РОЗДІЛ І. ДОСЛІДНИЦЬКІ СТАТТІ

УДК 575.113.3:633.854.78
DOI https://doi.org/10.26661/2410-0943-2022-1-01

Незалежне успадкування генів морфологічних ознак соняшнику (*Helianthus annuus* L.)

Ведмедєва К. В.
Інститут олійних культур Національної академії аграрних наук України
Vedmedeva.katerina@gmail.com

Ключові слова: *соняшник, морфологічна ознака, ген, успадкування, незалежне успадкування, фенотип, алель.*

У соняшнику (*Helianthus annuus* L.) встановлено успадкування близько 150 генів морфологічних ознак і лише кілька зчеплень між ними. Перше вивчене зчеплення встановлено між генами, які визначають ознаки антоціанового забарвлення рослини та ядерної чоловічої стерильності у 1966 році. Зараз вже відомо сім груп зчеплень генів встановлених класичними методами схрещування та аналізу нащадків. Мета дослідження: встановити зчеплення, або незалежне успадкування генів, які обумовлюють прояв морфологічних ознак у ліній соняшнику. У дослідженні використано 22 колекційних лінії. Лінії з альтернативним проявом не менш ніж двох ознак схрещували між собою і вивчали прояв ознак у нащадків першого та другого покоління. Отримані розщеплення аналізували та підтвердили модель розщеплення 9:3:3:1 для двох генів. Проаналізовано 12 комбінацій схрещувань. Установлено незалежне успадкування 16 пар генів, які визначають морфологічні ознаки. Установлено незалежне успадкування гена wp_a, який контролює ознаку білого пилку і генів *vs* (контролює віялоподібне жилкування) та *Er* (еректоїдний черешок), гена*b2*, (контролює базальне розгалуження) і гена *lb* (світло-коричневе забарвлення листків), гена *o* (оранжеве забарвлення крайових квіток) і гена *Br1* (верхнє розгалуження). Установлено незалежне успадкування гена *br*, який обумовлює верхнє розгалуження і генів er_1 (еректоїдний черешок), *y* (жовта точка росту), *cch* (світло-зелений листок), *o* (оранжеве забарвлення крайових квіток), *l* (лимонне забарвлення крайових квіток), tu_2 (довга трубкоподібна форма крайових квіток), *ag* (жовті пиляки), *lb* (світло-коричневе забарвлення листків), er_2 (еректоїдний черешок).

Independent inheritance of genes of morphological traits of sunflower (*Helianthus annuus* L.)

Vedmedeva K. V.
Institute of Oil Crops of the National Academy of Agricultural Sciences of Ukraine
Vedmedeva.katerina@gmail.com

Key words: *sunflower, morphological trait, gene, inheritance, independent inheritance, phenotype, allele.*

In sunflower (*Helianthus annuus* L.) the inheritance of about 150 genes of morphological traits and only a few linkages between them has been established. The first studied coupling was established between genes that determine the traits of anthocyanin colour of the plant and nuclear male sterility in 1966. Seven groups of gene linkages established by classical methods of crossbreeding and analysis of offspring are already known. The purpose of the study is to establish the coupling or independent inheritance of genes that cause the manifestation of morphological traits in sunflower lines. The study used 22 collection lines. Lines with an alternative manifestation of at least two traits crossed each other and studied the manifestation of traits in the offspring of the first and second generations. The resulting cleavages were analyzed and confirmed by a 9: 3: 3: 1 cleavage model for the two genes. 12 combinations of crosses were analyzed. Independent inheritance of 16 pairs of genes that determine morphological traits has been established. Independent inheritance of the *wpa* gene, which controls the trait of white pollen and *vs* (controls fan-shaped veining) and *Er* (erectoid petiole), gene *b2,* (controls basal branching) and gene *lb* (light brown leaf color), gene *o* (orange edge colour) flowers) and gene *Br1* (upper branch). Independent inheritance of gene *br*, which causes upper branching and genes *er1* (erectile petiole), *y* (yellow growth point), *cch* (light green leaf), *o* (orange colour of marginal flowers), *l* (lemon colour of marginal flowers), *tu2* (long tubular shape of the marginal flowers), *ag* (yellow anthers), *lb* (light brown colour of the leaves), *er2* (erectile petiole).

