

УДК: 575.113.3:633.854.78

## Наследование панцирного слоя и окраски гиподермы в перикарпии подсолнечника

Н.А.Горохивец, Е.В.Ведмедева

*Институт масличных культур НААН (Запорожье, Украина)  
nadya15g@yandex.ua*

Представлены результаты изучения наследования пигментации гиподермы и наличия панцирного слоя в околоплоднике семян линий подсолнечника. Подтверждено моногенное наследование по доминантному типу: панцирности (ген *P*) и белой окраски гиподермы (ген *Hyp*) в перикарпии. Оба признака наследуются независимо друг от друга. Показано, что различия в окрасках панцирных и непанцирных семян являются результатом наложения пигментации в слоях околоплодника.

**Ключевые слова:** *подсолнечник (Helianthus annuus), семянка, окраска перикарпия, эпидермис, гиподерма, панцирный слой.*

## Успадкування панцирного шару і забарвлення гіподерми в перикарпії соняшнику

Н.А.Горохівець, К.В.Ведмедєва

Представлені результати вивчення успадкування пігментації гіподерми і наявності панцирного шару в оплодні сім'янок ліній соняшнику. Підтверджено моногенне спадкування за домінантним типом: панцирності (ген *P*) і білого забарвлення гіподерми (ген *Hyp*) в перикарпії. Обидві ознаки успадковуються незалежно одна від одної. Показано, що відмінності в забарвленні панцирних і непанцирних сім'янок є результатом накладення пігментації в шарах оплодню.

**Ключові слова:** *соняшник (Helianthus annuus), сім'янка, забарвлення перикарпії, епідерміс, гіподерма, панцирний шар.*

## Inheritance of testa layer and hypodermis coloring in sunflower pericarp

N.A.Gorohivets, E.V.Vedmedeva

The article presents results of the research of inheritance of hypodermis pigmentation and testa layer presence in the pericarp of achenes of sunflower lines. Dominant type monogenic inheritance has been confirmed for presence of testa layer (gene *P*) and for white hypoderm coloring (gene *Hyp*) in the pericarp. Both traits are inherited independently of each other. It has been shown that differences in color of testaceous and untestaceous achenes are the result of pigmentation superposition in the pericarp layers.

**Key words:** *sunflower (Helianthus annuus), achene, pericarp coloring, epidermis, hypodermis, testa layer.*

### Введение

Подсолнечник является основной масличной культурой в Украине. Его многочисленные сорта и гибриды, включенные в реестр селекционных достижений, различаются между собой по ряду признаков, но очень редко по окраске семянки, которая определяется пигментацией перикарпия (Зеленский и др., 2011).

Признак окраски перикарпия относится к качественным, отличается высокой стабильностью и четкостью в проявлении, что позволяет определять различия между сортами или родительскими формами гибридов подсолнечника.

Существует несколько классификаций по окраске семян подсолнечника, но все они основаны на визуальном описании и не учитывают пигментацию в разных слоях перикарпия (Кириченко, 2005). Более объективно определять окраску семян можно оценивая пигментацию в эпидермальном и гиподермальном слоях перикарпия, а также наличие или отсутствие панцирного (фитомеланинового) слоя между гиподермой и склеренхимой. Так, В.В.Толмачев, характеризуя структуру околоплодника, определяет окраску каждого из слоев отдельно, и потом уже наложение окрасок дает конечный результат (Толмачёв, 2005).

Эпидермис – внешний однорядный слой клеток, который может быть пигментирован полностью, в виде полос или быть прозрачным. По данным В.В.Толмачёва и Т.А.Перестовой, ген, контролирующей окраску эпидермиса, имеет три аллеля: *Ew* (эпидермис, лишенный пигментации), *Estr* (пигментация эпидермиса в виде полос), *Edg* (сплошная пигментация). Доминирование в ряду аллелей ими представлено как: *Ew* > *Estr* > *Edg* (Толмачёв, Перестова, 1997). J.A.Mosjidis считает, что полосатая окраска эпидермиса контролируется серией из трех генов с кумулятивным действием, 4-й ген ингибирует присутствие пигментации в этом слое (Mosjidis, 1982).

