

**ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ОЗНАКИ КАРЛИКОВОСТІ У ЛІНІЇ КОНОПЕЛЬ
(*CANNABIS SATIVA L.*) СОРТУ ГЛУХІВСЬКІ 58**

Міщенко С. В.

Дослідна станція луб'яних культур Інституту сільського господарства Північного Сходу НААН, Україна

Встановлено, що ознака карликовості у лінії конопель сорту Глухівські 58 (Вікторія) контролюється рецесивним геном та геном-супресором, які взаємодіють за типом рецесивного епістазу. Дана генетична схема успадкування є формальною, оскільки біохімічний механізм прояву карликовості у конопель не відомий.

Ключові слова: *Cannabis sativa L.*, карликова рослина, рецесивний ген, ген-супресор, рецесивний епістаз

Вступ. Для багатьох сільськогосподарських культур, особливо злакових, створення низькорослих (карликових) форм – досить актуальний і пріоритетний напрям селекції. Для конопель (*Cannabis sativa L.*) дана проблема є новою, вона викликана виробничими потребами у створенні сортів насінневого напрямку використання, а дослідження карликових мутантів має більше теоретичне значення.

Аналіз літературних даних і постановка проблеми. Фітогормони відіграють важливу функцію регуляції життя кожної рослини на всіх її етапах онтогенезу, від формування зародка насінини, включаючи її проростання, ріст, розвиток, плодоношення, і, нарешті, до старіння особини та відмирання [1, 2].

Фітогормон гіберелін належить до дитерпеноїдів складної будови. Гіберелін A_1 активує ріст стебла у висоту. Інші форми гіберелінів активують ріст стебла лише тому, що перетворюються у рослині в A_1 . У результаті штучної дії гібереліном можна отримати рослини-гіганти. У біосинтезі даних гормонів бере участь велика кількість ферментів, які кодуються певними генами. У випадку, коли мутації у цих генах порушують біосинтез A_1 , такі рослини стають карликовими [3]. Встановлено, що велика роль у створенні нових низькорослих (карликових) сортів зернових культур з міцним стеблом, стійкістю проти полягання та високою врожайністю належить саме мутації генів, відповідальних за передачу у рослині сигналу фітогормону гібереліну [3]. Навіть незначні зміни в молекулі A_1 приводять до втрати сполукою гормональної активності. Структура молекули повинна відповідати жорстким вимогам, щоб бути впізнаною своїм рецептором і утворений в результаті цього гормон-рецепторний комплекс передав би прийнятий сигнал далі, що у підсумку привело б до включення генів, експресія яких повинна забезпечити активацію росту стебла [3].

Карликові мутанти культурних рослин О. Н. Кулаєва [3] ділить на: 1) мутантів, карликовість яких долається при обробці гібереліном – це мутанти з перерваним процесом синтезу гіберелінів у результаті мутації одного з ферментів біосинтетичного шляху; 2) мутантів, карликовість яких не долається при дії на рослини гібереліну – це мутанти з порушенням в системі сприйняття і передачі гормонального сигналу.

Саме останній тип мутацій важливий для створення нових форм рослин. Гени, які кодують білки, що втратили повністю чи частково чутливість до гіберелінового сигналу і репресують включення гібереліном генетичних програм росту стебла, отримали назву генів карликовості [3].

Також доведено можливість виділення генів карликовості і введення їх у геном високорослих рослин у складі генетичних конструкцій [4, 5].

У конопель посівних також можливе вищеплення спадкових карликових форм

Н. Д. Мигаль, Е. И. Бородинна відмітили взаємозв'язок ознаки чоловічої стерильності з карликовістю рослин конопель у лінії ЮСО-1ЛЗ як наслідок плейотропної дії гена *ms* [6–8]. Зокрема, були виявлені ранньостиглі і пізньостиглі карлики, які відрізнялися між собою альтернативними ознаками. Авторами описано окремі їх морфологічні особливості, динаміку росту, формування ознак статі тощо. Ранньостиглі карлики, крім габітусу, відрізнялись від пізньостиглих відсутністю жіночих рослин і наявністю значного відсотка інтерсексів та безстатевих форм. Автори припускають, що ознака ранньостиглої карликовості детермінована рецесивною мутацією (нормально розвинені рослини мають генотип *NN* і *Nn*, карликові – *nn*), ознака пізньостиглості карликів обумовлена більш складною взаємодією генів. Карликові рослини мали високий ступінь загибелі в процесі онтогенезу.