Вступ

Соняшник (*Helianthus annuus L.*) має 17 пар хромосом. Встановлено близько150 генів, які обумовлюють морфологічні ознаки, однак зчеплень між ними виявлено не так багато. Серед відомих можна виділити одну досить численну за кількістю генів групу зчеплення. Перше зчеплення виявлено у 1966 р П. Леклерком між генами: *T*, який обумовлює антоціанове забарвлення різних частин рослини – в першу чергу дискових квіток, покривного епідермісу і практично всіх інших органів, з геном msc_1, який обумовлює ознаку ядерної чоловічої стерильності рослин. Відсоток кросинговеру між цими генами становив 1% [1]. Це зчеплення було активно використано в свій час для отримання перших гібридів соняшнику і використання ефекту гетерозису.

У подальшому це зчеплення було підтверджено іншими дослідниками та доповнено наявністю зчеплення цієї пари генів з генами, що контролюють інші ознаки[2]. У наступних дослідженнях використовували в основному тільки домінантну ознаку антоціанового забарвлення, оскільки вона має чіткий фенотиповий прояв. Так було виявлено 20% кросинговеру між геном *T* антоціанового забарвлення та геном *tu*, який визначає форму крайових квіток у вигляді довгої трубки, і 10% з геном *l* який обумовлює лимонне забарвлення крайових квіток [3]. Трохи пізніше показано 5% кросинговеру між генами *l* і *tu1*, які контролюють лимонне забарвлення і трубкоподібну форму крайових квіток соняшнику [4]. Якщо узагальнити отриману схему можна сказати, що гени розташовані приблизно так: *ms*- 1% -*T*-10% – *l* -5% – tu_1. Однак не зовсім збігається відсоток кросинговеру між лимонним забарвленням і антоціаном – 10 + 5% дає тільки 15, а не 20%. Втім ці похибки звичайні при встановленні зчеплень генів. З наявних результатів вже зрозумілий порядок розташування генів і їх знаходження в одній хромосомі.

З кінця минулого століття з'явилися публікації з розробки з створення молекулярних маркерів та їх ассоційованих панелей для соняшнику. У статті Gentzbittel L зі співавторами [5] була опублікована хромосомна карта соняшнику, у яку було включено кілька генів з встановленим проявом ознак. Серед них і ген ядерної чоловічої стерильності msc_1. Він розташований в 12 хромосомі. Виходячи з цього, можна сказати, що вся ця група генів локалізована в 12 хромосомі. На карті позначено

ще такі гени як *Rf* – ген відновлення фертильності пилку – в шостій групі, гени розгалуження b_l і базального розгалуження b_{br} в сьомій групі, які знаходяться на відстані 32 сантіморганід. Накопичення результатів досліджень призводить до оновлення генетичної карти соняшнику [6, 7], додають гени, які обумовлюють стійкість до хвороб, посухи або склад олії та білку. З генів, які контролюють морфологічні ознаки було додано лише ген *l* лимонного забарвлення крайових квіток в 11 хромосомі[8], ген *yl*, який обумовлює світло-зелене забарвлення листя викликане нестачею хлорофілу, у 10 хромосомі [9], а також ген апікального розгалуження *b* у 16 хромосомі[10]. Але локалізація і успадкування деяких з цих генів залишає багато питань. Так наприклад ген *l* лимонного забарвлення позначений різними дослідниками на 11 або на 12 хромосомах [8,5]. Ці розбіжності можуть бути пояснені використанням різних типів забарвлень крайових квіток соняшнику під однією назвою [11]. З ознакою розгалуження рослини соняшника ще складніше, її контролюють кілька генів, які мають різний фенотиповий прояв [12]. При вивченні популяцій соняшнику різного походження встановлено ассоціації молекулярних маркерів з ознаками розгалуження соняшнику у шести хромосомах [13].

Серед опублікованих результатів досліджень відмічені ще дві пари зчеплених генів, які контролюють морфологічні ознаки. Встановлено, що між генами *Br3* і *y,* які визначають суцільне розгалуження та жовту крапку відростання відповідно є 12 % кросинговеру [12]. Раніше нами доведено зчеплення генів *P* та *ld,* які визначають наявність панцирності сім'янки і виростів листкової пластинки на черешку відповідно. Частота кросинговеру між ними становить 11,58% [14].

Для селекціонерів морфологічні ознаки є однією з важливих складових майбутнього селекційного продукту. Кожна з виявлених ознак з простим генетичним контролем (1-2 генами) може бути використана у якості маркерів для захисту прав селекціонера. Знання про їх успадкування і зчеплення з іншими генами дуже необхідно для прогнозування морфотипу майбутнього гібриду. Знання про незалежне успадкування генів окремих ознак дозволяє робити нові комбінації морфологічних ознак в лініях, створюючи їх унікальний морфотип, в тому числі і для декоративного напряму використання. Встановлення пар генів, які успадковуються незалежно також дають змогу виявити їх розташування і можливі зчеплення з іншими генами, нажаль результати досліджень з незалежним успадкуванням практично не публікуються.

