

ПОЛИМЕРНЫЕ ГЕНЫ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДЛИНЫ ПЕСТИКА ДЛИННОСТОЛБЧАТОЙ ФОРМЫ *FAGOPYRUM ESCULENTUM* MOENCH.

Н.Н. ФЕСЕНКО, кандидат биологических наук

E-mail: fesenko.n.n@rambler.ru

ФГБНУ ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР

Аннотация. В статье представлен детальный анализ наследования двух Гк-форм (гомостилия с коротким пестиком и короткими тычинками) *Fagopyrum esculentum*, тип цветка которых контролируется полимерными генами. Качественный анализ расщеплений был дополнен количественным (метод Н.А.Соболева). Выявлено 4 гена-модификатора: длинностолбчатая (Д) форма несет плюс-аллели всех четырех генов; Гк-фенотип определяется гомозиготой по как минимум двум минус-аллелям. Два из этих генов-модификаторов сцеплены с рецессивным аллелем *s*. Эти полимерные гены формируют генетический фон для локуса гетеростилии. Минус-аллели присутствуют в популяциях в небольшой концентрации, и получают селективное преимущество только в случае вынужденного самоопыления или скрещиваний между растениями с одинаковым типом цветка.

Ключевые слова: гречиха, гетеростилия, гомостилия, *Fagopyrum esculentum*.

Для цитирования: Фесенко Н.Н. Полимерные гены, регулирующие изменчивость длины пестика длинностолбчатой формы *Fagopyrum Esculentum* Moench. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2024; 4(52):46-50. DOI: 10.24412/2309-348X-2024-4-46-50

POLIMERIC GENES REGULATING STYLE LENGTH VARIABILITY WITHIN PIN MORPH OF COMMON BUCKWHEAT *FAGOPYRUM ESCULENTUM* MOENCH.

N.N. Fesenko

FSBSI FEDERAL SCIENTIFIC CENTER OF LEGUMES AND GROAT CROPS

Abstract: The article presents a detailed analysis of the inheritance of two SH-morphs (homostyly with the short pistil and short stamens) of *Fagopyrum esculentum*, the flower type of which is controlled by polymeric genes. The qualitative analysis of the segregations was supplemented by a quantitative one (by N.A. Sobolev's approach). Four modifier genes were identified: the long-styled (pin) morph carries plus-alleles of all four genes; a HS-phenotype is determined by minus-alleles at least in two loci. Two of these modifier genes are linked to the recessive allele *s*. These polymeric genes form a genetic background for the heterostyly locus (*S*). Minus alleles are present in populations in small doses and get a selective advantage under conditions of forced self-pollination or crossing between plants of the same flower type.

Keywords: buckwheat, heterostyly, homostyly, *Fagopyrum esculentum*.

Гречиха обыкновенная (*Fagopyrum esculentum* Moench.) перекрестноопылитель с гетероморфной системой несовместимости (гетеростилией): популяции состоят из растений с длинностолбчатыми (длинный пестик, короткие тычинки, мелкая пыльца) и короткостолбчатыми (короткий пестик, длинные тычинки, крупная пыльца) цветками, результативные скрещивания в норме возможны только между разными формами, т.е. Д × К или К × Д. Самоопыление или скрещивания в пределах одной формы, как правило, малоэффективны. Способность к результативному самоопылению обычно связана с

мутациями, определяющими гомостильный тип цветка (пестик и тычинки сопоставимой длины). Возникновение таких форм может быть связано как с мутациями в локусе гетеростилии, так и с изменениями генетического фона.

Массовое самоопыление гречиши позволило выделить две гомостильные линии полигенной природы с короткими пестиком и тычинками (Гк): форма 'Pennline 10' (в нашей классификации – Гк2) [1] и форма Гк1 [2]. В комбинации Гк × Д обе формы наследуются сходным образом: обе рецессивны к Д-типу в F1, в F2 в обоих случаях наблюдается расщепление по двум генам [3-4]. Однако есть и различия. Так, гены, укорачивающие пестик Гк1, проявляются и в F1 Гк1 × Д: гибриды F1 имеют укороченный Д-пестик. Гибриды F1 Гк1 × Гк2 имели полудлинностолбчатый тип цветка (частично восстановлен дикий тип), т.е. гены, укорачивающие пестик форм Гк1 и Гк2, неаллельны [3-4].

