

УДК 633.854.78:631.524.01

ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ЗАБАРВЛЕННЯ ГІПОДЕРМИ В ОПЛОДНІ СІМ'ЯНОК СОНЯШНИКУ

Н. А. ПОЛЯКОВА

Інститут олійних культур НААН України
Україна, 70417, Запорізька обл., Запорізький р-н, с. Сонячне, вул. Інститутська, 1
e-mail: nadya15g@yandex.ua

Мета. встановити генетичний контроль пігментації гіподерми у 17 ліній соняшнику. **Методи.** Використовували методику польового експерименту, методи генетичного аналізу якісних ознак. **Результати.** Визначено, що у ліній InK630 та InK85 біле забарвлення гіподерми успадковується моногенно домінантно по відношенню до коричневої гіподерми ліній MV4, MV8; жовтий відтінок гіподерми у ліній K103, APS56 успадковується моногенно домінантно по відношенню до коричневої пігментації ліній GK454 та M19, а жовтий відтінок гіподерми у ліній I2K2218 моногенно домінує над білим забарвленням гіподерми лінії InK630. **Висновки.** Забарвлення гіподерми контролюється одним геном, який має три алелі. Пропонуємо умовно позначати алель жовтого відтінку гіподерми, що вперше описаний нами, як $Hур_{жв}$. Встановлено, що лінії MV4, MV8, Л2094-13, КР-2, Л2544, НА300Б, Х2111Б, ЗЛ44Б є донорами коричневої пігментації гіподерми, а лінія InK85 — білої гіподерми.

Ключові слова: соняшник, оплодень, гіподерма, панцирний шар, успадкування забарвлення.

Вступ. Оплодень насіння соняшнику складається із трьох шарів: епідермісу, гіподерми та панцирного шару [1]. За даними Безбородової Т. П. гіподермальна паренхіма розташована під епідермісом в 3–4 ряди, має щільно з'єднані між собою прямокутні клітини бурого забарвлення [2]. Фурсова А. К. описує, що гіподерма редукована до одного-двох шарів клітин коричневого кольору, що майже зливаються з шаром фітомеланіну [3]. Перестова Т. А. вважає, що гіподерма представляє собою темнозабарвлений шар з коричневим відтінком, а фітомеланін утворюється в результаті деструкції клітин гіподерми [4, 5]. Безрученко Н. З. стверджує, що у різних зразків форма та забарвлення клітин гіподерми неоднорідне. У деяких сортів соняшника в гіподермі міститься чорний пігмент, проте частіше клітини безбарвні [1]. Також гіподерма у своєму складі може мати внутрішньоклітинний пігмент червоно-фіолетового забарвлення — антоціан, інтенсивний прояв якого маскує пігментацію усіх структурних шарів [1, 6].

Щодо генетичного контролю пігментації гіподерми відомо, що на молекулярній карті був локалізований домінантний ген *Нур*, який визначає біле забарвлення цього шару [7, 8]. Пізніше Толмачов В. В. встановив, що забарвлення гіподерми контролюється геном з неповним домінуванням: алелі *НурНур* визначають біле забарвлення, *Нур $hур$* — світло-сіре, *hurhur* — темне [9].

Якісні ознаки насіння, в тому числі і забарвлення гіподерми, можуть бути використані при селекційних роботах для ідентифікації ліній та гібридів соняшнику. Проте інформація щодо пігментації гіподерми неоднозначна, даних по успадкуванню цієї ознаки недостатньо. Тому вивчення цього питання залишається актуальним.

Метою нашої роботи було вивчення характеру успадкування забарвлення гіподерми у ліній InK630, APS25, InK85, MV4, MV8, GK 454, I2K2218, K103, APS56, M19, Л2094-13, КГ32, КГ13, КР-2, Л2544, НА300Б, АН70029Rf враховуючи пігментацію панцирного шару в перикарпії.

Матеріали і методи

Матеріалом слугували 17 ліній з колекції соняшнику (*Helianthus annuus* L.) лабораторії генетичних ресурсів та селекції високоолеїнового та кондитерського соняшнику ІОК НААН України. При проведенні дослідів враховували різницю у забарвленні гіподерми та наявність панцирного шару в вихідних лініях. Лінія InK630 характеризувалася білою гіподермою та відсутністю панцирного шару. Лінії I2K2218, K103, APS56 також не мали фітомеланіну в оплодні, проте їх гіподерма була з жовтим відтінком. Сім'янки зразків APS25, KГ32, KГ13, AN70029Rf мали коричневу гіподерму та характеризувались відсутністю панцирного шару. У лінії InK85, MV4, MV8, GK454, M19, Л2094-13, KP-2, Л2544, HA300Б спостерігався панцирний шар в оплодні, тому забарвлення гіподерми цих ліній визначалося при аналізі оплодню сім'янок другого покоління. Досліди проводили в польових умовах. Насіння висівали дворядковими ділянками, що відповідали схемі посіву 70 × 70 см, в кожному рядку 10 гнізд.

