УДК 575:633.367.2

М.П. КУНИЦКАЯ, В.С. АНОХИНА

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРИЗНАКА ДЕТЕРМИНАЦИИ ВЕТВЛЕНИЯ У ЛЮПИНА УЗКОЛИСТНОГО

As material for research 19 samples of a lupine narrow-leaved from collection BSU served. It is shown that by characters «branching of determination» they differ alleles of three genes.

В последние годы в мировом сельскохозяйственном производстве широко используются сорта люпина узколистного интенсивного типа, созданные на основе мутантов с ограниченным ветвлением, более скороспелые и технологичные по сравнению с обычными ветвящимися сортами. Однако дальнейший прогресс в селекции слабоветвящихся сортов тесно связан с изучением наследования признака «детерминация ветвления». Единая точка зрения на число генов, определяющих этот признак, типы их аллельного и неаллельного взаимодействия [1–4] пока не выработана, что может быть связано с использованием в качестве исходных форм образцов с обычным ветвлением с разными генотипами. В связи с этим целью нашей работы было изучение наследования признака «детерминация ветвления» у гибридов первого и второго поколения от скрещивания форм люпина узколистного с обычным и ограниченным ветвлением.

Материал и методика

В качестве материала для исследований были использованы: 15 индетерминантных образцов – Беняконский-335 (к-1477), Вада-18 (к-2679), Гюльцевский (к-1498), ГЛ-174-86 (к-3148), ДМ-антоциановый (к-2971), Казан (к-2569), Лаф-рбс/2 (к-3831), Мужин белый (к-1351), Немчиновский-846 (к-1981), Северный-3 (к-1712), Apendrilon (к-2666), Borre (к-1593), Mirella (к-2570), Frost (к-2258), Unicrop (к-2096) и 4 детерминантные формы – Мут-1 (к-2803), Ладный (к-2648), Ланедекс-1 (к-2687), Першацвет-1. У образца Мут-1 развивались только побеги первого порядка, побеги второго порядка были блокированы генеративными органами (цветками или цветочными кистями). У форм Ланедекс-1, Ладный и Першацвет-1 в пазухах листьев верхней части растения боковые побеги первого порядка отсутствовали, вместо них закладывались генеративные органы, в нижней части растения могли развиваться побеги первого порядка.

Для определения числа генов, контролирующих признак, использовали циклические скрещивания. Анализ результатов проводили в соответствии с методами, изложенными в руководстве Н.Н. Орловой [5].

Результаты и их обсуждение

В комбинациях скрещивания индетерминантных сортов между собой появления детерминантных форм не отмечалось. В связи с этим для изучения характера наследования признака детерминации ветвления и установления аллельности генов, контролирующих детерминацию, параллельно анализировали первое и второе поколения от скрещивания индетерминантных и детерминантных форм и детерминантных между собой.

Ранее [6] нами были определены генотипы образцов Мут-1 и Ладный, причем было показано, что они аллельны по рецессивному гену, контролирующему признак «наличие-отсутствие детерминации», и различаются (неаллельны) по гену, определяющему тип детерминации. В связи с этим в данной работе мы использовали Мут-1 и Ладный в качестве тестеров для анализа форм с обычным ветвлением.

При скрещивании различных индетерминантных форм с мутантами Мут-1 и Ладный в F_1 доминировало отсутствие детерминации, а в F_2 были выявлены разные типы неаллельного взаимодействия генов (таблица), что и позволило разделить образцы с обычным ветвлением со схожими генотипами на группы. Так, одну из таких групп составляют образцы Немчиновский-846, Вада-18, ГЛ-174-86 и Unicrop, расщепление в F_2 в комбинациях скрещивания которых с формой Мут-1 соответствовало модельному 48:12:4 (χ^2 равен 1,49; 3,25; 1,02; 0,20), а с тестером Ладный – стандартному 12:4 (χ^2 равен 0,25; 0,72; 0,16 соответственно). Из результатов анализа второго поколения от скрещивания образцов Мут-1 и Ладный с сортом Немчиновский-846 следует, что различия между сортом Немчиновский-846 и образцом Мут-1 обусловлены действием трех взаимодействующих генов ($\chi = 1{,}49$, $p < 0{,}05$), сортом Немчиновский-846 и образцом Ладный – двух ($\chi = 0{,}25$, $p < 0{,}05$). Тогда генотип образца Мут-1 – $aabbc^+c^+$, Ладный – $aab^+b^+c^+c^+$, Немчиновский-846 – $a^+a^+b^+b^+cc$. Из таблицы также видно, что в другую группу образцов с обычным ветвлением, схожих по генотипу, входят сорта Apendrilon и Гюльцевский, в третью – сорта Frost и Borre, в четвертую – Казан. В связи с тем что для точной идентификации генотипов ветвящихся образцов желательно иметь данные результатов скрещивания не менее чем с двумя тестерами, полученными на репрезентативных выборках, генотипы форм Беняконский-335, Лаф-рбс/2, Северный-3 и Мужин белый не определялись. Таким образом, в результате анализа серии скрещиваний индетерминантных форм с образцами Мут-1 и Ладный следует, что исходные формы с обычным ветвлением могут иметь генотипы $a^+a^+b^+b^+c^+c^+$, $a^+a^+bbc^+c^+$, $a^+a^+b^+b^+cc$, a^+a^+bbcc.