Нами вперше у популяції сорту конопель Глухівські 58 (Вікторія) виявлено нову форму карликових рослин, які були пізньостиглими і не пов'язані з плейотропною дією генів чоловічої стерильності. Описано морфологічні, технологічні ознаки, особливості росту і розвитку, насінневої продуктивності, статевої структури та анатомічної будови поперечного зрізу стебла [9, 10].

Ознака карликовості виявилася спадковою, вона стійко проявлялася у потомстві окремих рослин, у самозапилених ліній до 3–4-го покоління, у внутрішньосортних та міжсортних гібридів. Було створено окрему лінію за даною ознакою.

Мета і задача дослідження – встановити генетичну природу карликовості конопель лінії сорту Глухівські 58.

Матеріали і методи. Дослідження проводили на експериментальній базі Дослідної станції луб'яних культур Інституту сільського господарства Північного Сходу НААН. Матеріалом слугували нормально розвинені рослини зі стабільних селекційних сімей і самозапилених ліній сорту однодомних конопель Глухівські 58, які не вищеплювали або вищеплювали найменшу кількість карликових особин та карлики з самозапилених ліній з високою їх часткою (рис. 1).



Рис. 1. Нормально розвинена за висотою і карликова рослина конопель

Було створено гібриди за схемою карликові рослини / нормально розвинені рослини в умовах вегетаційного будинку з використанням індивідуальних (з агроволокна) та групових (тканинно-плівкових) ізоляторів. Прослідковано успадкування ознак у F₁ та F₂, отриманому в результаті самозапилення гібридів F₁. При аналізі потомства гібридів використано методики [11, 12].

Облік карликових рослин починали з появи першого-другого справжнього листка (у дану фазу розвитку необхідна диференціація вже має місце) і завершували до бутонізації. Рання діагностика карликових особин потрібна тому, що їм притаманний високий ступінь загибелі на різних етапах онтогенезу і до біологічної стиглості таких рослин залишається менша кількість.

Обговорення результатів. Рослини F₁, отримані в результаті схрещування карликових особин з нормально розвиненими, були одноманітними за нормальною висотою. Таким чином, ознака “нормально розвинені рослини за висотою” є домінантною. Розщеплення за цією ознакою у F₂ не відповідало 3 : 1, а було 13 : 3, що свідчить про дигенний контроль даної ознаки (сума одиниць співвідношення: 13 + 3 = 16). Проведений гібридологічний аналіз F₂ та наші попередні дослідження про відсутність проміжного успадкування (досліджувана ознака успадковується по типу якісних) [13] дозволяють висунути гіпотезу про відмінності між батьківськими формами за двома генами, які взаємодіють за типом рецесивного епістазу.

Різниця між фактичним розщепленням і очікуваним теоретичним у співвідношенні 13 нормально розвинених : 3 карликових форм є достовірною у 11-ти гібридних комбінаціях з 13-ти (табл. 1).

Таблиця 1

Гібридологічний аналіз розщеплення F₂ на нормально розвинені і карликові рослини (13 : 3), 2012–2013 рр.

