

НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВА КРАЕВЫХ ЦВЕТКОВ И ЛИСТЬЕВ ОБЕРТКИ У ПОДСОЛНЕЧНИКА

А.И. Сорока¹, Е. Плешакова², В.А. Лях^{1,2}

¹Институт масличных культур НААН

²Запорожский национальный университет

Изучено наследование гибридами F_2 культурного подсолнечника количества краевых цветков и листьев обертки. Установлено, что гибриды F_1 характеризуются промежуточным проявлением обоих признаков. В F_2 наблюдается расщепление, которое соответствует модели 1: 4: 6: 4: 1. Это указывает на то, что контроль признаков «количество краевых цветков» и «количество листьев обертки» осуществляется двумя неаллельными парами генов, взаимодействующими по типу кумулятивной полимерии. Между исследуемыми признаками существует очень сильная положительная корреляция.

Ключевые слова: подсолнечник, количество краевых цветков, количество листьев обертки, наследование, дигенный контроль, корреляция.

Введение. Подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) – важная масличная культура, которая широко распространена во всём мире и занимает ведущее место среди масличных культур в Украине. Соцветие подсолнечника – многоцветковая корзинка. Соцветие этого типа свойственно преимущественно Астровым и с эволюционной точки зрения это семейство является наиболее прогрессивной группой растений. Корзинка несет два типа цветков – трубчатые и краевые. Сначала раскрываются язычковые или краевые цветки, а затем трубчатые [1].

Краевые цветки имеют важное значение в жизни этого “солнечного” растения. Являясь перекрёстником, подсолнечник нуждается в медоносных пчелах для опыления, на трофическое поведение которых могут существенно влиять различные признаки краевых цветков. Количество, форма, размер и окраска краевых цветков могут использоваться как маркерные признаки в семеноводстве гибридов. Подсолнечник используется и для декоративных целей, где вышеперечисленные признаки играют важную роль [2].

У Астровых и растений некоторых других семейств снаружи цветоложе окружено оберткой, состоящей из более или менее видоизмененных верховых листьев. У этих растений роль чашечки, состоящая в защите внутренних частей развивающегося цветка, утрачена. Эту функцию выполняет обертка, которая закрывает всю совокупность цветков корзинки во время их формирования и развития [3].

Основная функция обертки заключается в защите цветков от неблагоприятных внешних воздействий среды. Так, показано, что прицветники *Saussurea velutina* (Asteraceae) защищают соцветия этого растения от флуктуаций погоды, обеспечивая более теплые температуры во время развития цветков и семян на высоких возвышенностях гор Чендуан в Юго-Западном Китае [4]. В свою очередь исследователи отмечают участие прицветников в защите от

болезней и вредителей. Указывают, что, например, листья обертки, плотно охватывающие соцветие подсолнечника, благоприятствуют накоплению под ними вредных насекомых и некоторых грибных болезней, что приводит к поражению семян и снижению их посевных качеств [5]. У хищных растений прицветники могут играть и более активную роль в защите растения от вредителей. Так, у представителей рода *Passiflora* основная функция прицветников состоит в том, чтобы свести к минимуму хищнический ущерб развитию цветков и плодов. Однако, кроме того, что они служат в качестве ловушек для насекомых, прицветники также обладают механизмом для переваривания захваченных насекомых с целью получения свободных аминокислот [6].

Прицветники, окружающие соцветие, обладают также фотосинтетическим механизмом. При этом на примере подсолнечника показана более высокая активность ферментов, участвующих в фиксации углерода, в прицветниках по сравнению с листом, хотя вклад листьев является более существенным из-за их относительно большей площади поверхности и чистой скорости фотосинтеза [7]. Об участии листьев обертки в процессе фотосинтеза свидетельствует и лучшее развитие периферийных семян по сравнению с центральными из-за их более выгодного положения относительно питания [5].

Различные признаки листьев обертки, также как и краевых цветков, важны и для идентификации генотипов подсолнечника.

Если генетика ряда признаков краевых цветков подсолнечника, таких, например, как окраска, изучена достаточно хорошо [8], то в отношении их количества, и особенно признаков листьев обертки, информации крайне недостаточно. Это стало возможным после выделения линий подсолнечника с контрастным проявлением этих признаков, полученных в результате индуцированного мутагенеза с использованием биотехнологий [9].

Целью наших исследований было изучить наследование гибридами F_2 культурного подсолнечника количества краевых цветков и листьев обертки, и выявить степень связи между ними.