Мета дослідження: встановити зчеплення, або незалежне успадкування генів соняшнику, які зумовлюють морфологічні ознаки: білого пилку, віялоподібного жилкування листка, еректоїдного черешку, базального та верхнього розгалуження, світло-коричневого та світло-зеленого забарвлення листків, оранжевого та лимонного забарвлення крайових квіток.

Матеріали та методи досліджень

Колекція ліній соняшнику в Інституті олійних культур НААН налічує більше 400 зразків, з неї відібрані для дослідження ті лінії, які мали морфологічні ознаки з простим успадкуванням, що дозволяє винайти зчеплення чи довести незалежне успадкування ознак. Матеріалом досліджень слугували відібрані 22 лінії соняшнику зі встановленим генетичним контролем морфологічних ознак. Більшість ліній створено з нашою участю. Лінії з назвами «ВК» отримані з Всеросійського науково-дослідного інституту олійних культур В.С. Пустовойта, як і лінія «КГ49». Відповідно генетику ознак в цих лініях вперше вивчали автори. Лінії з назвами «InK» отримані шляхом самозапилення відповідних за нумерацією зразків Всеросійського Інституту рослинництва ім. Н.І.Вавілова. Генетичний контроль ознак в лініях використаних для дослідження встановлений за нашою участю[15]. Назви генів були використані в основному ті, що дали цім генам перші дослідники. Однак ці назви неможна вважати однозначними, але лише такими, яких притримуються більшість дослідників. Так лимонне забарвлення крайових квіток позначено геном *l*, як це вперше описав П.Леклерк, хоча про нього доповідали російські та українські вчені починаючи з 1914 року. При чому генетичної ідентифікації його зразків з іншими колекціями нам не відомо, як і в інших випадках відкриття генів. Ідентифікація наших колекцій здійснена за більшістю вивчених ознак з колекціями з Всеросійського науково-дослідного інституту олійних культур ім. В.С. Пустовойта та Всеросійського Інституту рослинництва ім. Н.І. Вавілова завдяки співпраці В.В. Толмачова з науковцями цих установ.

Опис морфологічних ознак з їх успадкуванням включених у дослідження ліній представлені у таблиці 1. В таблиці надано лише ознаки та гени які були вивчені у схрещуваннях. Інші спостереження не приводяться для покращення сприйняття.

Лінії вирощували на дослідних полях Інституту олійних культур за звичайною технологією обробітку ґрунту. Посів проводили ручними саджалками, рослини вирощували за схемою 70х70 см. Схрещування проводили із застосуванням ручної кастрації під індивідуальними ізоляторами, пилок збирали також з ізольованих рослин. Для кожного схрещування були задіяні пари ліній, які мали не менш двох відмінних за виразом ознак. По кожній комбінації було оцінено візуально 20 рослин 4 з яких ізолювали для самозапилення.

