

МУТАЦИИ РАЗВИТИЯ ЦВЕТКА И СОЦВЕТИЯ У ГРЕЧИХИ (*FAGOPYRUM ESCULENTUM* MOENCH.)

А.Н. ФЕСЕНКО, И.Н. ФЕСЕНКО, доктора биологических наук
ГНУ ВНИИ зернобобовых и крупяных культур
E-mail: ivanfesenko@rambler.ru

В статье представлен краткий обзор мутаций, влияющих на развитие цветка и соцветия гречихи. Мутации *sim*, *dfc*, *atl*, *tlb*, *chr* и *shoots in inflorescence* впервые выделены во ВНИИЗБК, их аналоги на других объектах неизвестны.

Ключевые слова: гомеозисная мутация, гречиха, *Fagopyrum*.

Частная генетика гречихи в настоящее время затрагивает многие направления генетических исследований. В частности, гречиха стала одним из трех основных модельных объектов для изучения генетики гетеростилии [1-2], род *Fagopyrum* Mill. оказался удобным объектом для эволюционной генетики [3-8]. Одним из новых направлений, в котором гречиха (благодаря обнаружению ряда уникальных мутантов) постепенно становится модельным объектом, является генетика развития цветка и соцветия [9-11]. В статье представлен обзор мутаций, влияющих на развитие цветка и соцветия гречихи, большинство из которых впервые выделено во ВНИИЗБК.

(1) *serial installation of meristems (sim)*

Мутация вызывает формирование в пазухе листа 2-3 соцветий (Рис. 1А-Б). Иногда наблюдается формирование двух ветвей в одном узле (Рис. 1В) или соцветия и ветви. Небольшое количество мутантных фенотипов со слабым проявлением признака (формирование предельно редуцированного второго соцветия в одном из узлов) обнаружено в сорте Дикуль, который использовался в скрещиваниях в качестве "дикого типа". В пределах мутантной линии в свою очередь четверть растений не несли мутантного признака, то есть мутация характеризуется неполной пенетрантностью. В F_1 (Дикуль $\times$ *sim*) в большинстве случаев доминировал "дикий тип", но некоторые гибриды несли мутантный признак. Возможно, сорт Дикуль несет слабый вариант соответствующего мутантного гена, однако частичное доминирование мутации в F_1 наблюдалось и в других аналогичных экспериментах. В F_2 получено расщепление, статистически не соответствующее моногенному при рецессивном наследовании мутантного признака ($\chi^2=9,49$): доля мутантных растений заметно превышала ожидаемые 25%.

Таблица 1

Наследование мутации *serial installation of meristems (sim)* в комбинации "Дикуль $\times$ *sim*"

Фенотип	Дикуль	линия <i>sim</i>	F_1	F_2
дикий тип	1193	31	60	259
<i>sim</i> (генеративные узлы)	7 (слабый)*	83	3	121
<i>sim</i> (соцветие и ветвь в одном узле)		3		
<i>sim</i> (вегетативные узлы)		5		

*цветок у основания



Рис. 1. Мутация serial installation of meristems

(2) *determinate floret cluster (dfc)*

Рецессивная моногенная мутация (расщепление в F_2 ($dfc \times wt$ (сорт Диалог)) – 294wt: 86 dfc , $\chi^2=1,14$). Вызывает сокращение числа цветков в элементарном соцветии до 1-3. Мутантный признак рассматривается как один из наиболее перспективных для использования в селекции [12].



Рис. 2. Мутация determinate floret cluster

(3) *articulation (atl)*

Рецессивная моногенная мутация (расщепление в F_2 (wt (дикий тип) $\times atl$) – 215wt : 66atl, $\chi^2=0,34$; в F_2 ($atl \times wt$) – 142wt : 36atl, $\chi^2=2,16$), блокирует формирование разделительного слоя на цветоножке (эпистатирует доминантный ген *SHT*, сцепленный с локусом *S4* (гомостилия *F. ho-*

motropicum)): в популяции, расщепляющейся одновременно по *atl* и гаплотипу *SHT-S4*, все гомостильные растения мутантной формы были устойчивы к опадению семян, тогда как все гомостильные растения дикого типа были опадающими. Кроме того, мутация вызывает ряд морфологических изменений, например, формирование под цветком чешуевидной или лепестковидной структуры. Иногда один лепесток отсутствует в околоцветнике, но формируется несколько ниже, сбоку от цветоножки (Рис. 3). Эти данные пока не интерпретированы в рамках классической модели развития цветка [13].

