

ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ ЧИСЛА ФЕРТИЛЬНЫХ УЗЛОВ У ДЕТЕРМИНАНТНЫХ ФОРМ ГОРОХА ОВОЩНОГО

И.П. Котляр, В.А. Ушаков,
Е.П. Пронина, кандидаты сельскохозяйственных наук, И.М. Кайгородова

Федеральный научный центр овощеводства,
143072, Московская область, Одинцовский район, поселок ВНИИССОК, ул. Селекционная, 14
E-mail: goroh@vniissok.ru

Впервые изучен характер наследования детерминантного типа роста стебля у формы с четырьмя продуктивными узлами (сорт Первенец с карликовым стеблем). Анализ гибридов первого поколения, полученных от скрещиваний индетерминантных форм с детерминантными образцами (ДТР-2 и ДТР-4), показал, что все растения имеют фенотип с обычным типом роста стебля и формированием бутонов в пазухе прилистников. При скрещивании ДТР между собой все растения соответствовали фенотипу ДТР-2. Во втором поколении у комбинации скрещивания (индетерминант x ДТР-2) расщепление отмечено в соотношении 3:1; у (индетерминант x ДТР-4) по фенотипу растения разделялись на четыре фенотипических класса, что указывает на наличие двух генов; у форм от скрещивания (ДТР-2 x ДТР-4) расхождение проявлялось по признаку раннего выброса бутонов и соответствовало 3:1. Показано, что наследование признака «число продуктивных узлов» у сорта Первенец обусловлено двумя генами, причем один из них не связан с детерминацией. Это подтверждается проведенным анализирующим скрещиванием и определением отклонения соответствия фактического расщепления теоретически ожидаемому с применением метода χ^2 (хи-квадрат). Согласно полученным данным, проведено скрещивание [ДТР-2 x (Воронежский зеленый x Ранний 28-11-ранний выброс бутонов)], в результате которого был получен новый сортообразец с ограниченным типом роста стебля, числом фертильных узлов – 4, пригодный для механизированной уборки.

NATURE OF THE INHERITANCE OF NUMBER OF FERTILE NODES IN DETERMINANT FORMS OF VEGETABLE PEA

Kotlyar I.P., Ushakov V.A., Pronina E.P., Kaygorodova I.M.

Federal Scientific Center of Vegetable,
143072, Moskovskaya oblast, Odintsovskiy rayon, pos. VNISSOK, ul. Selektsionnaya, 14
E-mail: goroh@vniissok.ru

For the first time the character of the inheritance of the determinant form with four productive nodes (variety Pervenets with a dwarf stem). The analysis of first-generation hybrids obtained from crosses of indeterminate forms with determinant samples (DTR-2 and DTR-4) showed that all the plants had a phenotype with the usual type of stem growth and the formation of buds in the axiles of stipules. When the DTR was crossed all the plants corresponded to the phenotype of DTR-2. In the second generation in the combination (indeterminant x DTR-2) a splitting was found in a ratio of 3:1; in F2 (the indeterminant x DTR-4) in the phenotype the plants were divided into four phenotypic classes, that indicates the presence of two genes; in (DTR-2 x DTR-4) the discrepancy was due to the early emission of buds and corresponded to 3:1. The inheritance of the feature «number of productive nodes» (CNC) in the Pervenets variety is due to two genes, one of which is not related to determination. This is confirmed by the analyzing crossing and calculation of the deviation of the correspondence of the actual splitting according to theoretically expected, using the χ^2 (hi-square) method. According to the obtained data, crossing was done [DTR-2 x VZR-28-11 (early budding)] resulting in a new variety with a limited type of stem growth, number of fertile nodes – 4, suitable for mechanized harvesting.

Ключевые слова: горох, *Pisum sativum* L., гибридизация, наследование, ДТР, ген, фенотип, число фертильных узлов

Key words: pea, *Pisum sativum* L., hybridization, inheritance, DTR, gene, phenotype, number of fertile nodes

Горох овощной (*Pisum sativum* L.) – одна из основных ранневесенних культур и важнейший компонент в системе устойчивого земледелия [1-3]. В связи с широким спектром использования сорта гороха в настоящее время характеризуются разнообразием форм и типов выращивания, адаптированных к различным условиям среды, системам земледелия [4].