Таблиця 1 – Характеристика ліній соняшнику задіяних у схрещування

Назва лінії	Вивчена ознака	Ген	Стан гену	Прояв ознаки у лінії
ЛГ-8-4	жилкування листка	vs	рецесивний	посилене
	забарвлення пилку	Wp_a	домінантний	жовте
InK1675	жилкування листка	Vs	домінантний	звичайне
	забарвлення пилку	wp_a	рецесивний	біле
	розташування черешку	er	рецесивний	звичайне
КГ49	розташування черешку	Er	домінантний	еректоїдне
	забарвлення пилку	Wp_a	домінантний	жовте
Z1064	забарвлення листка	Lb	домінантний	звичайне зелене
	розгалуження	b2	рецесивний	базальне
КГ119	забарвлення листка	lb	рецесивний	блідо-коричневе
	розгалуження	B2	домінантний	відсутнє
InK439	забарвлення крайових квіток	o,	рецесивний	оранжеве
	розгалуження	Br1	домінантний	суцільне
InK2218	забарвлення крайових квіток	O,	домінантний	жовте
	розгалуження	br1	рецесивний	відсутнє
InK561	розташування черешку	er_2	рецесивний	еректоїдне
	розгалуження	*Br*	домінантний	відсутнє
X711	розташування черешку	Er_2	домінантний	звичайне
	розгалуження	*br*	рецесивний	верхнє
ЗЛ2294	забарвлення точки росту	*Y*,	Домінантний	Звичайне зелене
	розгалуження	*Br*	домінантний	відсутнє
‘Малыш’	забарвлення точки росту	*y*,	рецесивний	жовте,
	розгалуження	*br*	рецесивний	верхнє
КГ102	забарвлення листка	*cch*	рецесивний	яскраво-зелене
	розгалуження	*br*	рецесивний	верхнє
	розташування черешку	er_2	рецесивний	еректоїдне
ЗЛ102	забарвлення листка	*Cch*	домінантний	звичайне зелене
	розгалуження	*Br*	домінантний	відсутнє
ВК516	форма крайових квіток	tu_2,	рецесивний	довга трубкоподібна
	розгалуження	*br*	рецесивний	верхнє
ВК496	форма крайових квіток	Tu_2,	домінантний	несправжньоязичкова
	розгалуження	*Br*	домінантний	відсутнє
APS56	розгалуження	*Br*,	рецесивний	верхнє,
	забарвлення крайових квіток	*o*	рецесивний	оранжеве
M1048	розгалуження	*Br*,	домінантний	відсутнє
	забарвлення крайових квіток	*O*	домінантний	жовте
ЛВО7	забарвлення пиляків	*Ag*,	домінантний	жовте
	розгалуження	*Br*	домінантний	відсутнє
In253в	забарвлення пиляків	*ag*,	рецесивний	жовте
	розгалуження	*br*	рецесивний	верхнє
M790	забарвлення крайових квіток	*L*	домінантний	жовте
	забарвлення листка	*lb*,	рецесивний	блідо-коричневе
	розгалуження	*br*	рецесивний	верхнє
КГ107	забарвлення крайових квіток	*l*	рецесивний	лимонне
	забарвлення листка	*Lb*,	домінантний	звичайне зелене
	розгалуження	*Br*	домінантний	відсутнє
Л2563	забарвлення листка	*Cch*	домінантний	звичайне зелене
	розгалуження	*Br*	домінантний	відсутнє
	розташування черешку	Er_2,	домінантний	звичайне

Насіння від схрещування та гібридів першого покоління збирали вручну. Отримані потомства другого покоління висівали на окремих ділянках по 200 насінин від трьох самозапилень кожної комбінації. Аналіз розщеплення проводили за методикою М. М. Тихомірової, статистичне доведення розщеплень здійснювали за допомогою крітерія Пірсона[16].

Результати

Отримані нащадки першого та другого покоління були описані та пораховані. Результати розщеплень у другому поколінні представлені у таблиці 2. Кожне схрещування представлено одним рядком. В другій колонці надані назви генів і через риску ознака, яку вони контролюють. У наступному стовпчику фенотип гібриду першого покоління, а далі фактичне розщеплення на класи, теоретичне співвідношення і значення критерію Пірсона для наявного практично отриманого розщеплення.

У першій комбінації схрещувань ЛГ-8-4 × InK1675 аналізували успадкування генів *vs* та wp_a, які контролюють характер жилкування листків та колір пилку. Рослини першого покоління мали звичайне жилкування та жовтий пилок. У другому поколінні спостерігали чотири фенотипові класи. Рослинам численнішого з них були притаманні ознаки гібриду першого покоління. Рослини другого класу відповідали за ознаками материнський лінії – віялоподібне жилкування та жовтий пилок. Третій клас рослин другого покоління мав білий пилок та звичайне жилкування листків як у батьківської лінії. Четвертий найменший клас рослин другого покоління, поєднував ознаки віялоподібного жилкування та білого пилку У другій комбінації схрещування ліній КГ49 × InK1675 аналізували успадкування генів wp_a, та *Er,* які контролюють ознаки білого пилку та еректоїдного розташування черешків. Ознака еректоїдного черешку у нашій колекції представлена трьома генами, кожен з яких обумовлює зміну розташування черешку у просторі окремо. Домінантний алель гену *Er,* задіяного у цьому схрещуванні обумовлює появу короткого черешку менше 10 см, при чому черешок розташований зовсім паралельно стеблу.

У гібридах першого покоління спостерігали прояв ознаки еректоїдного розташування черешків і звичайний жовтий пилок. У другому поколінні більша частина рослин мала саме такі ознаки. Другий клас рослин поєднував еректоїдне розташування черешків та білий пилок, третій клас – жовтий пилок і звичайне розташування черешків. Рослини четвертого класу поєднували ознаки білий пилок і еректоїдне розташування черешків.