Материал и методы исследования. В качестве материала использовали две мутантные линии подсолнечника с контрастным проявлением признаков «количество краевых цветков» и «количество листьев обертки», гибрид F_1 от скрещивания этих линий, и популяцию растений F_2 , полученную в результате самоопыления гибрида F_1 . Мутантная линия с редуцированным количеством листьев обертки была получена после мутагенной обработки незрелых зародышей линии ЗЛ809. Она характеризовалась уменьшенным почти в два раза, по сравнению с исходной линией, количеством листьев обертки. Этот мутант одновременно отличался и уменьшенным числом краевых цветков. Другая мутантная линия, значительно превосходящая первую по количеству листьев обертки и краевых цветков, была выделена в результате обработки зрелых семян линии ЗЛ9 химическим мутагеном этилметансульфонатом (ЭМС) и несла мутантный признак веерного жилкования листьев [9].

Семена обеих мутантных линий, гибрида F_1 и гибридной популяции F_2 одновременно, с одинаковой густотой высевали в полевых условиях 2016 года. В период цветения на каждом растении популяции F_2 и на 10 растениях каждого мутанта и гибрида F_1 подсчитывали количество краевых цветков и листьев обертки.

Для выяснения соответствия фактического расщепления в популяции F_2 теоретически ожидаемому, согласно предполагаемой модели, использовали метод χ^2 . Степень связи изучаемых признаков оценивали по коэффициенту корреляции Пирсона r [10].

Результаты исследований и их обсуждение. Было проанализировано 307 растений подсолнечника популяции F_2 по признакам количества краевых цветков и количества листьев обертки. На основе полученных данных были вычислены следующие параметры (табл. 1).

Таблица 1

Количество краевых цветков и листьев обертки у растений подсолнечника популяции F_2 (2016 г.)

Параметр	Признак	
	количество краевых цветков	количество листьев обертки
Минимум	10	19
Максимум	66	88
Среднее значение	34,15±0,69	45,55±0,82
Дисперсия	145,85	206,87
Коэффициент корреляции	0,92	

Признак «количество краевых цветков» варьирует в пределах от 10 до 66 штук при среднем значении $34,15 \pm 0,69$ шт. Признак «количество листьев обертки» варьирует в пределах от 19 до 88 штук, а среднее значение составляет $45,55 \pm 0,82$ шт. Дисперсия для признака «количество краевых цветков» составляет 145,85, а для признака «количество листьев обертки» – 206,87, что указывает на неоднородность выборки. Между признаками «количество краевых цветков» и «количество листьев обертки» существует очень сильная положительная корреляция ($r = 0,92$). Это означает, что увеличение количества краевых цветков у подсолнечника сопровождается увеличением количества листьев обертки и наоборот.

Растения популяции F_2 были распределены на 5 классов по количеству краевых цветков, принимая во внимание выраженность данного признака у родительских генотипов и гибрида F_1 . У одного из родителей (мутант линии ЗЛ809) количество краевых цветков не превышало 15 шт. (1-ый класс), а у другого - было не менее 55 шт. (5-ый класс). У гибридных растений F_1 признак варьировал от 29 до 41 шт. (3-ий класс). Оставшиеся растения с количеством краевых цветков от 16 до 28 шт. и от 42 до 54 шт. были объединены еще в два класса – 2-й и 4-й (рис. 1).

Было предположено, что признак «количество краевых цветков» контролируется двумя парами генов с однозначным их действием, то есть ожидаемое расщепление составляет 1: 4: 6: 4: 1.