Для производства гороха овощного созданы сорта, различающиеся по генам, контролирующим фенотипические признаки. Основная проблема селекции гороха овощного консервного направления в процессе эволюции заключалась в ограничении ростовых функций в пользу формирования семенной продуктивности, что привело к созданию и внедрению в производство карликовых и полукарликовых сортов с прочными укороченными междоузлиями (результат действия генов *le*, *lm* и других) [5,6]. Однако высокий потенциал урожайности сочетался с растянутым репродуктивным периодом, неравномерностью созревания, склонностью к израстанию.

Сжатый период цветения и дружность отдачи урожая могут быть обеспечены детерминантным типом роста стебля (ДТР) растений [7] за счет полного пре-

образования апикальной меристемы в верхушечное соцветие [8]. Ген, контролирующей детерминантный тип роста стебля (*det* – *determinante-tyre*), рецессивен и наследуется моногенно [9,10], локализован в VII группе и тесно сцеплен с геном *r* (*rugosus* – семена с морщинистой поверхностью) [11,12].

Разработки на горохе зерновом позволили получить ряд мутаций с ограниченным типом роста стебля [13,14]. Изучение мутаций у ДТР указывает как на перспективность использования таких морфотипов в селекции высокотехнологичных, дружно созревающих сортов гороха овощного вследствие образования генеративных почек вместо верхушечных вегетативных, так и на его недостатки [8,15]. Промышленные сорта гороха овощного с детерминантным типом роста стебля (Атлант – Крымская опытная станция, Крейсер – Всероссийский НИИ селекции и семеноводства овощных культур – ВНИИССОК) оказались неконкурентными из-за дисбаланса элементов семенной продуктивности [16]. Число бобов на продуктивной узел и выполненность боба у них высокие, что, однако, не компенсирует числа продуктивных узлов на растении и, как следствие, продуктивность. Сорта с детерми-

нантным типом роста стебля перспективны для селекции – создания исходного материала с оптимальной репродуктивной зоной (3-5 продуктивных узлов) [17].

Цель настоящей работы – изучить характер наследования признака ДТР-4 и путем сложных скрещиваний создать константные, дружно созревающие детерминантные формы с 4-мя продуктивными узлами, пригодные для механизированной уборки.

Методика. Исследования проведены в лаборатории селекции и семеноводства бобовых культур (Федеральный научный центр овощеводства – ФНЦО). Объектом исследований были сорта гороха овощного из коллекции Всероссийского НИИ растениеводства имени Н.И. Вавилова – ВИР и лаборатории бобовых культур ФНЦО (Первенец, Ранний ВИР, Ранний 28-11, Воронежский зеленый (к-8925), Крейсер (к-9589), Wenson (к-7985)). Гибридизацию и оценку полученного материала провели в 2011-2016 гг. общепринятыми методами.

Детерминантная форма с 4-мя продуктивными узлами (сорт Первенец) получена в головном учреждении ФНЦО от насыщающего скрещивания [(ДТР×Ранний ВИР)×Ранний ВИР] [8]. И поскольку детерминантный тип роста стебля фактически изменяет ростовые и генеративные процессы, контролируемые разными генетическими системами, сорт Первенец представляет интерес как объект исследований для построения и получения новой детерминантной модели сорта с оптимальным соотношением репродуктивной и вегетативной сфер растения. Однако характер наследования признака ДТР-4 изучен не в полной мере, а это необходимо для планирования направлений отбора в гибридных популяциях и получения продуктивных константных детерминантных форм с 4-мя продуктивными узлами и удлиненными междоузлиями.

Результаты и обсуждение. Для гороха характерен акропетальный тип цветения (начинается с нижнего узла и продолжается вверх к апексу); при этом бутоны формируются в пазухе прилистника. У сорта Первенец идет выброс несформированных бутонов, так называемых цветковых бугорков, что, согласно физиологии, соответствует V этапу органогенеза, и раскрытие происходит одновременно на 3-4 узлах [18].