Гиподерма расположена под эпидермисом в 3–4 ряда. Исследования G.N.Fick показали существование доминантного гена *Hyp*, контролирующего образование белой окраски гиподермы, ингибитора тёмно-серой или коричнево-серой пигментации (Fick, 1978). Позднее A.Leon и соавторами этот ген был локализован на молекулярно-генетической карте (Leon et al., 1996). В.В.Толмачёв указал, что окраска гиподермы контролируется геном с неполным доминированием, определяет белую (*Hyp Hyp*), светло-серую (*Hyp hyp*) и тёмную (*hyp hyp*) окраску гиподермы (Толмачёв, 2005).

Панцирный слой состоит из фитомеланина – аморфного чёрного вещества. Он не только защищает семянку от подсолнечниковой моли, но и влияет на проявление окраски перикарпия. Известно, что наличие этого слоя контролируется одним доминантным геном *P* с полным доминированием (Бочкарёв и др., 1992).

Как видно, информации по наследованию окраски перикарпия недостаточно. Требуются исследования для дополнения и конкретизации известных данных по генетике пигментации в каждом структурном слое околоплодника. Это даст возможность расширить знания по частной генетике подсолнечника, а также использовать окраску семян как маркерный признак линий и гибридов для поддержания генетической чистоты материала при семеноводческой работе.

Целью нашей работы было изучить наследование признака окраски семянки у линий подсолнечника культурного: APS25, InK85, M19, APS56, MV8, InK630, учитывая особенности пигментации в каждом слое перикарпия.

### Материалы и методы

Работу проводили в лаборатории генетических ресурсов и селекции высокоолеинового и кондитерского подсолнечника ИМК НААН Украины в 2012–2013 годах. Материалом для исследований служили линии подсолнечника (*Helianthus annuus* L.), у которых наблюдали различия в пигментации эпидермиса и гиподермы околоплодника семянки, типе панцирности: APS25, InK85, M19, APS56, MV8, InK630. Семянки линии APS25 были чёрные с бурыми полосами, непанцирные со светло-серой окраской гиподермы, линии InK85 – чёрные со светло-серыми полосами, панцирные, с белой пигментацией гиподермы. Линия M19 имела семянки чёрные с темно-серыми полосами, серую гиподерму и панцирный слой, линия APS56 – серые со светлыми полосами, непанцирные семянки, белую гиподерму. У линии MV8 наблюдали чёрную с тёмно-серыми полосами окраску семянок, панцирный слой, светло-серую гиподерму. У линии InK630 семянки были чёрные с белыми полосами, непанцирные, с белой гиподермой.

Семена высевали в полевых условиях двурядковыми деланками. В каждом рядке по 10 гнезд. Размещение гнезд 70 × 70 см. В одном гнезде оставляли по 2 растения. Скрещивания проводили с применением ручной кастрации цветков с последующим опылением пылью другого растения по методу А.И.Плотникова (Плотников, 1940). Анализировали потомство  $F_1$  от скрещивания линий. Для получения семян  $F_2$  гибридные растения перед цветением индивидуально изолировали и принудительно самоопыляли. Потомство  $F_2$  от самоопыления одного растения высевали отдельной деланкой. При полном созревании отбирали по три семянки из каждого растения. Анализ расщеплений в  $F_2$  проводили с помощью методик генетического анализа качественных признаков (Серебровский, 1970). Выделение фенотипических классов в  $F_2$  проводили визуально. Рассматривали пигментацию в каждом слое околоплодника. Окраску гиподермы устанавливали после соскабливания эпидермиса. Панцирность семянки определяли после снятия двух верхних слоев по наличию фитомеланинового слоя перед склеренхимой. Соответствие фактического расщепления теоретическому ожидаемому проводили по критерию  $\chi^2$  Пирсона (Лакин, 1990).

### Результаты и обсуждение

Окраска перикарпия родительских линий, фенотип семянок в первом и втором поколениях от полученных комбинаций скрещивания представлены на рис. 1–3.

При дигибридном скрещивании линии APS25 (семянки чёрные с бурыми полосами, непанцирные) с линией InK85 (семянки чёрные с светло-серыми полосами, панцирные) в первом поколении все растения имели панцирный слой и светло-серополосатую окраску перикарпия. Анализ F<sub>2</sub> показал расщепление на 4 фенотипических класса, которое соответствовало модели 9:3:3:1, что подтверждается полученным значением  $\chi^2$  ( $\chi^2=3,85 < \chi^2_{0,05/k=3}=7,82$ ). Это свидетельствует о контроле окраски двумя генами: геном, контролирующим образование белой окраски гиподермы, и геном панцирности (табл. 1).

Таблица 1.