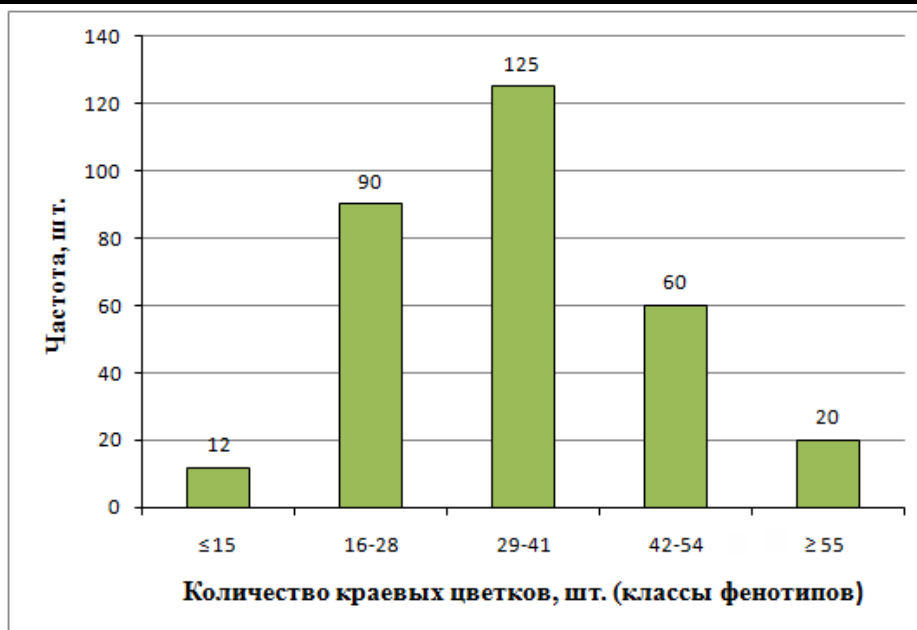


Рис.1. Распределение растений популяции F_2 по количеству краевых цветков

Согласно выдвинутой гипотезы, в данной выборке объемом 307 растений следует ожидать следующее соотношение классов – 19:77:115:77:19. Полученное расщепление составляет 12:90:125:60:20 (рис. 1). В таблице 2 занесены данные об ожидаемых и эмпирически полученных частотах фенотипов. Полученное значение хи-квадрат составляет 9,44, что меньше допустимого значения χ^2 для четырех степеней свободы и 5%-ного уровня значимости (9,49).

Таблица 2

Расчет значения χ^2 для количества краевых цветков подсолнечника (2016 г.)

Порядок действий	Классы фенотипов					Всего
	≤15	16-28	29-41	42-54	≥55	
Фактическое значение (H)	12	90	125	60	20	307
Ожидаемое значение (O)	19	77	115	77	19	307
H-O	-7	13	10	-17	1	0
(H-O) ²	49	169	100	289	1	
(H-O) ² /O	2,58	2,19	0,87	3,75	0,05	
χ^2	9,44					

Поскольку фактическое значение χ^2 меньше критического значения, можно считать, что полученное расщепление соответствует модели 1: 4: 6: 4: 1, а контроль признака осуществляется двумя неаллельными парами генов, которые взаимодействуют по типу кумулятивной полимерии. Разница между ожидаемыми и полученными данными объясняется случайными причинами.

Растения популяции F_2 были также принудительно распределены на классы по количеству листьев обертки, согласно родительским генотипам и гибриду F_1 . У мутантной линии с уменьшенным количеством листьев обертки (мутант линии ЗЛ809) это число не превышало 25 шт., варьируя от 19 до 25. Другой родительский компонент гибрида (мутант линии ЗЛ9) имел не менее 70 листьев обертки. У гибрида F_1 данный признак варьировал от 41 до 55 шт. В результате выявлено 5 классов фенотипов (рис. 2).

Была выдвинута гипотеза, что признак «количество листьев обертки», также как и «количество краевых цветков», контролируется двумя парами генов с однозначным их действием, то есть ожидаемое расщепление составляет 1: 4: 6: 4: 1.



Рис. 2. Распределение растений популяции F_2 по количеству листьев обертки

Согласно выдвинутой гипотезе, в данной выборке объемом 307 растений следует ожидать следующее соотношение классов - 19:77:115:77:19. Полученное расщепление составляет 15:89:126:60:17. В таблице 3 занесены данные об ожидаемых и эмпирически полученных частотах фенотипов. На основе этих характеристик рассчитан критерий χ^2 .

Расчет значения χ^2 для количества листьев обертки подсолнечника (2016 г.)

Порядок действий	Классы фенотипов					Всего
	≤ 25	26-40	41-55	56-70	≥ 71	
Фактическое значение (H)	15	89	126	60	17	307
Ожидаемое значение (O)	19	77	115	77	19	307
H-O	-4	12	11	-17	2	0
(H-O) ²	16	144	121	289	4	
(H-O) ² /O	0,84	1,87	1,05	3,75	0,21	
χ^2	7,72					

Расчитанное значение χ^2 составляет 7,72, что меньше допустимого критического значения (9,49 на уровне значимости 5%). Можно считать, что полученные данные соответствуют гипотезе о дигенном контроле признака «количество листьев обертки» неаллельными генами, взаимодействующими по типу кумулятивной полимерии.