Всестороннее изучение сорта Первенец по элементам продуктивности позволило выделить два признака: ограниченное число продуктивных узлов (3-5) и одновременное зацветание 4 узлов, по которым он отличается от сортов с простым типом роста стебля и от детерминантных с 2-мя продуктивными узлами.

Анализ гибридов первого поколения, полученных от скрещиваний форм с обычным типом роста стебля с детерминантными образцами [F₁ (Воронежский зеленый х Крейсер) и F₁ (Воронежский зеленый х Первенец)] показал, что все растения имеют фенотип с обычным типом роста стебля и формированием бутонов в пазухе прилистников. Во втором поколении по первой комбинации расщепление отмечено в соотношении 3:1, число продуктивных узлов у ДТР составило 1-3 (табл. 1).

Фенотипические классы распределялись строго по типу роста стебля, что подтверждается также литературными данными о моногенном наследовании [9]. По второй комбинации [F₂ (Воронежский зеленый х Первенец)] внутри класса ДТР отмечены растения с числом продуктивных узлов 1-5, часть из которых имела ранний выброс бутонов. У растений с простым типом роста стебля также были формы с одновременным зацветанием 4 продуктивных узлов. Они характеризова-

Табл. 1. Генетический анализ гибридов F₂ с участием ДТР

Гибридная комбинация	Фенотип, число растений, шт.				всего растений
	ДТР-1-2 узла	ДТР-3-4 узла	простой тип роста стебля		
			1*	2*	
P1, Крейсер	30				30
P2, Первенец		30			30
P3, Воронежский зеленый			32		32
1. F ₂ (Воронежский зеленый х Крейсер)	23		74		97
2. F ₂ (Воронежский зеленый х Первенец)	27	8	65	24	124
3. F ₂ (Крейсер х Первенец)	93	28		6	127
1* Обычный тип роста стебля и формирование бутонов в пазухе прилистника. 2* Обычный тип роста стебля с ранним выбросом бутонов и одновременным зацветанием четырех узлов.					

лись ранним зацветанием (число непродуктивных узлов – 6-8) и большим числом фертильных узлов (8-11), что указывает на наличие второго гена, контролирующего признак раннего выброса бутонов. В результате по фенотипу растения разделились на четыре класса.

Для подтверждения гипотезы о дигибридном наследовании признака «число продуктивных узлов» (ЧПУ) у сорта Первенец вычисляли отклонение соответствия фактического расщепления теоретически ожидаемому, применяя метод χ^2 (хи-квадрат). Поскольку χ^2 у F₂ (Воронежский зеленый х Первенец) = 0,95 (факт.), 0,80 < P < 0,95. Следовательно, отклонение в данном опыте носит случайный характер (табл. 2).

Табл. 2. Отклонение фактического расщепления от теоретически ожидаемого у гибридов F₂ (Воронежский зеленый х Первенец).

Данные	Фенотип, число растений, шт.				сумма
	ДТР		простой стебель		
	1-2	3-5	1*	2*	
Опытные	27	8	65	24	124
Теоретически ожидаемые (q)	23,25	7,75	69,75	23,25	124
Отклонение (d)	3,75	0,25	-4,75	0,75	0
d ²	14,06	0,06	22,56	0,56	
d ² / q	0,6	0,01	0,32	0,02	0,95
1* Обычный тип роста стебля и формирование бутонов в пазухе прилистника. 2* Обычный тип роста стебля с ранним выбросом бутонов и одновременным зацветанием четырех узлов.					

Для доказательства независимого наследования выброса бутонов от признака детерминантности провели гибридологический анализ гибридов от скрещивания двух детерминантных форм (Крейсер х Первенец). В первом поколении все растения по фенотипу были детерминантными с модификациями в 1-3 продуктивных узла и формированием бутонов в пазухе прилистников, что свидетельствует о доминировании родительской формы с 2-мя продуктивными узлами, то есть наследование направлено в сторону родителя с меньшим значением признака. Тест выявил аллелизм мутации по гену *det*. Растений с ранним выбросом бутонов не отмечено, что указывает на рецессивность этого признака.