| № гібридної комбінації (ділянки) | Співвідношення нормально розвинені : карликові рослини | | χ^2 | P |
|----------------------------------|--|----------------|----------|-----------|
| | фактичне | очікуване | | |
| 178 | 251 : 64 | 255,9 : 59,1 | 0,500 | 0,25–0,50 |
| 179 | 117 : 24 | 114,6 : 26,4 | 0,268 | 0,50–0,75 |
| 180 | 140 : 39 | 145,4 : 33,6 | 1,068 | 0,25–0,50 |
| 163 | 204 : 45 | 202,3 : 46,7 | 0,076 | 0,75–0,95 |
| 164 | 160 : 40 | 162,5 : 37,5 | 0,205 | 0,50–0,75 |
| 165 | 132 : 29 | 130,8 : 30,2 | 0,059 | 0,75–0,95 |
| 166 | 123 : 28 | 122,7 : 28,3 | 0,004 | 0,95 |
| 167 | 108 : 24 | 107,2 : 24,8 | 0,032 | 0,95–0,99 |
| 168 | 344 : 87 | 350,2 : 80,8 | 0,586 | 0,25–0,50 |
| 584 | 46 : 2 | 39,0 : 9,0 | 6,700 | > 0,01 |
| 585 | 39 : 8 | 38,2 : 8,8 | 0,090 | 0,75–0,95 |
| 586 | 55 : 5 | 48,8 : 11,2 | 4,220 | 0,01–0,05 |
| 587 | 35 : 7 | 34,1 : 7,9 | 0,126 | 0,50–0,75 |
| Всього | 1754 : 402 | 1751,8 : 404,2 | 0,015 | 0,50–0,75 |

Примітка: $\chi^2_{0,05} = 3,84$.

Епістаз – тип взаємодії неалельних генів, при якому один ген здатен пригнічувати дію іншого. Ген, який пригнічує, називають епістатичним, а ген, дія якого пригнічується, – гіпостатичним. Характер розподілу фенотипових класів залежить від наявності власного прояву у двох генів, що взаємодіють, та від того, домінантний чи рецесивний алель гена є епістатичним. У випадку, коли гіпостатичний ген не виявляється за присутності епістатичного рецесивного алеля в гомозиготному стані, має місце рецесивний епістаз [14–18]. Якщо звичайне алельне домінування можна уявити у вигляді формул $A > a$ і $B > b$, то явище епістазу виражається формулами $A > B$, $A > b$ або $B > A$, $B > a$ (домінантний епістаз), $a > B$,

Частота прояву карликовості в окремих сім'ях конопель

| Рік | Кількість проаналізованих сімей, шт. | Кількість сімей, у яких виявлено карликові рослини, % | Частота прояву карликовості, % min–max |
|------|--------------------------------------|---|---|
| 2010 | 48 | 37,5 | 2,00–13,33 |
| 2011 | 41 | 26,8 | 0,40–12,50 |
| 2014 | 32 | 56,2 | 0,52–10,48 |

Припускаємо, що ознака карликовості може бути використана як маркерна. Карликові особини вищеплювалися у сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних гібридів (другого покоління), де однією з вихідних форм був сорт Глухівські 58 чи його самозапилена лінія з наявністю карликів, а іншою сорти – Глесія, Золотоніські 15 або їх самозапилені лінії.

Зауважимо, що згідно з сучасними концептуальними положеннями генетики чітко визначити тип взаємодії неалельних генів можливо в тих випадках, коли є відомим біохімічний механізм прояву досліджуваної ознаки. Часто біохімічний механізм залишається невідомим, і тоді обмежуються констатацією формальної генетичної схеми успадкування ознаки. Таким чином, ідентифікація типу взаємодії неалельних генів часто є умовною [14].

Висновки. 1. Ознака карликовості у лінії конопель сорту Глухівські 58 (Вікторія) контролюється рецесивним геном та геном-супресором, які взаємодіють за типом рецесивного епістазу.

2. Дана генетична схема успадкування є формальною, оскільки біохімічний механізм прояву карликовості у конопель не відомий.