Особенности наследования количества язычковых цветков и листьев обертки ни у подсолнечника, ни у каких-либо других культур не описаны в научной литературе. Вместе с тем у подсолнечника известен признак отсутствия язычковых цветков на корзинке. И если в материале, выделенном из межвидового гибрида подсолнечника *H. annuus* × *H. divaricatus*, он находится под моногенным рецессивным контролем [2], то у подсолнечника культурного отсутствие язычковых цветков контролируется тремя генами *Fd 1*, *Fd 2* и *Fd 3* [11]. Такого же типа мутация была обнаружена и в роде *Brassica*. Однако в данном случае признак отсутствия лепестков находится под генетическим контролем от 1 до 4 рецессивных генов и значительным влиянием генов модификаторов [12].

Информация о наследовании признаков листьев обертки еще более скудная, чем признаков краевых цветков. Известно, что прицветники соцветия артишока различаются по их пигментации и степени развития шипа. Генетический анализ показал простое (моногенное) наследование этих признаков, выявляя в первом случае три класса, а во втором - два [13]. У хлопчатника, наряду с нормальными широкими прицветниками существует и узкий, скрученный, называемый “frego bract”. Из-за того, что этот модифицированный тип не обеспечивает приюта для яиц и нимф насекомых, он придает растению большую устойчивость, чем нормальный тип. Обнаружено, что “frego bract” контролируется одним рецессивным геном и положительно коррелирует с прочностью волокна [14].

Выводы

Установлено, что гибриды F₁, полученные от скрещивания линий с контрастным проявлением признаков «количество краевых цветков» и

«количество листьев обертки» характеризуются промежуточным проявлением обоих признаков.

Генетический контроль признаков «количество краевых цветков» и «количество листьев обертки» осуществляется двумя неаллельными генами, которые взаимодействуют между собой по типу кумулятивной полимерии.

Литература

1. Троценко В.І. Соняшник: методи створення вихідного матеріалу та селекція / В.І. Троценко – Суми: Університетська книга, 2008. – 286 с.
2. Sujatha M. Ray-floretless sunflower in the interspecific derivatives of the cross *Helianthus annuus* L. × *H. divaricatus* / M. Sujatha // *Helia*. – 2008. – Vol. 31, No 49. – P. 45-50.
3. Turnbull C.G.N. Plant Architecture and Its Manipulation. Annual Plant Reviews / C.G.N. Turnbull. – Wiley and Blackwell Publishing, United Kingdom, 2005. – Vol. 17. – 322 p.
4. Yang Y. The bracts of *Saussurea velutina* (Asteraceae) protect inflorescences from fluctuating weather at high elevations of the Hengduan Mountains, Southwestern China / Y. Yang, H. Sun // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 2009. – Vol.41. – № 4. – P. 515–521.
5. Ідентифікація морфологічних ознак соняшнику (*Helianthus* L.). Посібник / [Кириченко В. В., Петренко В. П. та ін.]. – Харків, ІР ім. В. Я. Юр'єва УААН, 2007. – 78 с.
6. Radhamani T. R. Defense and carnivory: dual role of bracts in *Passiflora foetida* / T.R. Radhamani, L. Sudarshana, R. Krishnan // *J. Biosci.* – 1995. – Vol. 20. – № 5. – P. 657–664.
7. Laxman R.H. Photosynthetic characteristics of sunflower (*Helianthus annuus* L.) leaves and bracts / R.H. Laxman, G.C. Srivastava // *Indian J. Plant Phys.* – 2000. – Vol. 5. – № 2. – P. 150-153.
8. Толмачёв В.В. Новые спонтанные мутации признаков корзинки подсолнечника и их наследование / В.В. Толмачёв, З.И. Лебедь, Н.И. Бочкарёв, Н.Н. Толмачёва // Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур УААН. – Запоріжжя: ІОК УААН, 1998. – С. 82-91.
9. Лях В.А. Индуцированный мутагенез масличных культур / В.А. Лях, И.А. Полякова, А.И. Сорока – Запорожье: Запорожский национальный университет, 2009. – 266 с.
10. Лакин Г.Ф. Биометрия. М., Высшая школа, 1990. – 352с.
11. Skaloud V. Survey on inheritance of sunflower characters which are conditioned by a small number of genes / V. Skaloud, A. Kovacic // *Proc. of 8 Int. Sunfl. Conf., Minneapolis, MN.* – 1978. – P. 490–496.
12. Jiang L. Inheritance of apetalous flowers in a mutant of oilseed rape / L. Jiang, H. C. Becker // *Crop Sci.* – 2003. – Vol. 43 – P. 508–510.
13. Portis E. Inheritance of bract pigmentation and fleshy thorns on the globe artichoke capitulum / E. Portis, R.P. Mauro, A. Acquadro, A. Moglia, G. Mauromicale, S. Lanteri // *Euphytica*. – 2015. – Vol. 206. – № 2. – P. 523–531.
14. Inheritance of frego bract and its linkage with fibre and seed traits in cotton / [Sajid-ur-Rahman, T. A. Malik, M. Ashraf, S. Malik] // *Pak. J. Bot.* – 2008. – Vol. 40. – № 4. – P. 1621–1626.