В популяции F₂ (скрещивание 3, табл. 1) расхождение выявлено по признаку раннего выброса бутонов и было в соотношении: 93 растения – ДТР-1-2, 28 – ДТР-3-4 и 6 растений – с обычным типом роста стебля. При этом индетерминантные растения имели 5-9 продуктивных узлов и одновременное зацветание 4 узлов. Фактически доминант по типу роста стебля проявился среди рецессивных форм. Подобное встречается и на других овощных культурах (морковь, салат) [19].

Все растения с одновременным цветением 4 узлов в F₂ были объединены в одну группу. Соотношение растений составило 3:1. Такое расщепление позволяет утверждать, что наследование признака ЧПУ у сорта Первенец обусловлено двумя генами, причем один из них не связан с детерминацией. Это утверждение согласуется с выделением двух фенотипов по признаку «ранний выброс бутонов» в анализирующем скрещивании Fa [F₁ (Радар х Первенец) х Первенец]. Было получено 58 растений, из которых 31 – ДТР-1-2 с формированием бутонов в пазухе прилистника и 27 – ДТР-2-6 с ранним выбросом бутонов.

Для проверки соответствия опытного и теоретически рассчитанного расщепления определили величину значимости χ^2 : χ^2 F₂ (Крейсер х Первенец) = 0,21 (факт.); χ^2 Fa [(F₁ Крейсер х Первенец) х Первенец] = 0,28; $\chi^2_{50} = 0,455$. Значит отклонение в опыте носит случайный характер. Следовательно, повышенное число продуктивных узлов (3-5) у сорта Первенец наследуется двумя генами, один из которых *det*. Второй ген наследуется независимо и фенотипически проявляется в определенном типе формирования бутонов.

Для понимания генетической детерминации этого признака провели анализ генеалогии линий и сортов с большим числом продуктивных узлов и их родительских сортов. Так, сорта: Ранний ВИР, Ранний 28-11 и Wenson, а также Первенец обладают высоким и стабильным числом продуктивных узлов. Помимо данного признака у них наблюдаются ранний выброс бутонов с одновременным зацветанием 4 фертильных узлов и раннеспелость. Изучив сложные гибриды с долей участия этих сортов, мы обнаружили такую же закономерность наследования.

Согласно полученным данным, и с целью подтверждения характера наследования ДТР-4 была проведена гибридизация двух селекционных образцов, один из которых – ДТР-2, второй – с обычным типом роста стебля и ранним выбросом бутонов [ДТР-2 х (Воронежский зеленый х Ранний 28-11)]. В третьем поколении ДТР проведен отбор форм с 4-мя продуктивными узлами. Растения сохраняли признаки в последующих поколениях и характеризовались более удлиненным стеблем (40-45 см), чем у сорта Первенец (28-30 см), и пригодностью для механизированной уборки.

Таким образом, впервые изучен характер наследования детерминантной формы с четырьмя продуктивными узлами. Наследование признака обусловлено двумя генами, один из которых ген *det*. Второй ген связан с ранним выбросом бутонов и генетически обусловленным большим числом продуктивных узлов. При скрещивании двух селекционных образцов (один из которых ДТР-2, второй – носитель гена с ранним выбросом бутонов) в F₂ отобраны константные детерминантные растения с четырьмя продуктивными узлами. Выделенный продуктивный образец с ограниченным типом роста стебля, числом фертильных узлов – 4, с полукарликовым стеблем пригоден для механизированной уборки.