Список використаних джерел

1. Уоринг, Ф. Рост растений и дифференцировка [Текст] / Уоринг Ф., Филлипс И. ; пер. с англ. Н. Л. Клячко, И. А. Смирнова ; под ред. В. И. Кефели. – М. : Мир, 1984. – 512 с.
2. Кулаева, О. Н. Как регулируется жизнь растений [Текст] / О. Н. Кулаева // Соросовский Образовательный Журнал. – 1995. – № 1. – С. 20–27.
3. Кулаева, О. Н. Карликовые мутанты и их роль в «зеленой революции» [Текст] / О. Н. Кулаева // Соросовский Образовательный Журнал. – 2000. – Т. 6, № 8. – С. 18–23.
4. “Green Revolution” Genes Encode Mutant Gibberellin Response Modulators [Text] / J. Peng, D. Richards, Hartley [et al.] // Nature. – 1999. – V. 400. – P. 256–261.
5. Silverstone, A. The Arabidopsis RGA Genes Encodes a Transcriptional Regulator Repressing the Gibberellin Signal Transduction Pathway [Text] / A. Silverstone, C. Ciampaglio, T-p Cun // Plant Cell. – 1998. – V. 10. – P. 155–169.
6. Мигаль, Н. Д. Изучение карликовой формы конопля [Текст] / Н. Д. Мигаль // Цитология и генетика. – 1977. – Т. 2, № 2. – С. 179–182.
7. Мигаль, Н. Д. Наследование признака карликовости у однодомной конопля [Текст] / Н. Д. Мигаль, Е. И. Бородин // Генетика. – 1984. – Т. 20, № 7. – С. 1230–1232.
8. Мигаль, Н. Д. Генетика пола конопля [Текст] / Н. Д. Мигаль. – Глухов, 1992. – 212 с.
9. Міщенко, С. В. Особливості морфологічних і технологічних ознак карликових рослин конопель сорту Глухівські 58 [Текст] / С. В. Міщенко, І. М. Лайко, В. Г. Вировець // Вісник Полтавської державної аграрної академії. – 2011. – № 3. – С. 16–19.
10. Онупрієнко, Л. Г. Особливості анатомічної будови поперечного зрізу стебел карликових рослин конопель сорту Глухівські 58 [Текст] / Л. Г. Онупрієнко, І. М. Лайко, С. В. Міщенко // Луб'яні та технічні культури : зб. наук. праць. – Суми, 2012. – Вип. 2 (7). – С. 39–45.
11. Тихомирова, М. М. Генетический анализ : учебн. пособ. [Текст] / М. М. Тихомирова. – Л. : Издательство Ленинградского университета, 1990. – 280 с.

12. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта : учебн. для студ. агроном. спец. с.-х. вузов. [Текст] / Б. А. Доспехов. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. : Колос, 1973. – 336 с.
13. Міщенко, С. В. Особливості ознаки висоти карликових рослин конопель та їх потомства [Текст] / С. В. Міщенко // Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків. – К., 2013. – Вип. 17, т. II. – С. 254–258.
14. Генетика : підручн. біол. спец. ун-тів [Текст] / А. В. Сиволоб, С. Р. Рушковський, С. С. Кир'яченко та ін.; за ред. А. В. Сиволоба. – К. : Видавничо-поліграфічний центр “Київський університет”, 2008. – 320 с.
15. Гуляев, Г. В. Генетика : учебн. для студ. агроном. спец. с.-х. вузов [Текст] / Г. В. Гуляев. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Колос, 1977. – 360 с.
16. Дубинин, Н. П. Общая генетика [Текст] / Н. П. Дубинин. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Наука, 1976. – 572 с.
17. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции : учебн. для биол. спец. ун-тов [Текст] / С. Г. Инге-Вечтомов. – М. : Высшая школа, 1989. – 591 с.
18. Кандиба, Н. М. Генетика : курс лекцій : навч. посібн. [Текст] / Н. М. Кандиба. – Суми : Університетська книга, 2013. – 397 с.