У комбінації схрещування ліній Z1064 × КГ119 аналізували гени b_2 та *lb,* які обумовлюють ознаки базального розгалуження та світло-коричневого забарвлення листка. Генів, які обумовлюють розгалуження, як згадувалось вище кілька і відповідно у цьому та інших схрещуваннях зустрічаються алелі різних генів. Так рецесивний алельний стан гену b_2, проявляється на рослині у вигляді двох бічних пагонів у пазухах першої пари листків, які іноді досягають розмірів центрального стебла. У першому поколінні спостерігали звичайні рослини без розгалуження та з нормальним забарвленням листків. У другому поколінні спостерігали чотири класи рослин. Більша частина нащадків, як і гібрид першого покоління, мала звичайне листя і не утворювала бічних пагонів. Дві частини відповідно батьківським лініям мали по одній ознаці, або з розгалуженням, або з блідо-коричневим забарвленням листків. Найменша частина рослин другого покоління поєднувала обидві ознаки: базальне розгалуження та світло-коричневе забарвлення листків.

У четвертій комбінації схрещування було використано лінію InK439, яка поєднувала оранжеве забарвлення крайових квіток (рецесивний стан гену *o*) з верхнім розгалуженням, обумовленим домінантним станом гена *B1*. Батьківським компонентом була лінія InK2218 зі звичайним жовтим забарвленням крайових квіток і відсутністю бічних пагонів. У гібридів першого покоління спостерігали розгалуження рослин та жовте забарвлення крайових квіток. У другому поколінні було виділено чотири класи. Для рослин більшого класу був характерний фенотип гібриду першого покоління, найменшого- оранжеве забарвлення крайових квіток та відсутність розгалуження. Рослинам третього класу було притаманне поєднання ознак розгалуження з оранжевим забарвленням крайових квіток, а четвертого – жовте забарвлення крайових квіток та відсутність розгалуження.

У п'ятій комбінації схрещування InK561 × X711 аналізували успадкування генів er_1 та *br,* які обумовлюють ознаки еректоїдного розташування черешків та верхнього розгалуження. Обидві ознаки проявляються у рецесивному алельному стані. Еректоїдне розташування черешків контролюється іншим геном, ніж був задіяний у третьому схрещуванні. Його прояв відрізняється більшою довжиною черешку – 10-15 см та дуже гострим кутом нахилу до стебла до 30°. Ген розгалуження найбільш часто зустрічається в селекційних лініях та використовується в батьківських формах виробничих гібридів. Умовно ми вважаємо, що це той самий ген, який було позначено при молекулярному маркуванні на сьомій хромосомі як b_1[5]. Хоча секвенування наших колекційних ліній не проводили. У другому поколінні від схрещування InK561 × X711 спостерігали розщеплення на чотири класи. Найбільший

Таблиця 2 – Результати аналізу другого покоління від схрещувань ліній соняшнику з контрастними морфологічними ознаками

Комбінація схрещування	**Алелі генів та їх прояв**	**Фенотип F_1**	**Розщеплення F_2**	**Модель розщеплення**	**c**
ЛГ-8-4 × InK1675	*vs* – віялоподібне жилкування, wp_a – білий пилок	звичайне жилкування жовтий пилок	77:20:26:7	9:3:3:1	1,25
КГ49 × InK1675	*Er* – еректоїдний черешок, wp_a – білий пилок	звичайний черешок, жовтий пилок	74:21:18:8	9:3:3:1	1,63
Z1064× КГ119	*b2*базальне розгалуження *lb* блідо-коричневе забарвлення листків	відсутність розгалуження, зелене забарвлення листя	71:27:27:3	9:3:3:1	3,89
InK439× InK2218	*o* – оранжеве забарвлення крайових квіток, *Br1*- верхнє розгалуження	жовте забарвлення крайових квіток, верхнє розгалуження	83:26:18:8	9:3:3:1	2.81
InK561 × X711	er_{1-} еректоїдний черешок, *br* – верхнє розгалуження	нормальний черешок, відсутність розгалуження	158:52:59:24	9:3:3:1	2,05
ЗЛ2294 × ‘Малыш’	*y* жовта точка росту, *br* – верхнє розгалуження	зелена точка росту, відсутність розгалуження	99:28:26:9	9:3:3:1	1,26
КГ102 × ЗЛ102	*cch,* світло-зелений листок. *br* – верхнє розгалуження	зелений листок, відсутність розгалуження	166:53:55:20	9:3:3:1	0,23
ВК496 × ВК516	tu_{2-} крайові квіти довгої трубкоподібної форми, *br* – верхнє розгалуження	несправжньоязичкові крайові квітки, відсутність розгалуження	137:40:40:12	9:3:3:1	1,29
APS56 × M1048	*Br* верхнє розгалуження, *o* – оранжеве забарвлення крайових квіток	верхнє розгалуження, жовте забарвлення крайових квіток	58:16:22:5	9:3:3:1	1,26
ЛВО7× In253в	*ag* жовті пиляки, *br* верхнє розгалуження	чорні пиляки, відсутність розгалуження	170:56:57:20	9:3:3:1	0,07
КГ107 × M790	*lb* світло-коричневе забарвлення листків, *br* верхнє розгалуження, *l* лимонні крайові квітки	зелене листя, відсутність розгалуження, жовте забарвлення крайових квіток	109:31:48:40:12:11:10:6	27:9:9:9:3:3:3:1	4,35
КГ102 × Л2563	*cch* світло-зелений листок, er_2 еректоїдний черешок, *br* верхнє розгалуження	зелений листок, звичайний черешок, відсутність розгалуження	124:43:42:35:12:15:17:5	27:9:9:9:3:3:3:1	1,24