Литература:

1. Nemecek T., Kägi T., Blaser S. *Life Cycle Inventories of Agricultural Production Systems. // Final report ecoinvent V2.0 Zurich; Swiss Centre for Life Cycle Inventories, Dübendorf, CH, 2007. – №15.*
2. Duc G, Blancard S, Hénault C. *Potentiels et leviers pour développer la production et l'utilisation des protéagineux dans le cadre d'une agriculture durable en Bourgogne. // Innovations Agronomiques. 2009.- 11. - P. 157-171.*
3. Jensen E. S., Peoples M. B., Boddey R. M., Gresshoff P. M., Hauggaard-Nielsen H., Alves B. J. R. *Legumes for mitigation of climate change and the provision of feedstock for biofuels and biorefineries. A review // Agron. Sust. Dev. –2012. – 32. – P. 329-364. 10.1007/s13593-011-0056-7.*
4. Burstin J., Salloignon P., Chabert-Martinello M., Magnin-Robert J. B., Siol M., Jacquin F. *Genetic diversity and trait genomic prediction in a pea diversity panel // BMC Genomics 16. – 2015. – 105. 10.1186/s12864-015-1266-1.*
5. Snoad B. *A preliminary assessment of 'leafless peas // Euphytica. – 1974. – 23. – P. 257-265.*
6. Schütz S., Galtaardo K., Huart M., Negroni L., Sommerer N., Burstin J. *Proteome reference maps of vegetative tissues in pea. An investigation of nitrogen mobilization from leaves during seed filling. // Plant physiol. – 2004. – 135. – P.2241-2260.*
7. Новикова Н.Е. *Физиологические факторы в повышении продуктивности сортов гороха. // Сельскохозяйственная биология. – 2000. – № 3.– С. 55-59.*
8. Кондыков И.В., Зотиков В.И., Зеленов А.Н., Кондыкова Н.Н., Уваров В.Н. *Биология и селекция детерминантных форм гороха. – Орел: Карпуш, 2006. – 120 с.*
9. Makasheya R. K. Drozd A.M. *Determinate growth habit (det) in peas: isolation, symbolization and linkage. / PNL. – 1987. – V.19. – P.31-32.*
10. Ellis, T.H.N., Hofer J.M.I., Timmerman-Vaughan G.M., Coyne C.I., Hellens R.P. *Vendel, 150 years on. Trends Plant Sci. – 2010. – 16. – P.590-596. Doi: 10.1016/j.tplants. 2011.06.006.*
11. Alves-Carvalho S., Aubert G., Carrere S., Cruaud C., Brochot A.-L., Jacquin F. *Full-length de novo assembly of RNA-seq data in pea (Pisum sativum L.) provides a gene expression atlas and gives insights into root nodulation in this species. //Plant J. – 2015. – 84. – P. 1-19. Doi:10.1111/trj.12967.*
12. Wang T. L., Domoney C., Hedley C. L., Casey R., Grusak M. A. (2003). *Can we improve the nutritional quality of legume seeds. // Plant Physiol. – 2003. – 131. – P. 886-891. 10.1104/pp.102.017665.*

13. Sweicicki W. K. *Determinant growth in pisum: a new mutant gen on chromosome 7 PNL.* – 1987. – V.19. – P.72-73.
14. Синюшин А.А., Воловиков Е.А., Аш О.А., Хартина Г.А. Мутация *determinate habit* у гороха является полудоминантной // *Зернобобовые и крупяные культуры.* – 2016. – №4(20).– С15-22.
15. Зеленов А.Н., Зеленов А.А. Повышение биоэнергетического потенциала растения – актуальная проблема селекции гороха // *Зернобобовые и крупяные культуры.* – 2016. – №4(20). – С. 9-15.
16. Котляр И.П., Пронина Е.П., Ушаков В.А. Селекция гороха овощного консервного направления использования. // *Селекция, семеноводство и генетика.* – 2016. – № 1.– С.48-50.
17. Амелин А.В. Роль архитектуры растений в формировании сортами гороха высокопродуктивных и технологичных посевов.// *Аграрная Россия,* – 2002. – № 1. – P.77-82.
18. Куперман Ф.М. *Морфофизиология растений.* – М., 1977.
19. Тимин Н.И., Василевский В.А. Линии моркови для гетерозисной селекции на основе ЦМС // *Картофель и овощи.* – 1995. – №3. – 27 р.

Поступила в редакцию 20.05.19
После доработки 10.06.19
Принята к публикации 15.07.19