УСПАДКУВАННЯ КІЛЬКОСТІ КРАЙОВИХ КВІТОК І ЛИСТКІВ ОБГОРТКИ У СОНЯШНИКА

А.І. Сорока¹, Є. Плешакова², В.О. Лях^{1,2}

¹ Інститут олійних культур НААН

² Запорізький національний університет

Вивчено успадкування гібридами F₂ культурного соняшнику кількості крайових квіток і листків обгортки. Встановлено, що гібриди F₁ характеризуються проміжним проявом обох ознак. В F₂ спостерігається розщеплення, яке відповідає моделі 1: 4: 6: 4: 1. Це вказує на те, що контроль ознак «кількість крайових квіток» та «кількість листків обгортки» здійснюється двома неалельними парами генів, що взаємодіють за типом кумулятивної полімерії. Між досліджуваними ознаками існує дуже сильна позитивна кореляція.

Ключові слова: соняшник, кількість крайових квіток, кількість листків обгортки, успадкування, дигенний контроль, кореляція.

INHERITANCE OF THE NUMBER OF RAY FLORETS AND BRACTS IN SUNFLOWER

A.I. Soroka¹, E. Pleshakova², V.A. Lyakh^{1,2}

¹ Institute of Oilseed Crops NAAS

² Zaporozhye National University

Sunflower (*Helianthus annuus* L.) is an important oilseed crop, which is widely spread all over the world and occupies the leading place among oilseeds in Ukraine. Ray florets are important in the life of this plant. Being a cross-pollinated plant, sunflower needs honey bees for pollination, the trophic behavior of which can be significantly influenced by the different traits of ray florets. On the other hand, the number, shape, size and color of ray florets can be used as marker traits in seed production. Sunflower is also used for ornamental purposes, where the marginal flowers of the head play a key role. In sunflower, the head is surrounded by the bracts, which are more or less modified upper leaves. The main function of the bracts is to protect the flowers from unfavorable external environmental influences. In turn, researchers note the participation of bracts in protection from diseases and pests. The bracts surrounding the inflorescence also possess a photosynthetic mechanism. Different traits of the bracts, as well as ray florets, are important for identification of sunflower genotypes.

If genetics of some traits of sunflower ray florets, such as color, have been studied sufficiently, information is extremely inadequate regarding their quantity, and especially any characteristics of the bracts. The aim of our research was to study the inheritance of the number of ray florets and bracts by F₂ hybrids of cultivated sunflower, and to reveal the degree of relationship between them.

Two mutant sunflower lines with contrasting traits "number of ray florets" and "number of bracts", a hybrid of F₁ obtained from the crossing of those lines, and a F₂ plant population obtained from the self-pollination of the F₁

hybrid were used as the material. The seeds of both mutant lines, F₁ hybrid, and F₂ hybrid population were simultaneously sown at the same density in the field. In the flowering period, the number of ray florets and bracts was counted on each plant of the F₂ population and on 10 plants of each mutant and F₁ hybrid. In order to determine the correspondence between the actual segregation in the F₂ plant population and the theoretically expected segregation according to the proposed model, the χ^2 method was used.