Примітка: $\chi^2_{0,05(к=3)} = 7,82$, $\chi^2_{0,05(к=5)} = 14,07$

клас рослин відповідав гібридному фенотипу, два інші батьківським формам за генотипом, а четвертий найменший поєднував верхнє розгалуження з ознакою еректоїдності черешків. Оскільки еректоїдне розташування черешків має дуже гострий кут зі стеблом, а пагони бічного розгалуження зазвичай мають хоч і гострий, але значно більший кут розташування до стебла, спостерігалось перекручування черешків у частині черешку найближчій до місця його прикріплення. Бічні пагони розташовуються під своїм звичайним кутом до стебла 30-60°, а черешок вимушено вигинався у місті прикріплення до стебла і більша його частина знаходилась під звичайним дуже гострим кутом до стебла, але вже між бічним пагоном та стеблом.

Наступні п'ять комбінацій схрещувань, це схрещування ліній, які містили по два гена, один з яких *br* обумовлює верхнє розгалуження, а іншій – рецесивний стан гена, що обумовлює одну з ознак: жовта точка росту (*y*), світло-зелений лист (*cch*), довга трубкоподібна форма крайових квіток (tu_2), оранжеве забарвлення крайових квіток (*o*), жовті пиляки (*ag*). Ці лінії були схрещені з лініями без розгалуження і зі звичайними ознаками з вище перелічених. Відповідно гібриди першого покоління не мали розгалуження та ознак зміненої форми та забарвлення органів рослин. У другому поколінні спостерігали розщеплення на чотири фенотипові класи: більший з ознаками відповідно фенотипу гібрида першого покоління, один клас з розгалуженням. А інший з відповідною іншою ознакою, яка спостерігалась у батьківської форми: жовта точка росту, світло-зелений листок, довга трубкоподібна форма крайових квіток, оранжеве забарвлення крайових квіток, жовті пиляки. І лише рослини найменшого четвертого класу поєднували ознаки розгалуження та іншу відповідну ознаку.

Усі представлені вище розщеплення другого покоління достовірно відповідали теоретично очікуваному співвідношенню класів у другому поколінні для незалежного дигенного успадкування ознак 9:3:3:1.

Кількість нащадків другого покоління, що були в нашому розпорядженні не завжди достатньо для поєднання трьох і більше генів в одній комбінації для одночасного встановлення незалежного успадкування. Але в наших дослідженнях були проаналізовані дві комбінації за трьома генами одночасно, де кількість нащадків у меншому класі була не менше 5 рослин і результати яких можна вважати достовірними без використання додаткових поправок.

У одинадцятій комбінації КГ107 × М790 аналізували успадкування генів *lb,br* та *l,* які детермінують блідо-коричневе забарвлення листків, верхнє розгалуження, лимонне забарвлення крайових квіток. Усі включені ознаки мають рецесивний характер успадкування. Перше покоління рослин мало звичайні ознаки: зелений лист, відсутність галуження та жовте забарвлення крайових квіток. У другому поколінні спостерігали найбільший клас рослин за морфотипом подібний до гібридів першого покоління і найменший клас, який поєднав по три ознаки одночасно.