Обе линии самофертильны, но между ними есть различия. Очень короткий пестик Гк1 одинаково совместим с крупной (thrum) и мелкой (pin) пылью (универсальная совместимость) [5]. Пыльца Гк1 мелкая, типичная для Д-типа (таблица 2). Ее совместимость также типична для пылицы Д-типа. Пестик формы Гк2 длиннее, чем у Гк1, и его совместимость с крупной пылью короткостолбчатой (К) формы была в 2 раза выше, чем с мелкой пылью Д-формы [5]. Пыльца Гк2 была в $(28,1 : 20,4) = 1,38$ раза крупнее, чем у стандартных длинностолбчатых растений сорта Богатырь, но мельче в $(48,7 : 28,1) = 1,73$ раза, чем пыльца стандартных короткостолбчатых растений. Пыльца почти такого же размера была обнаружена у одного из пяти исследованных растений длинностолбчатой популяции Полесская. Поскольку «увеличенный» размер позволяет пыльце преодолевать длинный пестик, этот признак должен был быть подхвачен естественным отбором в условиях самоопыления или иллегитимного опыления длинностолбчатых растений [5]. Увеличенный размер пылицы линии Гк2 частично наследуется гибридами F1 с ее участием, что является причиной высокой самосовместимости таких гибридов с длинностолбчатыми цветками. Средняя завязываемость семян при самоопылении Д-растений F1 в наших полевых опытах составила 425 ± 75 (lim=22...946) в комбинации Гк2 × Д, и 353 ± 86 (lim=20...782) – в скрещивании К × Гк2. Завязываемость семян при самоопылении короткостолбчатых гибридов F1 (комбинация К × Гк2) была в 7-8 раз меньше: 55 ± 13 (lim=6...106) [5]. Таким образом, линия Гк2 является эффективным донором самофертильности для длинностолбчатых гибридов. Ее автор получил на ее основе ряд линий, различающихся по комбинационной способности [1].

Цель исследований - детальный анализ наследования рецессивной (по отношению к длинностолбчатому (Д) типу) полигенной гомостилии форм Гк1 и Гк2.

Материал и методы

Растительный материал

«Рецессивные» гомостильные линии с короткими пестиком и тычинками (Гк = короткая гомостилия):

- линия Гк1 была выделена в I2 при самоопылении растений сорта Богатырь [2]. Она имеет примерно одинаковую (короткую) длину пестика и тычинок;
- линия Гк2 была выделена при повторном самоопылении длинностолбчатых растений [1]; автор назвал ее «гомоморфной», так как рыльца ее пестика находятся немного выше уровня тычинок.

Гомостильная форма Гд1 с длинными тычинками и пестиков, выделенная Ф.Е. Замяткиным [6].

Генетический анализ расщепления по количественному признаку

Средние значения признака у родительских форм (P₁ и P₂) и гибридов (F₁ и F₂) определяли экспериментально. Меры доминирования и эпистаза, а также приблизительное число генов, участвующих в расщеплении, рассчитывали по следующей схеме [7]:

X_a - средняя арифметическая родителей, $X_a = 0,5(P_1 + P_2)$;

C_1 – сумма компонентов генетических взаимодействий в F₁, $C_1 = F_1 - X_a$;

C_2 – сумма компонентов генетических взаимодействий в F₂, $C_2 = F_2 - X_a$;

d_1 – компонента доминирования в F₁, $d_1 = 4C_2 - C_1$;

d_2 – компонента доминирования в F_2 , $d_2=0,5d_1$;
 f_1 – компонента эпистаза в F_1 , $f_1=2C_1-4C_2$;
 f_2 – компонента эпистаза в F_2 , $f_2=0,25f_1$;
 a' – полуразность между родительскими формами (в идеальном случае, когда все минус-аллели сосредоточены у P_2 , эта величина равна аддитивной компоненте a), $a'=0,5(P_1-P_2)$;
 D – мера доминантности, $D=d_1/a'$;
 E – мера эпистаза, $E=f_1/a'$;
 N – приблизительное число генов, участвующих в расщеплении,
 $N = \alpha'(\alpha' + |d_2| + |f_2|)/2 \sigma_g^2$,
 где σ_g^2 – генетическая дисперсия в F_2 .
 $\sigma_g^2 = \sigma_{F_2}^2 - \sigma_e^2$; $\sigma_e^2 = \sigma_{F_1}^2$, or $(\sigma_{P_1}^2 + \sigma_{P_2}^2) : 2$, или $F_2^2 \times (Cv^2_{P_1} + Cv^2_{P_2} + Cv^2_{F_1}) : 3$, где Cv – коэффициент вариации, $Cv = \sigma : X$.

