

НОВАЯ ГЕТЕРОФИЛЛЬНАЯ ФОРМА ГОРОХА

А.А. ЗЕЛЕНОВ, кандидат сельскохозяйственных наук

А.Н. ЗЕЛЕНОВ, доктор сельскохозяйственных наук

ФГБНУ «ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»

E-mail: zelenov-a-a@yandex.ru

В расщепляющейся гибридной популяции от скрещивания многократно непарноперистого образца Л1-143 с усиковой акацией Уник-3 обнаружена новая форма гороха с ярусной гетерофиллией, у которой на стебле последовательно формируются тройчатые, 5-листочковые листья и листья типа усиковой акации. Предполагается, что в соответствии с «основным биогенетическим законом» Мюллера-Геккеля тройчатые листья могут указывать на происхождение рода *Pisum* L. от родственного с *Trifolium* L. и *Medicago* L. 16-хромосомного предкового вида.

Ключевые слова: горох, гетерофиллия, эволюция.

Гетерофиллией, или разнолистностью, у растений обозначают сочетание на одном стебле различных по форме, размерам и строению (архитектонике) срединных (развитых) листьев. В природе это явление встречается нередко. Например, у стрелолиста обыкновенного, водяного лютика, колокольчика круглолистного, короставника полевого и других. Среди сельскохозяйственных культур разнолистность обнаружена у формы гороха хамелеон [1].



В 2016 г. в F₃ гибридной комбинации Л1-143 х Уник-3 нами выявлена новая гетерофилльная форма гороха (рисунок). У этой формы семь развитых нижних листьев на стебле тройчатые, как у клевера. Срединный листочек на длинном черешочке, боковые листочки сидячие. Выше, на границе вегетативной и генеративной частей стебля, два листа с пятью листочками (две пары и апикальный). В зоне плодоношения листья типа усиковой акации: две пары листочков, субапикальная пара усиков и апикальный листочек. Листочки всех листьев крупные, ромбической формы. Прилистник редуцированный. Цветок фертильный, мелкий. Венчик белый. Боб прямой с острой верхушкой. Семена округлые, гладкие, желтые. Рубчик чёрный. Константность описанных признаков была проверена в 2017 и 2018 гг.

Рисунок. Растение новой гетерофилльной формы Трифоль.

Компоненты скрещивания: генотип Л1-143 – многократно непарноперистая форма с редуцированными прилистниками из Центра Джона Иннеса (Великобритания). Уник-3 – усиковая акация с нормальными прилистниками получена нами в результате скрещивания линии Аз-96-610 (хамелеон) х Adept (листочковый сорт из Чехии).

Новой разнолистной форме, в отличие от хамелеона, из-за относительно большого числа тройчатых, как у клевера, листьев мы дали название **Трифоль**.

Гетерофиллия у растений может быть вызвана разными причинами. Так, у стрелолиста обыкновенного архитектоника листа определяется экологическими условиями, в которых формируются листья: под водой – лентовидные, на поверхности воды – лопатчатые, над водой – стреловидные.

Изменчивая морфология листьев хамелеон обусловлена физиологическими и экологическими факторами. Физиологические связаны с динамикой накопления и утилизации крахмала в листьях и прилистниках [2, 3]. На первых этапах онтогенеза не используемый на рост и развитие растения ассимилируемый им крахмал депонируется в паренхиме листьев и прилистников. Вследствие этого, в геноме блокируется аллель *uni^{fac}*, и растение формирует усатые листья. Перед бутонизацией и вплоть до созревания бобов потребность в ассимилятах возрастает, и блокада снимается. Активность физиологических механизмов корректируется экологическими условиями, в которых основную роль играет интенсивность света, что отражается на экспрессивности проявления гетерофиллии [1].

Филогенетическая разнолиственность базируется на «основном биогенетическом законе» Мюллера-Геккеля, согласно которому «онтогенез есть краткое повторение (рекапитуляция) филогенеза» [4]. Другими словами, в процессе онтогенетического развития отражается предшествующая история данного вида.

Тройчатые листья у представителей рода *Pisum* L. отсутствуют. Правда, H.Lamprecht [5] сообщил об обнаружении мутанта с «межвидовым» геном *Uni*, который в рецессивном состоянии формирует двух–трёхлисточковые, как у клевера, листья. Строение цветков у этого мутанта нарушено, и они были стерильными. С другой стороны, у клевера лугового (красного) и люцерны посевной (синей) имеются 5-листочковые формы, что может свидетельствовать об общности их происхождения на каких–то этапах эволюции. Работы по секвенированию геномов растений, в которых выявлено сходство (синтения) генома гороха с геномами других бобовых: люцерны, лядвенец, нут, соя [6, 7], служат подтверждением этой версии уже на молекулярном уровне.

Р.Х. Макашева, опираясь на результаты морфологических, экологических, генетических исследований диких и примитивных форм, а также на данные серологического анализа белков семян, предположила, «что горох произошёл от вымершего многолетнего дикорастущего вида, произраставшего в горах Передней Азии. Вполне возможно, что ближайшим его сородичем был интегральный род *Vavilovia* Fed., современным представителем которого можно считать *Vavilovia formosa* Fed., сочетающего в себе признаки, характерные родам чина, горох, вика» [8].