References

1. Uoring F, Fillips I. Plant growth and differentiation. Moskow: Mir; 1984. 512 p.
2. Kulaeva ON. As regulated by the plant life. Sorosovskiy Obrazovatelnyiy Zhurnal. 1995; 1:20–27.
3. Kulaeva ON. Dwarf mutants and their role in the "Green Revolution". Sorosovskiy Obrazovatelnyiy Zhurnal. 2000; 6(8):18–23.
4. Peng J, Richards D, Hartley et al. “Green Revolution” Genes Encode Mutant Gibberellin Response Modulators. Nature. 1999; 400:256–261.
5. Silverstone A, Ciampaglio C, Cun T-p. The Arabidopsis RGA Genes Encodes a Transcriptional Regulator Repressing the Gibberellin Signal Transduction Pathway. Plant Cell. 1998; 10:155–169.
6. Migal ND. The study of the dwarf form of cannabis. Cytol Genet. 1977; 2(2):179–182.
7. Migal ND, Borodina EI. Inheritance sign of dwarfism in monoecious hemp. Genetika. 1984; 20(7):1230–1232.
8. Migal ND. Genetics of hemp sex. Gluhov; 1992. 212 p.
9. Mishchenko SV, Layko IM, Virovets VG. Features morphological and technological features of dwarf varieties of cannabis plants Glukhivs'ka 58. Visnik Poltavskoyi Derzhavnoyi Agrarnoyi Akademiyi. 2011; 3:16–19.
10. Onuprienko LG, Layko IM, Mishchenko SV. Features of the anatomical structure of the cross-cut the stems of dwarf varieties of cannabis plants Glukhivs'ka 58. Lub'yani ta tehnicni kulturi. 2012; 2(7):39–45.
11. Tihomirova MM. Genetic analysis. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo universiteta; 1990. 280 p.
12. Dospheov BA. Methods of the field experience. Moskow: Kolos; 1973. 336 p.
13. Mishchenko SV. Features signs of the height of dwarf cannabis plants and their progeny. Naukovi pratsi Institutu bioenergetichnikh kultur i tsukrovikh buryakiv. 2013; 17(II):254–258.
14. Sivolob AV, Rushkovskiy SR, Kir'yachenko SS et al. Genetics. Kiyv: Kiyivskiy universitet; 2008. 320 p.
15. Gulyaev GV. Genetics. Moskow: Kolos; 1977. 360 p.
16. Dubinin NP. General genetics. Moskow: Nauka; 1976. 572 p.
17. Inge-Vechtomov SG. Genetics with fundamentals breeding. Moskow: Vyishchaya shkola; 1989. 591 p.
18. Kandiba NM. Genetics. Lectures. Sumi: Universitetska kniga; 2013. 397 p.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПРИЗНАКА КАРЛИКОВОСТИ У ЛИНИИ КОНОПЛИ (CANNABIS SATIVA L.) ГЛУХОВСКИЕ 58

Мищенко С. В.

Опытная станция лубяных культур Института сельского хозяйства Северо-востока НААН, Украина

В популяции однодомной конопли сорта Глуховские 58 (Виктория) и потомствах от самоопыления были выявлены карликовые растения, которые не связаны с плеiotропным действием генов мужской стерильности. По общей и технической длине, длине соцветия, массе стебля и волокна, содержанию волокна, массе и количеству семян карликовые растения в несколько раз уступают нормально развитым. По количеству междоузлий, длине листа, длине и ширине средней доли листа, ширине листа уступают на достоверном уровне, а по количеству долей листовой пластинки существенной разницы не имеют. Карликовое растение напоминает нормально развитую особь конопли в уменьшенном виде.

Цель и задачи исследования. Целью наших исследований было установление особенностей наследования признака карликовости.

Материалы и методы. Исследования проводили в 2010–2014 гг. на базе Опытной станции лубяных культур Института сельского хозяйства Северо-востока НААН. Был использован гибридологический анализ потомства.

Обсуждение результатов. В F_2 соотношение нормально развитых по высоте и карликовых растений было в пропорции 13 к 3. Это указывало на контроль данного признака двумя генами. На основе анализа растений F_2 и отсутствия промежуточного наследования этого признака нами была выдвинута гипотеза о контроле признака нормальной высоты и карликовости двумя генами, что взаимодействуют по типу рецессивного эпистаза. Предполагается, что признак карликовости может быть использован как маркерный.

Выводы. Признак карликовости у линии конопли сорта Глуховские 58 (Виктория) контролируется рецессивным геном и геном-супрессором, которые взаимодействуют по типу рецессивного эпистаза. Данная схема наследования является формальной, поскольку биохимический механизм проявления карликовости неизвестен.