Результаты и обсуждение

Количественные характеристики цветков родительских форм и гибридов представлены в таблице 1.

Таблица 1

Фенотипы родительских форм и гибридов по длине пестика и тычинок

Родительская форма, гибрид	Поколение	Длина пестика		Длина тычинок внутреннего круга		Длина тычинок внешнего круга	
		n	X	n	X	n	X
Д		50	2,58±0,02	85	1,59±0,02	127	1,45±0,02
Гк1		50	1,49±0,02	85	1,65±0,01	128	1,48±0,02
Гк2		50	1,91±0,02	88	1,69±0,01	132	1,45±0,01
Гк1 × Гк2	F ₁	50	2,20±0,02	88	1,65±0,02	143	1,45±0,01
	F ₂	389	2,10±0,01	346	1,70±0,01	533	1,46±0,01
Гк1 × Д	F ₁	60	2,36±0,02	176	1,63±0,01	225	1,57±0,01
	F ₂	116	2,26±0,03	330	1,70±0,01	417	1,55±0,01
Гк2 × Д	F ₁	50	2,64±0,03	84	1,76±0,02	134	1,60±0,01
	F ₂	296	2,31±0,01	341	1,59±0,01	525	1,46±0,01

Анализ полигенного расщепления проведен по признаку «длина пестика» на гибридах исследуемых форм с нормальной длинностолбчатой формой и между собой. Его результаты приведены в таблице 2.

Таблица 2

Результаты генетического анализа количественных различий по длине пестика

Комбинация	Длина пестика (средняя), мм				D	E	σ_g^2 , мм ²	Число генов
	P ₁	P ₂	F ₁	F ₂				
Гк1 × Д	1,49	2,58	2,36	2,26	1,06	-0,46	0,032	4
Гк2 × Д	1,91	2,58	2,64	2,31	-0,40	1,58	0,025	4
Гк1 × Гк2	1,49	1,91	2,20	2,10	5,24	-2,86	0,037	3

P – родительские формы, F – гибриды, D – мера доминантности, E – мера эпистаза, σ_g^2 – генотипическая дисперсия.

Различия в длине пестика между гомостильными линиями Гк1 и Гк2, а также длинностолбчатой (Д) формой, определяются полимерными генами. Показаны различные способы генетических взаимодействий в комбинациях Гк1 × Д и Гк2 × Д (таблица 4). Следовательно, полимерные гены, укорачивающие пестик линии Гк1, иные, чем у линии Гк2. Более того, в комбинации Гк1 × Гк2 у гибридов F₁ наблюдалось частичное восстановление дикого типа (длинный пестик и Д-тип цветка). Это также указывает на то, что

взаимодействующие гены неаллельны. Но почему количественный анализ комбинации Гк1 × Гк2 показал преобладание аллельных взаимодействий (сверхдоминирование)? Это ошибка? Нет. Статистический эффект сверхдоминирования здесь явно указывает на локализацию комплементарных генов в гомологичных хромосомах: благодаря сцеплению вместо отдельных полимерных генов-модификаторов (m1, m2 и т.д.) в расщеплении участвует группа сцепления (суперген).

Сцепление полимерных генов-модификаторов с локусом гетеростилии (S).

Линия Гд1 [6] имеет морфотип цветка Гд (длинная гомостилия), который определяется мутантным аллелем S-локуса: направление доминирования: К > Гд > Д [4]. Это глубоко инбредная линия с мелкими цветками. Гибриды F1 в комбинациях Д × Гд1, Гк1 × Гд1 и Гк2 × Гд1 были гомостильными (Гд – тип). В F2 всех скрещиваний наблюдалось расщепление 3 (длинные тычинки) : 1 (короткие тычинки). Расщепление перекрывалось с расщеплением по длине пестика, которое было хорошо заметно в скрещивании Гк1 × Гд1, менее заметно в скрещивании Гк2 × Гд1, и практически незаметно в комбинации Д × Гд1. Сцепление полимерных генов-модификаторов с S-локусом оценивалось путем сравнения средних значений длины столбика двух «качественных» классов, т.е. растений с длинными и короткими тычинками (табл. 3).