У гороха и вавилонии диплоидное число хромосом равно 14, у диплоидных видов клевера и люцерны – 16. Поэтому наиболее вероятно, что предком *Vavilovia* Fed. могла быть родственная клеверу или люцерне 16-хромосомная форма с двумя негомологичными акроцентрическими хромосомами, которые слились в одну метацентрическую (робертсоновская транслокация). Центры происхождения названных родов совпадают [9]. Исследованиями В.П.Чехова [10] показано, что эволюция кариотипов у бобовых шла в сторону уменьшения основного числа хромосом.

По современным представлениям о генетике архитектоники листа гороха функционирование генов у новой гетерофилльной формы Трифоль можно представить следующим образом. В целом, строение всех листьев на растении определяется взаимодействием генов *Uni*, *Uni^{fac}* и *Tl*. Тройчатые листья контролируются рецессивным аллелем *uni*. В отличие от описанного Лампрехтом мутанта фертильность Трифоля обусловлена, по-видимому, генотипической средой этой формы. 5-листочковые листья формируются в результате взаимодействия аллелей *uni^{fac}tl*. Рецессивный аллель *uni^{fac}* в гомозиготном состоянии определяет архитектонику листа усиковой акации.

Таким образом, в дополнение к хамелеону выявлена вторая гетерофилльная форма Трифоль. Благодаря формированию у неё на первых этапах онтогенеза тройчатых листьев, предполагается, что предковой формой гороха, как и других представителей трибы *Vicieae* (Adans.) DC., был родственный клеверу и люцерне 16-хромосомный вид.

Литература

1. Зеленов А.Н., Задорин А.М., Зеленов А.А. Первые результаты создания сортов гороха морфотипа хамелеон // Зернобобовые и крупяные культуры, – 2018. – № 2 (26). – С. 10-17.
2. Новикова Н.Е. Накопление и утилизация крахмала в листьях гороха в связи с семенной продуктивностью // Актуальные вопросы селекции зернобобовых культур интенсивного типа. – Орёл, – 1983. – С. 14-20.
3. Амелин А.В. УПП листовых пластинок – идентифицирующий признак сортов гороха с различной продуктивностью // Методы интенсификации селекционного процесса – Одесса: ВСГИ, – 1990. – С. 17-18.
4. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: МГУ, – 1999. – 640 с.
5. Lamprecht H / Das Gen Uni und seine Koppelung mit anderen Gene bei *Pisum* // Hereditas, - 1933. – Bd. 18. – S.269-296.
6. Smýkal R., Aubert G., Buritin J. et al. Pea (*Pisum sativum* L.) in the Genomic Era // Agronomy, 2012; 2. p. 74-115.
7. Костерин О.Е. При царе горохе (*Pisum sativum* L.): непростая судьба первого генетического объекта // Вавиловский журнал генетики и селекции, – 2015; 19 (1). – С. 13-26.
8. Макашева Р.Х. Горох. Культурная флора СССР, т. IV. Зерновые бобовые культуры, – 1979. – С. 23-324.
9. Вавилов Н.И. Мировые очаги (центры происхождения) важнейших культурных растений // Избранные сочинения. Генетика и селекция. – М.: «Колос», – 1966. – С. 184–216.
10. Чехов В.П. Основные числа хромосом и филогенетические отношения родов, субтриб и триб сем. Leguminosae // Бюллетень МОИП, отд. биол., – 1937. Т. 46, вып. 4 – С. 233-240.

NEW HETEROPHYLLOUS FORM OF PEA

A.A. Zelenov, A.N. Zelenov

FSBSI «FEDERAL SCIENTIFIC CENTER OF LEGUMES AND GROAT CROPS»

Abstract: *In the splitting hybrid population from crossing of multiple pinnate leaf sample II - 143 with tendrill acacia Unik-3, a new form of pea with a tiered heterophyllia was found, in which three-leaflet leaves, five-leaflet leaves and leaves of the type tendrill acacia form successively on the stem. It is assumed that, in accordance with the «basic biogenetic law» of Müller-Haeckel the three-leaflet leaves may indicate the origin of the genus Pisum L. from related to Trifolium L. and Medicago L. 16-chromosome ancestral species.*

Keywords: peas, heterophyllia, evolution.

DOI: 10.24411/2309-348X-2018-11025

УДК 635.656

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФАКТОРНОГО АНАЛИЗА В СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ГОРОХА

Р.В. БЕЛЯЕВА, кандидат сельскохозяйственных наук

С.Н. АГАРКОВА, доктор биологических наук

ФГБНУ «ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»

В статье представлены результаты полевого изучения 162 образцов гороха из коллекции ВИР имени Н.И. Вавилова по комплексу морфологических признаков и показателей продуктивности с использованием факторного анализа. Выделены источники ценных признаков, представляющие интерес для селекции.

Ключевые слова: горох, коллекция, факторный анализ, источники хозяйственно ценных признаков.

Интенсивное проникновение математических идей в биологию началось относительно недавно. Основоположник генетики Грегор Мендель во второй половине XIX века использовал математический аппарат как средство выяснения наследования признаков