В комбинациях скрещивания детерминантного мутанта Мут-1 с сортом Немчиновский-846 ни в первом, ни во втором поколении не было обнаружено различий в реципрокных скрещиваниях (см. таблицу), что свидетельствует о ядерной природе генов, детерминирующих этот признак у образца Мут-1 и аллельного ему мутанта Ладный.

При анализе первого поколения от скрещивания детерминантных мутантов Першацвет-1 и Ланедекс-1 с образцами с обычным ветвлением было выявлено отсутствие ожидаемого единообразия гибридов первого поколения в некоторых комбинациях. Так, расщепление по признаку детерминации ветвления было отмечено в комбинациях Беняконский-335 × Першацвет-1, Северный-3 × Першацвет-1, Мужин белый × Першацвет-1, Мужин белый × Ланедекс-1, Вада-18 × Ланедекс-1, Лаф-рбс/2 × Ланедекс-1, причем в последнем случае наблюдалось характерное для анализируемого скрещивания соотношение 1:1. Однако, поскольку выявленные отклонения не носят характера общей закономерности по всем комбинациям скрещивания, можно предположить, что часть родительских растений была гетерозиготной по генам, определяющим детерминацию ветвления. Указанные комбинации были исключены из анализа циклической схемы.

Наследование детерминации ветвления у люпина узколистного

Комбинация	F_1	Расщепление F_2				χ^2
		фактическое			ожидаемое	
		B	A	C/D		
Мут-1 × Ладный	A	–	94	17	3:1	0,85*
Мут-1 × Немчиновский-846	B	122	33	6/1	48:12:3:1	1,49*
Немчиновский-846 × Мут-1	B	35	7	2/1	48:12:3:1	0,43*
Мут-1 × Уникроп	B	67	16	3/1	48:12:3:1	0,45*
Мут-1 × Вада-18	B	115	19	6	48:12:4	3,25*
Мут-1 × ГЛ-174-86	B	94	19	6	48:12:4	1,02*
Мут-1 × Казан	B	57	29	4	9:6:1	1,94*
Мут-1 × Mirella	B	65	23		12:4	0,06*
Мут-1 × Frost	B	110	–	20	13:3	0,97*
Мут-1 × Borre	B	89	–	14	13:3	1,80*
Мут-1 × Лаф-рбс/2	B	22	–	4	13:3	0,20*
Мут-1 × Apendrilon	B	83	–	25	3:1	0,20*
Мут-1 × Беняконский-335	B	50	–	15	3:1	0,13*
Мут-1 × Гюльцевский	B	72	–	18	3:1	1,20*
Мут-1 × Мужин белый	B	78	–	17	3:1	2,56*
Apendrilon × Ладный	B	105	31	2	48:12:4	0,78*
Гюльцевский × Ладный	B	188	43	11	48:12:4	1,48*
Беняконский-335 × Ладный	B	39	14	0	48:12:4	5,01*
Немчиновский-846 × Ладный	B	26	7	–	12:4	0,25*
ДМ-антоциановый × Ладный	B	25	8	–	12:4	0,01*
Северный-3 × Ладный	B	47	11	–	12:4	1,12*
ГЛ-174-86 × Ладный	B	104	37	–	12:4	0,16*
Вада-18 × Ладный	B	37	9	–	12:4	0,72*
Mirella × Ладный	B	73	33	–	12:4	2,06*
Apendrilon × Першацвет-1	B	114	8	–	15:1	0,02*
Гюльцевский × Першацвет-1	B	40	2	3	14:1:1	0,25*
Borre × Першацвет-1	B	80	6	4	14:1:1	0,51*
Mirella × Першацвет-1	B	113	28	–	3:1	1,98*
Apendrilon × Ланедекс-1	B	130	2	–	63:1	0,00*
Гюльцевский × Ланедекс-1	B	49	2	–	63:1	1,83*
Немчиновский-846 × Ланедекс-1	B	43	3	–	15:1	0,01*
Вада-18 × Ланедекс-1	B	62	8	–	15:1	3,20*
Mirella × Ланедекс-1	B	109	2	4	14:1:1	0,40*
Мут-1 × Першацвет-1	A	48	28	4	9:6:1	0,53*
Мут-1 × Ланедекс-1	B	68	21	3	12:3:1	2,15*
Ладный × Першацвет-1	B	24	6	–	12:4	0,00*

П р и м е ч а н и е. B – ветвящиеся, A – с детерминацией на главном побеге, C, D – с детерминацией на боковых побегах первого и второго порядка соответственно. При $df = 1$ $\chi^2_{0,05} = 3{,}84$; $df = 2$ $\chi^2_{0,05} = 5{,}99$; $df = 3$ $\chi^2_{0,05} = 7{,}82$.