Таблица 3

Сравнительный анализ длины пестика растений с короткими (генотип ss) и длинными тычинками в гибридной популяции

Гибриды	Длина пестика, мм, X±m		X ₁ -X ₂	t	P
	Растения с длинными тычинками (X ₁)	Растения с короткими тычинками (X ₂)			
F ₂ Гк1 × Гд1	1,99±0,02	1,83±0,04	0,16	3,57	0,001
F ₃ Гк1 × Гд1	2,03±0,03	1,72±0,04	0,31	6,20	0,001
F ₂ Гк2 × Гд1	2,27±0,01	2,17±0,02	0,10	4,47	0,001
F ₂ Гд1 × Гк2	2,28±0,01	2,21±0,02	0,07	3,13	0,05
F ₂ Д × Гд1	2,46±0,03	2,55±0,04	-0,09	1,80	0,1

В комбинациях Гк1 × Гд1 и Гк2 × Гд1 различия были высоко значимыми (таблица 3). Таким образом, обе изученные Гк-линии несут полимерные гены, укорачивающие пестик, сцепленные с рецессивным аллелем s (признак – короткие тычинки).

Эта группа сцепления имеет структуру s/m1/m2: одна из Гк-линий несет супераллель s/m1-/m2+, другая линия – супераллель s/m1+/m2-, стандартные Д-растения – супераллель s/m1+/m2+. Следовательно, генотип F1 (Гк1 × Гк2) гетерозиготен ss/m1-m1+/m2+m2-, что обеспечивает статистический эффект сверхдоминирования при количественном анализе. Другим эффектом расщепления по этому супергену является увеличение генетической дисперсии в F2 Гк1 × Гк2 по сравнению с комбинациями Гк1 × Д и Гк2 × Д (таблица 2).

Заключение

У гречихи выявлено четыре сильных модификатора, влияющих на длину пестика рецессивной гомозиготы ss, два из которых сцеплены с рецессивным аллелем s. Не мутантные плюс-аллели этих генов определяют развитие длинностолбчатого (Д) морфотипа у гомозиготы ss. Мутантные минус-аллели определяют фенотип рецессивных (по отношению к длинностолбчатости) гомостильных форм с короткими тычинками и пестиком.

Литература

1. Marshall H.G. Isolation of self-fertile homomorphic forms in buckwheat *Fagopyrum sagittatum* Gilib. Crop Science. – 1969. – V. 9. – P. 651-653.
2. Фесенко Н.В., Антонов В.В. Новая гомостильная форма гречихи. Бюлл. ВНИИЗБК. – 1973. – Вып. 5. — С. 12-14.
3. Фесенко Н.Н. О природе короткостолбчатых гомостильных форм у гречихи. Бюлл. ВНИИЗБК. – 1978. – Вып.23. – С.14-17.

4. Fesenko N.N. The system of buckwheat reproduction: three types of flower homostyly inheritance. Proc. 4th Intl. Symp. Buckwheat at Orel. –1989. –V. 1. – P. 193-201.
5. Fesenko N.N. Morphological factor in the system of compatibility- incompatibility of *Fagopyrum esculentum* Moench. Proc. 6th Intl. Symp. Buckwheat at Ina. – 1995. – V. 1. – P. 463-468.
6. Замяткин Ф.Е. Самоопыляющаяся гречиха. В кн.: Селекция генетика и биология гречихи. Орел, 1971. С.103-111.
7. Соболев Н.А. Генетический анализ количественных признаков. Цитология и генетика. – 1976. – Т. 10. – С. 424-436.

References

1. Marshall H.G. Isolation of self-fertile homomorphic forms in buckwheat *Fagopyrum sagittatum* Gilib. *Crop Science*, 1969, V. 9, pp. 651-653.
2. Fesenko N.V., Antonov V.V. A new homostylous morph of buckwheat. *Bull. VNII ZBK*, 1973, V. 5, pp. 12-14. (In Russian)
3. Fesenko N.N. On the nature of short-styled homostylous forms of buckwheat. *Bull. VNIIZBK*, 1978, V. 23, pp. 14-17. (in Russian)
4. Fesenko N.N. The system of buckwheat reproduction: three types of flower homostyly inheritance. Proc. 4th Intl. Symp. Buckwheat at Orel, 1989, V. 1, pp. 193-201.
5. Fesenko N.N. Morphological factor in the system of compatibility- incompatibility of *Fagopyrum esculentum* Moench. Proc. 6th Intl. Symp. Buckwheat at Ina, 1995. vol. 1: 463-468.
6. Zamyatkin F.E. Self-pollinated buckwheat. In: *Selektsiya, genetika I biologiya grechikhi*. Orel, 1971. pp.103-111. (in Russian)
7. Sobolev N.A., Genetic analyses of quantitative traits. *Cytology and Genetics*, 1976, V. 10, pp. 424-436. (in Russian)