307 plants of the F₂ population were analyzed on the basis of the number of ray florets and bracts. The plants of F₂ population were divided into classes by the number of ray florets and bracts, taking into account the expression of this trait in the parental genotypes and F₁ hybrid. It was suggested that the trait "number of ray florets" is controlled by two pairs of non-allelic genes with an identical effect, that is, the expected segregation was 1: 4: 6: 4: 1. According to the hypothesis, in a population of 307 plants, the following ratio of classes should be expected: 19: 77: 115: 77: 19. The resulting ratio was 12: 90: 125: 60: 20. Since the calculated value of χ^2 turned out to be less than the permissible value of standard Chi Square for four degrees of freedom and 5% significance level, we can assume that the resulting segregation corresponds to the 1: 4: 6: 4: 1 model, and the character is under the control of two non-allelic pairs of genes, which interact like a cumulative polymerism. A hypothesis was put forward that the trait "number of bracts", as well as the "number of ray florets", is under the control of two pairs of genes with the same effect, that is, the expected segregation was also 1: 4: 6: 4: 1. The calculated value of χ^2 was 7.72, which was less than the standard chi-square value (9.49). We can assume that the data obtained correspond to the hypothesis for the digenic control of the "number of bracts" when non-allelic genes interact by the type of cumulative polymerism. Between the investigated traits there is a very strong positive correlation.

Key words: sunflower, number of ray florets, number of bracts, inheritance, digenic control, correlation.

References

1. Trotsenko V.I. Sunflower: methods of developing the new material and breeding / V.I. Trotsenko - Sumi: The University Book, 2008. - 286 p.
2. Sujatha M. Ray-floretless sunflower in the interspecific derivatives of the cross *Helianthus annuus* L. × *H. divaricatus* / M. Sujatha // *Helia*. – 2008. – Vol. 31, No 49. – P. 45-50.
3. Turnbull C.G.N. Plant Architecture and Its Manipulation. Annual Plant Reviews / C.G.N. Turnbull. – Wiley and Blackwell Publishing, United Kingdom, 2005. – Vol. 17. – 322 p.
4. Yang Y. The bracts of *Saussurea velutina* (Asteraceae) protect inflorescences from fluctuating weather at high elevations of the Hengduan Mountains, Southwestern China / Y. Yang, H. Sun // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 2009. – Vol. 41. – № 4. – P. 515–521.
5. The identification of morphologic traits in sunflower (*Helianthus* L.). Posibnik / [Kirichenko V. V., Petrenkova V. P. that.]. - Kharkiv, IP im. V. Ya. Yur'yeva UAAS, 2007. - 78 p.
6. Radhamani T. R. Defense and carnivory: dual role of bracts in *Passiflora foetida* / T.R. Radhamani, L. Sudarshana, R. Krishnan // *J. Biosci.* – 1995. – Vol. 20. – № 5. – P. 657–664.
7. Laxman R.H. Photosynthetic characteristics of sunflower (*Helianthus annuus* L.) leaves and bracts / R.H. Laxman, G.C. Srivastava // *Indian J. Plant Phys.* – 2000. – Vol. 5. – № 2. – P. 150-153.

8. Tolmachev V.V. New spontaneous mutations of sunflower head traits and their inheritance / V.V. Tolmachev, Z.I. Lebed, N.I. Bochkarev, N.N. Tolmacheva // Scientific and technical bulletin of the Institute of Oilseed Crops of the UAAS. - Zaporozhye, 1998. - P. 82-91.
9. Lyakh V.A. Induced Mutagenesis of Oilseeds / V.A. Lyakh, I.A. Polyakova, A.I. Soroka - Zaporozhye: Zaporozhye National University, 2009. - 266 p.
10. Lakin G.F. Biometrics. M., Higher School, 1990. - 352p.
11. Skaloud V. Survey on inheritance of sunflower characters which are conditioned by a small number of genes / V. Skaloud, A. Kovacic // Proc. of 8 Int. Sunfl. Conf., Minneapolis, MN. – 1978. – P. 490–496.
12. Jiang L. Inheritance of apetalous flowers in a mutant of oilseed rape / L. Jiang, H. C. Becker // Crop Sci. – 2003. – Vol. 43 – P. 508–510.
13. Portis E. Inheritance of bract pigmentation and fleshy thorns on the globe artichoke capitulum / E. Portis, R.P. Mauro, A. Acquadro, A. Moglia, G. Mauromicale, S. Lanteri // Euphytica. – 2015. – Vol. 206. – № 2. – P. 523–531.
14. Inheritance of frego bract and its linkage with fibre and seed traits in cotton / [Sajid-ur-Rahman, T. A. Malik, M. Ashraf, S. Malik] // Pak. J. Bot. – 2008. – Vol. 40. – № 4. – P. 1621–1626.