В комбінації КГ102 × Л2563 аналізували успадкування генів *cch,* er_2 та *br,* які у рецесивному стані обумовлювали ознаки: світло-зелений листок, еректоїдний черешок, верхнє розгалуження. Гібриди першого покоління мали звичайне зелене забарвлення листку, нормальний черешок та відсутність розгалуження. Розщеплення другого покоління достовірно відповідає співвідношенню класів: 27:9:9:9:3:3:3:1 в двох останніх схрещуваннях, а рослин у найменшому класі спостерігали 5 та 6. Тому можна вважати доведеним незалежне успадкування ознак в обох схрещуваннях.

Більш ніж, тригені розрахунки не можливі, оскільки потомства соняшнику від однієї рослини не досить великі, щоб забезпечити достовірність. Тому навіть при наявності більшої кількості ознак розраховують лише дві-три окремо, не враховуючи інші.

Обговорення

Раніше ми вже публікували матеріали з встановлених незалежних успадкувань [15].Оскільки ми працюємо з використанням одних і тих же ознак з встановленим успадкуванням отримані дані можна об'єднувати, що дасть змогу установити розташування генів та їх зчеплення.

Поєднуючи представлені дані з таблиці та дані, які були отримані до 2005 року [14] можна установити що найбільш вивченими виявились гени, які обумовлюють ознаки: верхнього розгалуження та світло-коричневого забарвлення листків. З'ясовано, що ген, який контролює ознаку верхнього розгалуження позначений нами як *br,* вірогідно той самий, що нанесено на генетичну карту соняшнику у сьому групу під назвою b_{br}. Він не зчеплений з генами: er_1, er_2, tu_2, *y, ag, cch, sp, lb, o, l*. З яких опосередковано встановлено розташування лише гена *l* на дванадцятій хромосомі.

Установлено, що ген *lb,* який обумовлює ознаку світло-коричневого забарвлення листків, не зчеплений з генами: *Yw, ly, hbz,* er_1,*br,* b_1. Можливо що b_1 який обумовлює базальне розгалуження також знаходиться в тій же 7 хромосомі на відстані 32 сМ як позначено на карті[5]. Наші дослідження з генетики ознаки розгалуження не виявили зчеплення двох генів розгалуження, але це може бути наслідком того, що це інший ген. За попередніми дослідженнями успадкування ознаки базального розгалуження може бути обумовлено не менш ніж трьома різними генами [17]. Також можливо

причина у тому, що розташування генів на такій відстані виявити складно. Зазвичай встановлюють зчеплення на відстані від 25 до 1 сМ.

Робота з пошуку зчеплених генів на рівні класичної генетики буде продовжуватися з застосуванням наявного колекційного матеріалу. Результати подібних досліджень, як і інші складові вивчення успадкування ознак класичними методами для селекціонера мають не менше значення ніж асоціації з молекулярними маркерами. Отримані асоційовані з ознаками молекулярні маркери у найкращому випадку дають змогу скоротити фізичну роботу при доборі селекційного матеріалу. Практичні знання з успадкування ознак, зчеплення їх генів і варіантів їх прояву при поєднанні цих ознак в одній лінії можливо отримати лише при вивченні у польових умовах результатів схрещувань. Для селекціонера такий досвід і знання дають змогу оцінити практичні аспекти прояву генів у різному генетичному середовищі, у різних умовах вирощування, що й є найважливішою інформацією про практичне втілення генетики окремих ознак у селекційному продукті. Конкретно для соняшника у селекції ліній вже використовують не перший рік ознаки: забарвлень крайових квіток, верхнього розгалуження, форми листка. Забарвлення квіток створює умови для отримання гібридного насіння на ділянках розмноження з генетичною чистотою до 99,9%. Наявність розгалуження в батьківському компоненті гібриду забезпечує страхування зав'язуваності насіння на ділянках гібридизації за рахунок подовження часу цвітіння. Будь які морфологічні ознаки можуть впливати на якість та кількість насіння соняшнику на ділянках гібридизації та виробничих посівах.

Висновки

Установлено незалежне успадкування гена wp_a, який контролює ознаку білого пилку від генів *vs* (віялоподібне жилкування) та *Er* (еректоїдний черешок), гена b_2, (базальне розгалуження) від гена *lb* (світло-коричневе забарвлення листків), гена *o* (оранжеве забарвлення крайових квіток) від гена *Br1* (верхнє розгалуження).

Установлено незалежне успадкування гена *br*, який обумовлює верхнє розгалуження від генів er_1 (еректоїдний черешок), *y* (жовта точка росту), *cch* (світло-зелений листок), *o* (оранжеве забарвлення крайових квіток), *l* (лимонне забарвлення крайових квіток, tu_2 (довга трубкоподібна форма крайових квіток), *ag* (жовті пиляки), *lb* (світло-коричневе забарвлення листків), er_2 (еректоїдний черешок).