Ключевые слова: *Cannabis sativa L.*, карликовое растение, рецессивный ген, ген-супрессор, рецессивный эпистаз

GENETIC DETERMINATION OF DWARFISM SIGN IN LINE OF HEMP (CANNABIS SATIVA L.) VARIETIES HLUKHIVS'KI 58

Mishchenko S. V.

Research Station of Bast Crops of the Institute of Agriculture of Northern East of NAAS, Ukraine

Dwarf plants were found in a population of monoecious hemp, variety Glukhivski 58 (Victoriya) and progeny from self-pollination. These plants were related to pleiotropic action of male sterility genes. In terms of general and technical length, inflorescence length, stem and fiber weight, fiber content, seed weight and number dwarf plants were inferior to normally developed ones by several times. By internode number, leaf length, length and width of the middle part of a leaf, and leaf width dwarf plants were significantly inferior than normally developed plants, but leaf lobe number did not significantly differ. A dwarf plant resembles a normally developed specimen of hemp in miniature.

The aim and tasks of the study. The aim of our study was to determine peculiarities of inheritance of dwarfism in hemp.

Material and Methods. The study was conducted in 2010–2014 at the Research Station of Bast Crops of the Institute of Agriculture of Northern-East of NAAS. Hybridological analysis of progeny was used.

Results and Discussion. In F_2 the ratio between plants of normal height and dwarf plants was 13 to 3. It indicates that this trait is controlled by two genes. Basing on the analysis of F_2 plants and absence of intermediate inheritance of this trait, we hypothesized that the trait “normal height/dwarfism” is determined by two genes that interact by recessive epistasis.

Conclusions. Dwarfism in the hemp line of the variety Glukhivski 58 (Victoriya) is determined by recessive gene and gene-suppressor that interact by recessive epistasis. This genetic scheme of inheritance is formal because biochemical mechanisms of dwarfism of hemp are not known. The trait of dwarfism can be used as a marker.

Key words: *Cannabis sativa L., dwarf plant, recessive gene, gene-suppressor, recessive epistasis*

УДК 635.939.982:631.528

ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК У СОПТІВ *CALLISTEPHUS CHINENSIS (L.) NEES*

Шевель Л. О., Рудник-Іващенко О. І.
Інститут садівництва НААН, Україна

Експериментальними дослідженнями оцінено критерії мінливості, спадковості і генетичної мінливості ознак декоративності та продуктивності рослин калістефусу китайського (*Callistephus chinensis (L.) Nees*) для використання їх у селекції. За результатами вивчення та морфологічного опису ознак цієї культури встановлено кореляційні зв'язки між основними ознаками, що характеризують декоративність рослини, а саме: висотою рослин, кількістю гілочок на стеблі, листків, квіток на рослині, шириною куща, діаметром суцвіття, кількістю пелюсток і квіток у суцвітті, тривалістю міжфазних періодів росту і розвитку рослини. За результатами статистичного аналізу встановлено величини коефіцієнтів фенотипової мінливості та успадкування кількісних ознак калістефусу китайського.

Оцінка мінливості, спадковості і генетичної залежності кількісних ознак калістефусу китайського вказує на значні генотипові відмінності у спадкуванні ознак декоративності рослин. Такі ознаки як висота рослин, діаметр квітки, кількість пелюсток і квіток у суцвітті, довжина квітконіжки, кількість суцвіть на рослині показали високу генетипову або спадкову мінливість у порівнянні з фенотиповою. Такі результати досліджень дозволили зробити висновок, що саме за рахунок вивчених ознак можна в результаті селекції суттєво поліпшувати рослини калістефусу китайського в плані декоративності рослини, що підвищує її комерційну вартість.

Встановлено вплив різних чинників на продуктивність квітки калістефусу китайського.

Ключові слова: *калістефус китайський, дослідження, ознака, декоративність, фенотипова мінливість, генетична мінливість*

Вступ. Знання величини генетичної мінливості цінних господарських ознак будь-якого виду сільськогосподарських культур має вирішальне значення для поліпшення рослин, які повинні бути використані у селекції. У декоративному садівництві калістефус ки-