Схрещування проводили із застосуванням ручної кастрації квіток з подальшим запиленням пилком іншої рослини за загальноприйнятими методами. Для одержання насіння F₂ гібридні рослини перед цвітінням індивідуально ізолювали і примусово самозапилювали. Аналізували забарвлення оплодню першого покоління. Потомство F₂ від самозапилення однієї рослини

висівали окремою ділянкою. При повному дозріванні відбирали по три сім'янки з кожної рослини. Аналіз розщеплень за ознакою забарвлення перикарпію другого покоління проводили за методикою Тихомирової М. М. [10]. Виділення фенотипових класів в F₂ здійснювалося візуально і з використанням мікроскопії. Відповідність фактичного розщеплення теоретично очікуваному проводили за допомогою критерію χ^2 [11].

Результати та обговорення

У попередніх роботах нами досліджено успадкування ознак пігментації епідермісу, наявність панцирного шару в оплодні насіння [12, 13]. Також було встановлено генетичний контроль антоціанового забарвлення гіподерми і розпочато вивчення успадкування інших її пігментацій [14, 13]. Після анатомічних досліджень та аналізу більшої кількості генотипів нами встановлено, що гіподерма, яка раніше описана нами як світло-сіра, має коричневе забарвлення [13].

Вивчені нами зразки відрізнялись не лише пігментацією гіподерми, а й наявністю панцирного шару в оплодні. Через те, що у насінні з панцирним шаром складно визначити коричневу гіподерму перед темним шаром фітомеланіну та відрізнити жовтий відтінок гіподерми від білого, проведено аналіз всіх фенотипових класів оплодню насіння у F₂ (табл. 1, 2).

Таблиця 1. Успадкування ознак білого та коричневого забарвлення гіподерми

| Комбінація скрещування | Фенотип P ₁ | Фенотип P ₂ | Фенотип F ₁ | Розщеплення F ₂ по пігментації оплодню | | | | Модель розщеплення | χ^2 |
|------------------------|---------------------------------|-------------------------------|--------------------------|---|---------------------|----------------|---------------------|--------------------|----------|
| | | | | панцирні | | непанцирні | | | |
| | | | | біла гіподерма | коричнева гіподерма | біла гіподерма | коричнева гіподерма | | |
| InK630 × MV4 | біла гіподерма, непанцирні | коричнева гіподерма, панцирні | біла гіподерма, панцирні | 136 | 49 | 66 | 13 | 9:3:3:1 | 7,3 |
| APS25 × InK85 | коричнева гіподерма, непанцирні | біла гіподерма, панцирні | біла гіподерма, панцирні | 131 | 51 | 50 | 9 | 9:3:3:1 | 3,85 |
| MV8 × InK630 | коричнева гіподерма, панцирні | біла гіподерма, непанцирні | біла гіподерма, панцирні | 28 | 15 | 15 | 4 | 9:3:3:1 | 3,32 |

Примітка: $\chi^2_{0,05/df} = 3/1 = 7,82$.

Лінія InK630 характеризувалась відсутністю панцирного шару та білим забарвленням гіподерми оплодню. Лінія MV4 мала коричневу пігментацію гіподерми та фітомеланін. Гібрид,

отриманий від їх схрещування характеризувався домінуванням білої пігментації гіподерми над коричневою, та наявністю панцирного шару над відсутністю. В F₂ виділено чотири фенотипові

класи у співвідношенні 9 : 3 : 3 : 1. Подібні результати отримані у схрещуваннях APS25 × InK85 та MV8 × InK630. Насіння, що відносилось до третього і четвертого фенотипових класів не мало панцирного шару. Це дало можливість визначити наявність коричневої гіподерми у четвертому класі, що доводить її присутність у лінії MV4 та MV8. Біла гіподерма у третьому класі визначає її присутність в оплодні сім'янки у лінії InK85. Встановлено моногенне домінантне успадкування білого забарвлення гіподерми та наявності панцирного шару. Ці дві ознаки успадковуються незалежно одна від одної.

Нами виділено лінії I2K2238, K103 та APS56, які мають гіподерму з жовтим відтінком.

До проведення анатомічних досліджень перикарпію вона описана нами як біла [15, 13].

