fiziol. i gen. masl. kultur*. Krasnodar. 1986. S. 14–19. (In Russian)
5. Gavrilova V.A., Anisnova I.N. Sunflower. Sanct Petersburg: VIR, 2003. P. 209. (In Russian)
6. Vedmedeva K.V. The study of the genetics of the branching feature in sunflower collections. *Naukovo-tekhnichnyi biulleten' IOK*. 2007. Vyp. 12. S. 3–28. (In Russian)
7. Sandu I., Păcureanu-Joita M., Marinescu A. Genetic control of branching types in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Proc. 2nd Balkan Symposium on Field Crops* (Novi Sad, 16–20 June 1998). Yugoslavia, 1998. P. 357–359.
8. Plotnykov A.Y. Biology of sunflower bloom. *Sunflower*. Krasnodar, 1940. S. 44–87. (In Russian)
9. Rokytский P.F. Introduction to statistical genetics. Minsk: Vysshaia shkola, 1978. 448 s. (In Russian)

VEDMEDEVA K.V.

Institute of Oilseed Crops of the National Academy of Agricultural Sciences, Ukraine, 70417, Zaporozhye region, Solnechny vil., Institutska str., 1, e-mail: vedmedeva.katerina@gmail.com

INHERITANCE OF BRANCHING IN SUNFLOWER (*HELIANTHUS ANNUUS* L.)

Aim. The purpose of our research was to study genetic diversity and establish the inheritance of the branching trait in the collection of sunflower lines of the Institute of Oilseeds of the National Academy of Sciences. **Methods.** 47 lines were used as a material for studying the genetics of the branching feature. Methods of crossing with pre-castration, self-pollination and analysis of offspring were used. **Results.** In 25 lines, a monogenic recessive control of the trait of the upper branching to the continuous branch was established. In 9 lines of the collection, the sign of continuous branching is due to the dominant allele of the gene. In two lines, the presence of two genes of the dominant alleles of which cause the sign of continuous branching is established. In 1 lines, the trait of continuous branching is controlled by the dominant alleles of the three genes. In 5 lines, the sign of the basal branch is due to the recessive homozygote of one gene b2. In 4 lines, the trait of the basal branch is due to the recessive homozygote for the two genes b3 and b4. **Conclusions.** In total, four genes are found in our collection, recessive alleles of which cause branching and three genes whose dominant alleles cause branching.

Keywords: genetics, sunflower, branching, gene, inheritance.

ВЕДМЕДЕВА К.В.

Інститут олійних культур Національної академії аграрних наук України, Україна, 70417, Запорізька обл., Запорізький р-н, сел. Сонячне, вул. Інститутська, 1, e-mail: vedmedeva.katerina@gmail.com

УСПАДКУВАННЯ ОЗНАКИ ГІЛКУВАННЯ В КОЛЕКЦІЇ СОНЯШНИКУ (*HELIANTHUS ANNUUS* L.)

Мета. Метою наших досліджень було вивчити генетичну різноманітність і встановити успадкування ознаки гілкування в колекції ліній соняшнику Інституту олійних культур НААН. **Методу.** 47 ліній були використані як матеріал для вивчення генетики ознаки гілкування. Використовували методи схрещування з попередньою кастрацією, самозапилення і аналізу нащадків. **Результати.** У 25 лініях встановлено моногенний рецесивний контроль ознаки верхнього гілкування до суцільного. У 9 лініях колекції ознака суцільного гілкування обумовлена домінантним алелем гена. У 2 лініях встановлено наявність двох генів домінантні алелі яких обумовлюють ознаку суцільного гілкування. В 1 лінії ознака суцільного гілкування контролюється домінантними алелями трьох генів. У 5 ліній ознака нижнього розгалуження обумовлений рецесивної гомозиготою одного гена b2. В 4 лініях ознака гілкування обумовлена рецесивною гомозиготою за двома генами b3 і b4. **Висновки.** Всього в нашій колекції виявлено чотири гени, рецесивні алелі яких обумовлюють гілкування і три гена домінантні алелі яких обумовлюють гілкування.

Ключові слова: генетика, соняшник, гілкування, ген, успадкування.