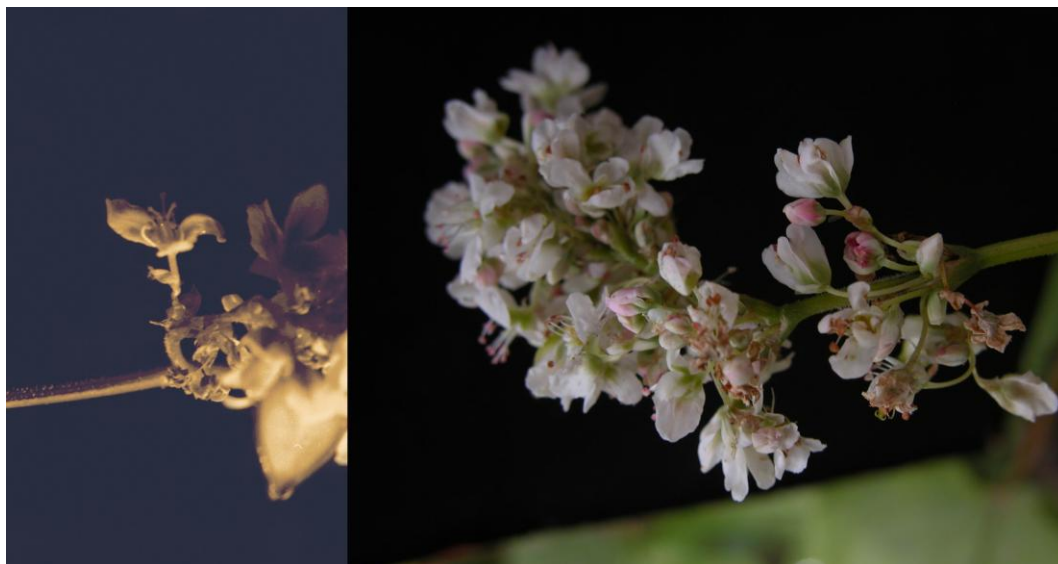


Рис. 3. Мутация *articulati*

(4) *tepal-like bract (tlb)*

Мутация вызывает лепестковидность брактей (кроющего листа цветка) [9-10] (Рис. 4).

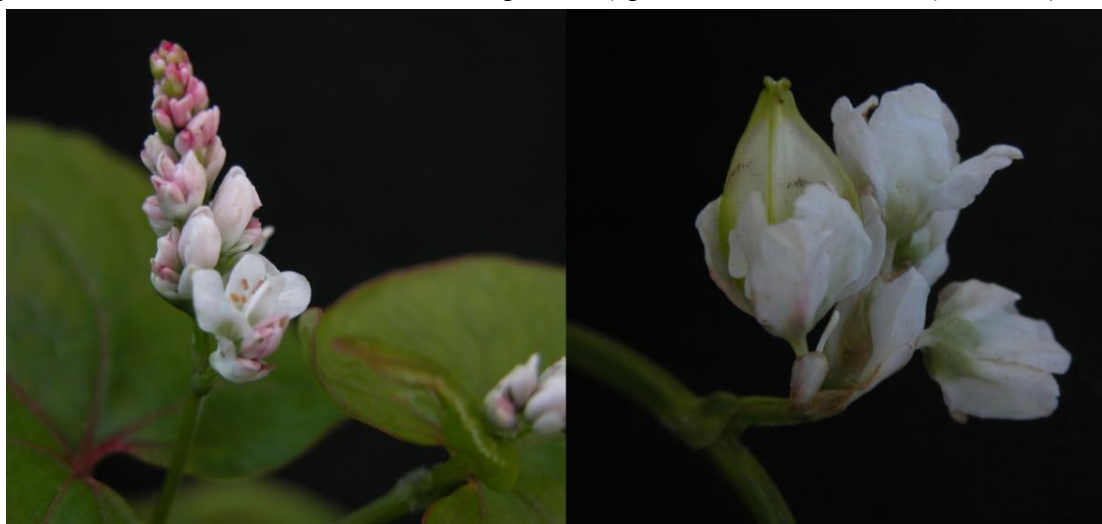


Рис. 4. Мутация *tepal-like bract*

В скрещиваниях с диким типом наследуется рецессивно моногенно (в F_2 ($tlb \times wt$) соотношение мутантов и растений "дикого типа" составило 131:376, $\chi^2=0,19$; в F_2 ($wt \times tlb$) – 25:104, $\chi^2=2,17$). Сделан вывод, что ген *TLB* контролирует базальную границу экспрессии генов класса В [9-10]. Ген тесно сцеплен с локусами *S4* и *SHT* (группа сцепления №4). В F_2 ($tlb \times SHT-S4$) получено расщепление 217wt : 67 tlb, причем все мутанты были длинностолбчатыми и устойчивыми к опадению, а все растения дикого типа – гомостильными и опадающими. Среди гибридов $F_2(tlb \times$

F. esculentum subsp. *ancestrale*) также не было обнаружено рекомбинантных классов по генам *TLB* и *SHT*; соотношение составило 177 wt :56 tlb.