При схрещуванні InK630 × I2K2238 оплодень насіння F₁ у всіх рослинах характеризувався жовтим відтінком гіподерми. В другому поколінні спостерігали розщеплення на два фенотипові класи у співвідношенні 3 : 1 : 90 рослин мали жовтий відтінок гіподерми перикарпію, 39 — білу гіподерму ($\chi^2 = 1,88 < \chi^2_{0,05}/df = 2/ = 3,84$). Жовтий відтінок гіподерми успадковується моногенно домінантно по відношенню до білого забарвлення.

Для встановлення характеру успадкування жовтого відтінку гіподерми по відношенню до коричневої проведено генетичний аналіз, результати якого представлені у таблиці 2.

Таблиця 2. Успадкування ознак жовтого відтінку та коричневої пігментації гіподерми

| Комбінація схрещування | Фенотип P ₁ | Фенотип P ₂ | Фенотип F ₁ | Розщеплення F ₂ по пігментації оплодно | | | | Модель розщеплення | χ^2 |
|------------------------|-------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|---|---------------------|-----------------|---------------------|--------------------|----------|
| | | | | панцирні | | непанцирні | | | |
| | | | | жовтий відтінок | коричнева гіподерма | жовтий відтінок | коричнева гіподерма | | |
| GK454 × K103 | коричнева гіподерма, панцирні | жовтий відтінок гіподерми, непанцирні | жовтий відтінок гіподерми, панцирні | 61 | 22 | 25 | 13 | 9:3:3:1 | 4,9 |
| M19 × APS56 | коричнева гіподерма, панцирні | жовтий відтінок гіподерми, непанцирні | жовтий відтінок гіподерми, панцирні | 57 | 19 | 19 | 6 | 9:3:3:1 | 3,82 |

Примітка: $\chi^2_{0,05}/df = 3/ = 7,82$.

Гібриди, отримані від схрещування GK454 × K103 та M19 × APS56 мали оплодень з жовтим відтінком гіподерми, який домінував над коричневим забарвленням. Наявність панцирного шару домінувала над відсутністю. У F₂ виділено чотири класи у співвідношенні 9 : 3 : 3 : 1. Коричнєве забарвлення гіподерми у непанцирного насіння підтверджує його наявність у лінії GK454 та M19. Таким чином жовтий відтінок гіподерми моногенно домінує над коричневою пігментацією. Ознаки забарвлення гіподерми та панцирності успадковуються незалежно.

Для підтвердження ідентичної пігментації гіподерми у рослин з панцирним і непанцирним насінням були проведені схрещування KГ32 × Л2094-13, KГ13 × КР-2, Л2544 × KГ13, НА300Б × АН70029Rf, Х2111Б × I2K1962-1, ЗЛ44Б × АН70029Rf.

У лінії KГ32, KГ13, АН70029Rf, I2K1962-1 насіння характеризувалось коричневою пігментацією гіподерми та відсутністю панцирного шару. Лінії Л2094-13, КР-2, Л2544, НА300Б,

Х2111Б, ЗЛ44Б мали фітомеланін в оплодні. У всіх гібридів F₁ наявність панцирного шару домінувала над відсутністю. У другому поколінні спостерігали розщеплення на два фенотипові класи у співвідношенні 3 : 1.

Через те, що в F₂ спостерігалась відмінність лише за ознакою панцирності, можна зробити висновок, що забарвлення гіподерми у даних ліній були однакові. Разом з тим, у всіх комбінаціях схрещування ознака наявності панцирного шару успадковувалась моногенно домінантно.

Виходячи з отриманих даних, в вивчених нами зразках, забарвлення гіподерми контролюється одним геном, який має три алелі. Відомо, що Leon A. J. описав домінантний ген *Hyp*, який контролює біле забарвлення гіподерми, а Толмачов В. В. вказував на неповне домінування білої гіподерми (*HypHyp*) над темною (*hyhyp*) [7–9]. Тому ми пропонуємо умовно позначати алель білої гіподерми як *Hyp*, корич-

невої — *hup*, а алель жовтого відтінку гіподерми, що вперше описаний нами, як *Hup_{yw}*.

Висновки

Встановлено моногенне домінантне успадкування білого забарвлення гіподерми у лінії InK630 та InK85 по відношенню до коричневої гіподерми у лінії MV4, MV8, моногенне домінантне успадкування жовтого відтінку гіподерми у лінії K103, APS56 по відношенню до коричневої пігментації у лінії GK454 та M19, моногенне домінування жовтого відтінку гіподерми у лінії I2K2218 над білим забарвленням гіподерми у лінії InK630. Забарвлення гіподерми контролюється одним геном, який має три алелі. Пропонуємо умовно позначати алель жовтого відтінку гіподерми, що вперше описаний нами, як *Hup_{yw}*. Встановлено, що лінії MV4, MV8, L2094-13, KR-2, L2544, HA300B, X2111B, ZL44B є донорами коричневої пігментації гіподерми, а лінія InK85 — білої гіподерми. Ознаки забарвлення гіподерми та панцирний шар в оплодні успадковуються незалежно одна від одної та контролюються двома окремими генами.