Література

(1) Leclercq, P., Heredite de quelques carcacteres qualitatifs chez le tournesol. *Ann.Amelior. Plant.* **1968,** *18* (3), 307-315.

(2) Stoenescu, F. L.; Vranceanu, F. V., Floarea-soarelui. *Editura Academiei Republicii Socialiste* **1974**, 92-125.

(3) Skaloud, V.; Kovacik, A. In *Survey on inheritance of sunflower characters which are conditioned by a small number of genes*, *Proceedings of the 8-th* International sunflower conference . 1978; 1978; pp 490-496.

(4) Толмачев, В.; Ведмедева, Е.; Бочкарев, Н. И.; Толмачева, Н. Н., Сцепленное наследование окраски и формы краевых цветков подсолнечника. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института масличных культур* **2001,** (2), 26-29.

(5) Gentzbittel, L.; Mestries, E.; Mouzeyar, S.; Mazeyrat, F.; Badaoui, S.; Vear, F.; de Labrouhe, D. T.; Nicolas, P., A composite map of expressed sequences and phenotypic traits of the sunflower (Helianthus annuus L,) genome. *Theoretical and Applied Genetics* **1999,** *99* (1-2), 218-234.

(6) Talia, P.; Nishinakamasu, V.; Esteban Hopp, H.; Amelia Heinz, R.; Paniego, N., Genetic mapping of EST-SSRs, SSR and InDels to improve saturation of genomic regions in a previously developed sunflower map. *Electronic Journal of Biotechnology* **2010,** *13* (6), 7-8.

(7) INRA. HA412.v1.1.bronze. [Электронный ресурс]. Raw files for Ha412v1r1 (aka HA412.v1.1.bronze.20141015) genome. https://www.heliagene.org/HA412.v1.1.bronze.20141015/#: France, 2015.

(8) Yue, B.; Vick, B. A.; Yuan, W.; Hu, J., Mapping one of the 2 genes controlling lemon ray flower color in sunflower (Helianthus annuus L.). *Journal of Heredity* **2008,** *99* (5), 564-567. DOI: 10.1093/jhered/esn033

(9) Yue, B.; Cai, X.; Vick, B.; Hu, J., Genetic characterization and molecular mapping of a chlorophyll deficiency gene in sunflower (Helianthus annuus). *Journal of Plant Physiology* **2009,** *166* (6), 644-651. DOI: 10.1016/j.jplph.2008.09.008

(10) Rojas-Barros, P.; Hu, J.; Jan, C. C., Molecular mapping of an apical branching gene of cultivated sunflower (Helianthus annuus L.). *Theoretical and Applied Genetics* **2008,** *117* (1), 19-28. DOI: 10.1007/s00122-008-0748-9

(11) Ведмедева, К., Генетичний контроль забарвлення крайових квіток мутантних ліній соняшнику. *Вісник Харківського національного університету імені ВН Каразіна. Серія «Біологія»* **2019,** *33*, 21-27. DOI: https://doi.org/10.26565/2075-5457-2019-33-3
(12) Hockett, E. A.; Knowles, P. F., Inheritance of branching in sunflowers, Helianthus annuus L. 1. *Crop science* **1970,** *10* (4), 432-436.
(13) Nambeesan, S. U.; Mandel, J. R.; Bowers, J. E.; Marek, L. F.; Ebert, D.; Corbi, J.; Rieseberg, L. H.; Knapp, S. J.; Burke, J. M., Association mapping in sunflower (Helianthus annuus L.) reveals independent control of apical vs. basal branching. *BMC Plant Biology* **2015,** *15* (1), 84. DOI 10.1186/s12870-015-0458-9
(14) Толмачев, В. В.; Ведмедева, Е. В.; Бочкарев, Н. И.; Толмачева, Н. Н., Сцепленное наследование гена панцирности семянки подсолнечника. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур УААН* **2000**, 38-41.
(15) Ведмедєва, К. В., Створення колекції джерел морфологічних маркерних ознак соняшнику і вивчення їх генетичного контролю. **2004**. Автореф. дисс. … канд. биол. наук.: 03.00.15.. Одеса. 2004. 16 с.
(16) Тихомирова, М. М., *Генетический анализ*. ЛГУ: Ленинград, 1990; p 280.
(17) Vedmedeva, K. V., Inheritance of Basal Branching in Sunflower. *Helia* **2018,** *41* (68), 109-115. DOI: https://doi.org/10.1515/helia-2017-0030.