(5) *chimeric perianth (chp)*

Рецессивная моногенная мутация (в F_2 соотношение мутантов и растений "дикого типа" составило 71:237, $\chi^2=0,62$). Выделена из популяции, расщепляющейся по мутации *tlb*. Вызывает замену 2-3 лепестков химерными структурами, сочетающими признаки лепестков и генеративных органов (как правило – карпелл, иногда наблюдаются признаки пыльников) (Рис. 5). Аналоги на других объектах неизвестны. Фенотип мутанта может свидетельствовать о генетической неидентичности элементов простого околоцветника у гречихи.

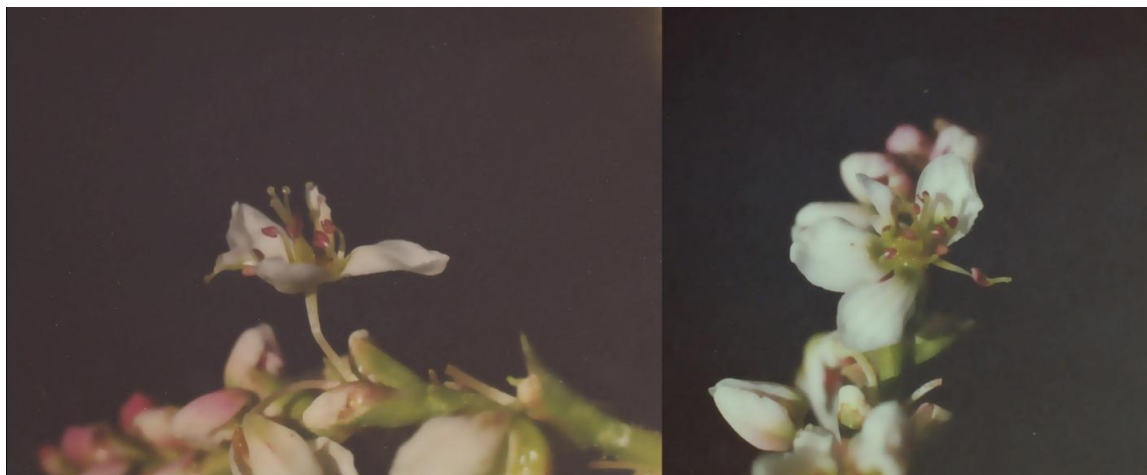


Рис. 5. Мутация *chimeric perianth*

(6) *green corolla (gc)*

Мутация вызывает полное или частичное превращение части лепестков в листья, остальные лепестки приобретают зеленую окраску. Вероятно, такая мутация впервые была обнаружена А. Альтгаузенем в 1908 году. В дальнейшем мутанты такого типа встречались неоднократно, в том числе в результате обработок мутагенами и в экспериментах с инбридингом [14,15]. Создание во ВНИИЗБК на основе мутации *gc* районированного сорта гречихи Дизайн представляет собой первый пример использования гомеозисной мутации в практической селекции.



Рис. 6. Мутация *green corolla*

(7) *carpelloid (fagopyrum apetala 2 (fap2))*

Мутация впервые выделена А.М. Сабитовым [16]. Вызывает замену элементов простого околоцветника карпеллами. Характеризуется варьирующей экспрессивностью (превращение лепестков может быть полным или частичным); в скрещиваниях с нормой карпеллоидность обычно наследуется как рецессивный моногенный признак, но отмечены случаи проявления в F₁.



Рис. 7. Мутация *carpelloid*

(8) *shoots in inflorescence*

Мутация вызывает формирование побегов в пределах соцветия (Рис. 8), наследуется рецессивно моногенно: в F₂ соотношение мутантов и растений "дикого типа" составило 38:152, $\chi^2=2,53$.



Рис. 8. Мутация «побеги из соцветий»

Заключение

Созданная коллекция мутаций, большинство из которых не имеет аналогов на других объектах, в настоящее время используется в молекулярно-генетических исследованиях [17-18]. Некоторые мутации нашли применение в селекции гречихи [12].