Перелік літератури

1. Безрученко Н. З. Морфолого-анатомическое исследование семян подсолнечника *Helianthus annuus* L. // Сборник научно-исследовательских работ VII. — 1939. — С. 3–37.
2. Безбородова Т. П. Морфолого-анатомическое строение семян подсолнечника как показатель их производственной оценки : Автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук. — Ростов-на-Дону. — 1965. — 20 с.
3. Фурсова А. К. Биология семяобразования подсолнечника. — Харьков : Харьк. гос. аграр. ун-т., 1993. — 199 с.
4. Перестова Т. А. Морфологические и анатомические особенности плода видов рода *Helianthus* // Материалы VII Международной конференции по подсолнечнику. — 1978. — С. 391–396.
5. Перестова Т. А. О развитии околоплодника и фитомеланинового слоя семян *H. annuus* L. // Бюллетень научно-технической информации по масличным культурам. — 1970. — С. 14–21.
6. Putt E. D. Histological observations on the location of pigments in the akene wall of the sunflower // Science Agricultural. — 1944. — Vol. 25. — P. 185–188.
7. Leon A. J., Barry S. T., Rufener G. K. et al. Oil Producing Sunflower and Production Thereof. — U.S. Patent 5,476,524, December 19, 1995.
8. Leon A. J., Lee M., Rufener G. K. et al. Genetic Mapping of a Locus (hyp) Affecting Seed Hypodermis Color in Sunflower // Crop Science. — 1996. — Vol. 36. — P. 1666–1668.
9. Толмачев В. В. Генетический контроль пигментации семян подсолнечника и его использование в селекции // Научно-технический бюллетень, ВНИИМК. — 2005. — Выпуск 1 (132). — С. 24–30.

10. Тихомирова М. М. Генетический анализ. — Л. : Издательство ЛГУ. — 1990. — 280 с.
11. Лакин Г. Ф. Биометрия : Учеб. пособие для биол. спец. ВУЗов. — М. : Высшая школа, 1990. — 352 с.
12. Гороховец Н. А., Ведмедева Е. В. Наследование пигментации эпидермиса у семян подсолнечника // Цитология и генетика. — 2016. — Т. 5, № 2. — С. 44–49.
13. Гороховец Н. А., Ведмедева Е. В. Наследование панцирного слоя и окраски гиподермы в перикарпии подсолнечника // Вісник ХНУ. — 2013. — Вип. 18 (№ 1079). — С. 71–75.
14. Poliakova N. A., Vedmedeva E. V. Inheritance of Anthocyanin Coloration Trait in Pericarp of Sunflower Seeds [Електронний ресурс]. — HELIA. — 2016. [https://www.degruyter.com/view/j/helia.ahead-of-print/helia-2016-0005/helia-2016-0005.xml]
15. Гороховец Н. А., Ведмедева Е. В., Лях В. А. Разнообразие типов окрасок семян подсолнечника *Helianthus annuus* L. // Актуальні питання біології, екології та хімії. — 2013. — Т. 6, № 2. — С. 17–26.

Представлена Лялько І. І., Дубровною О. В.
Надійшла 18.09.2016

GENETIC CONTROL OF HYPODERMIS COLOR IN PERICARP OF SUNFLOWER SEEDS

N. A. Poliakova

Institute of oilseed crops NAAS of Ukraine
Ukraine, 70417, Zaporizhia obl. Zaporizhia raion,
Sonyachne, Instytutska str., 1
e-mail: nadya15g@yandex.ua

Aim. To establish genetic control of hypodermis pigmentation in 17 sunflower lines. **Methods.** Field experiment methodology, and methods of genetic analysis of qualitative traits were used. **Results.** It was determined that in lines InK630 and InK85 white hypodermis coloration is inherited monogenic dominant in relation to brown hypodermis lines MV4 and MV8; yellow shade of hypodermis in lines K103 and APS56 is inherited monogenic dominant in relation to brown pigmentation lines GK454 and M19; and yellow shade of hypodermis in I2K2218 line is monogenic dominant over hypodermis in white color line InK630. **Conclusions.** Hypodermis coloration is controlled by a single gene which has three alleles. We suggest designating allele of yellow shade of hypodermis, first described by us, as *Hup_{yw}*. It was established that lines MV4, MV8, L2094-13, KR-2, L2544, HA300B, H2111B, ZL44B are donors of brown hypodermis pigmentation, and line InK85 is donor of white hypodermis.

Keywords: sunflower, pericarp, hypodermis, testa layer, color inheritance.