При скрещивании индетерминантных образцов с мутантами Першацвет-1 и Ланедекс-1 в первом поколении все растения были ветвящимися (см. таблицу). Анализ второго поколения показал, что признак детерминации ветвления у мутантов Ланедекс-1 и Першацвет-1 контролируется, вероятнее всего, полимерными генами. Из данных таблицы следует, что в комбинациях скрещивания Apendrilon × Першацвет-1, Немчиновский-846 × Ланедекс-1, Вада-18 × Ланедекс-1 расщепление в F_2 соответствовало модельному 15:1 (χ^2 равен 0,62, 0,01 и 3,20 соответственно, $p < 0{,}05$), в комбинациях Apendrilon × Ланедекс-1, Гюльцевский × Ланедекс-1 – 63:1 (χ^2 равен 0,002 и 1,83 соответственно, $p < 0{,}05$) (см. таблицу). Частота появления растений в наименьшем классе в комбинации скрещивания сорта Apendrilon и образца Ланедекс-1 составляет 1/64, следовательно, различия между этими формами обусловлены тремя генами. В комбинациях скрещивания Казан × Першацвет-1, Вада-18 × Першацвет-1, Казан × Ланедекс-1 на небольших выборках (от 41 до 52 растений) в F_2 не было выявлено растений, имеющих фенотип одного из родителей (Першацвет-1 или Ланедекс-1 соответственно), что свидетельствует о не менее чем дигенных различиях между исходными формами. Известно (Курлович, 1991, 1995), что характер доминирования генов, участвующих в формировании признака детерминации ветвления в гибридных популяциях с участием формы Ланедекс-1, может изменяться в зависимости от условий выращивания. При этом может наблюдаться как доминирование детерминации, так и доминирование обычного ветвления. В нашей работе выявлено доминирование обычного ветвления над детерминацией.

Анализ комбинаций скрещивания образцов с обычным ветвлением из разных групп (Немчиновский-846 и Вада-18, Apendrilon и Гюльцевский) с мутантами Ланедекс-1 и Першацвет-1 показал (см. таблицу), что эти мутантные формы различаются аллелями одного гена. Полученный косвенным методом вывод подтвержден результатами, полученными в комбинации скрещивания Ланедекс-1 × Першацвет-1 в первом поколении, в котором все растения были с детерминацией. В комбинациях скрещивания Мут-1 × Першацвет-1, Мут-1 × Ланедекс-1, Ладный × Першацвет-1 в F_2 были выявлены различия по двум взаимодействующим генам (χ^2 равен 0,53; 2,15; 0,00 соответственно; $p < 0{,}05$) (см. таблицу). Из полученных данных следует, что существует две группы аллельных мутантов – Мут-1 и Ладный образуют одну, Першацвет-1 и Ланедекс-1 – другую.

Таким образом, в результате генетического анализа 19 образцов люпина узколистного из коллекции БГУ показано, что они различаются аллелями трех генов, определяющих признак «детерминация ветвления». Образцы с обычным ветвлением могут иметь генотипы $a^+a^+b^+b^+c^+c^+$, $a^+a^+bbc^+c^+$, $a^+a^+b^+b^+cc$ и a^+a^+bbcc.

1. Курлович Б.С., Репьев С.И., Щелко Л.Г. и др. Генофонд и селекция зерновых бобовых культур (люпин, вика, соя, фасоль). СПб., 1995.

2. Аникеева Н.Ф., Конорев П.М. // Материалы науч. генет. конф. М., 2002. С. 8.

3. Дебелый Г.А. Зернобобовые культуры в Нечерноземной зоне РФ. М., 2009.

4. Купцов Н.С., Миронова Т.П. // Генетические основы селекции растений: в 4 т. Т. 2. Частная генетика растений. Мн., 2010. С. 369.

5. Орлова Н.Н. Генетический анализ. М., 1991.

6. Куницкая М.П., Анохина В.С. // Достижения современной биологии и биологическое образование. Мн., 2002. С. 159.

Поступила в редакцию 13.02.12.

Марина Петровна Куницкая – старший преподаватель кафедры генетики.

Вера Степановна Анохина – кандидат биологических наук, доцент кафедры генетики.