Литература

1. Фесенко, Н.Н. Генетический контроль гетероморфной несовместимости у гречихи *Fagopyrum esculentum* Moench. / Н.Н.Фесенко, И.Н. Фесенко // В кн.: Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005. С. 290-302.
2. Фесенко, И.Н. Наследование гомостилии цветка автогамного вида *Fagopyrum tataricum* Gaertn. в межвидовых скрещиваниях с гетеростильным перекрестноопылителем *F. cymosum* Meisn. / И.Н. Фесенко // Доклады РАСХН. – 2010. – №5. – С. 5-7.
3. Фесенко, И.Н. Наследование признаков системы размножения межвидовыми гибридами гречихи (*Fagopyrum* Mill.): специальность 03.00.15 «Генетика»: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Фесенко Иван Николаевич; [ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова]. – СПб., 2002. – 19 с.
4. Фесенко, А.Н. Использование межвидовой гибридизации в селекции гречихи посевной / А.Н. Фесенко, Н.Н. Фесенко // Доклады РАСХН. – 2002. – №5. – С.11-13.
5. Фесенко, А.Н. «Эволюционный» метод отбора на повышение устойчивости гречихи посевной к инбридингу / А.Н. Фесенко, И.Н. Фесенко, И.А. Гуринович // Вестник ОрелГАУ. – 2010. – №6. – С. 111-115.
6. Фесенко, Н.Н. Функциональные фрагменты реликтовой гаметофитной системы самонесовместимости ассоциированы с локусами, определяющими тип цветка *Fagopyrum esculentum* Moench. (гетеростильный перекрестноопылитель) и *F. homotropicum* Ohnishi (самоопылитель с гомостильными цветками) / Н.Н. Фесенко, И.Н. Фесенко // Генетика. – 2011. – Т.47. – С. 48–56.
7. Фесенко И.Н. Генетические и биохимические исследования эволюционной истории близкородственных видов *Fagopyrum cymosum* Meisn. и *F. tataricum* Gaertn. / И.Н. Фесенко, Т.Н. Лазарева // Ученые записки Орловского государственного университета, 2011. – №5 (43). – С. 243-249.
8. Фесенко, И.Н. Генетический анализ некоторых последствий эволюции дикого автогамного вида *Fagopyrum homotropicum* Ohnishi и возделываемого перекрестноопылителя *F. esculentum* Moench. / И.Н. Фесенко, А.Н. Фесенко // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2013. – №3(7). – С. 19-25.
9. Фесенко, А.Н. Участие гена *TEPAL-LIKE BRACT (TLB)* в определении границы между брактеей и околоцветником у *Fagopyrum esculentum* Moench. / А.Н. Фесенко, И.Н. Фесенко, М.Д. Логачева, А.А. Пенин // Генетика. – 2005. – Т. 41. – С. 1644-1649.
10. Logacheva, M. D. Genetic and morphological analysis of floral homeotic mutants *tepal-like bract* and *fagopyrum apetal* of *Fagopyrum esculentum* / M.D. Logacheva, I.N. Fesenko, A.N. Fesenko, A.A. Penin // Botany. – 2008. – V. 86. – P. 367-375.
11. Penin, A.A. Some characteristics of genetic control of *Fagopyrum esculentum* flower development / A.A. Penin, A.N. Fesenko, I.N. Fesenko, M.D. Logacheva // Wulfenia. – 2009. – V.16. – P.1-11.
12. Фесенко, А.Н. Перспективы использования мутации *determinate floret cluster* в селекции гречихи / А.Н. Фесенко, О.В. Бирюкова, О.А. Шипулин, И.Н. Фесенко // Вестник ОрелГАУ. – 2012. – №3. – С. 41-44.
13. Soltis, D.E. The ABC model and its applicability to basal Angiosperms / D.E. Soltis, A.S. Chanderbali, S. Kim [et al.] // Ann. Bot. – 2007. – V. 100. – P. 155-163.
14. Алексеева, Е.С. Гречиха зеленоцветковая - настоящее и будущее / Е.С. Алексеева, В.П. Кушнир. – Кам'янець-Подільський: Медобори, 2003. – 176 с.
15. Фесенко, Н.В. Селекция и семеноводство гречихи / Н.В. Фесенко. – М.: Колос, 1983. – 191с.
16. Sabitov, A.M. New buckwheat form with carpelloid petals / A.M. Sabitov // Proc. 4th Intl. Symp. Buckwheat. – 1989. – V. 2. – P. 240-250.
17. Demidenko, N.V. Selection and validation of reference genes for quantitative real-time PCR in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) based on transcriptome sequence data / N.V. Demidenko, M.D. Logacheva, A.A. Penin // PLoS One. – 2011. – 12; 6(5): e19434.
18. Logacheva, M.D. De novo sequencing and characterization of floral transcriptome in two species of buckwheat (*Fagopyrum*) / M.D. Logacheva, A.S. Kasianov, D.V. Vinogradov et al. // BMC Genomics. – 2011. – №12. – P. 30.

MUTATIONS AFFECTING DEVELOPMENT OF FLOWER AND INFLORESCENCE IN BUCKWHEAT (*FAGOPYRUM ESCULENTUM* MOENCH.)

A.N.Fesenko, I.N.Fesenko

The All-Russia Research Institute of Legumes and Groat Crops

Abstract: The article provides a brief overview of mutations affecting the development of flower and inflorescence in buckwheat. Mutations *sim*, *dfc*, *atl*, *tlb*, *chp* and shoots in inflorescence have been isolated in VNIIZBK; their counterparts at other species is unknown.

Keywords: homeotic mutation, buckwheat, *Fagopyrum*.