Расщепление в F<sub>2</sub> при скрещивании линий APS25 и InK85 с различными типами окраски семян

Признаки и показатели	Фенотип семянки в F <sub>2</sub>			
	панцирные		непанцирные	
Гиподерма	белая	светло-серая	белая	светло-серая
Фенотип родителей	P <sub>2</sub>			P <sub>1</sub>
Фенотип в F <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>			
Фактическое расщепление в F <sub>2</sub>	131	51	50	9
Теоретически ожидаемое расщепление в F <sub>2</sub>	136	45	45	15
Ожидаемое соотношение	9	3	3	1
Визуальное восприятие окраски (без снятия эпидермиса)	чёрная со светло-серыми полосами	чёрная с тёмно-серыми полосами	чёрная с белыми полосами	чёрная с бурыми полосами

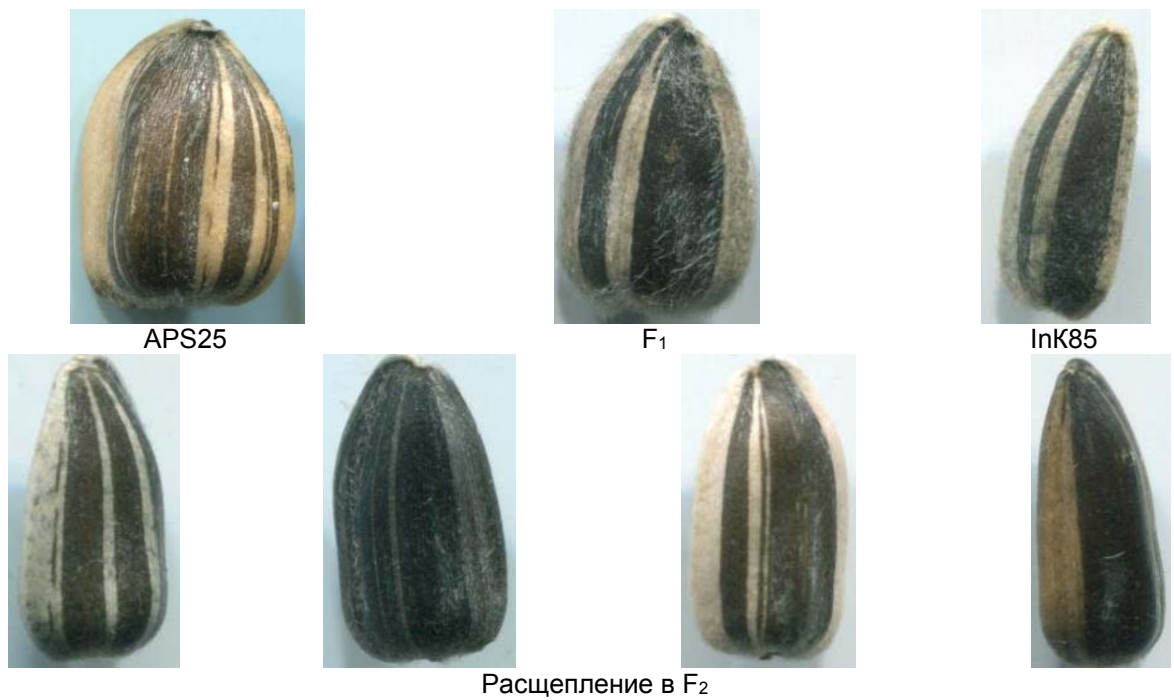
Примечание:  $\chi^2=3,85 < \chi^2_{0,05/k=3}=7,82$ .

Панцирность семян доминировала над непанцирностью, а белая окраска гиподермы над светло-серой по типу полного доминирования. Наложение пигментации в эпидермальном, гиподермальном слоях, а также наличие фитомеланина обуславливают визуальные различия в окраске семян. Так, сочетание белой гиподермы и фитомеланина в панцирном слое дает светло-серую окраску полос на семянке, панцирный слой и светло-серый пигмент в гиподерме – темно-серополосатую окраску семянки. Непанцирные семянки с полосатым эпидермисом и белой гиподермой определяют бело-полосатую окраску. Буро-полосатые непанцирные семянки являются результатом сочетания светлых (бурых) и темных полос эпидермиса и светло-серой пигментации гиподермы. Отсутствие фитомеланина в непанцирных семенах дает возможность проявлению окраски склеренхимы, которая имеет желтоватый оттенок.

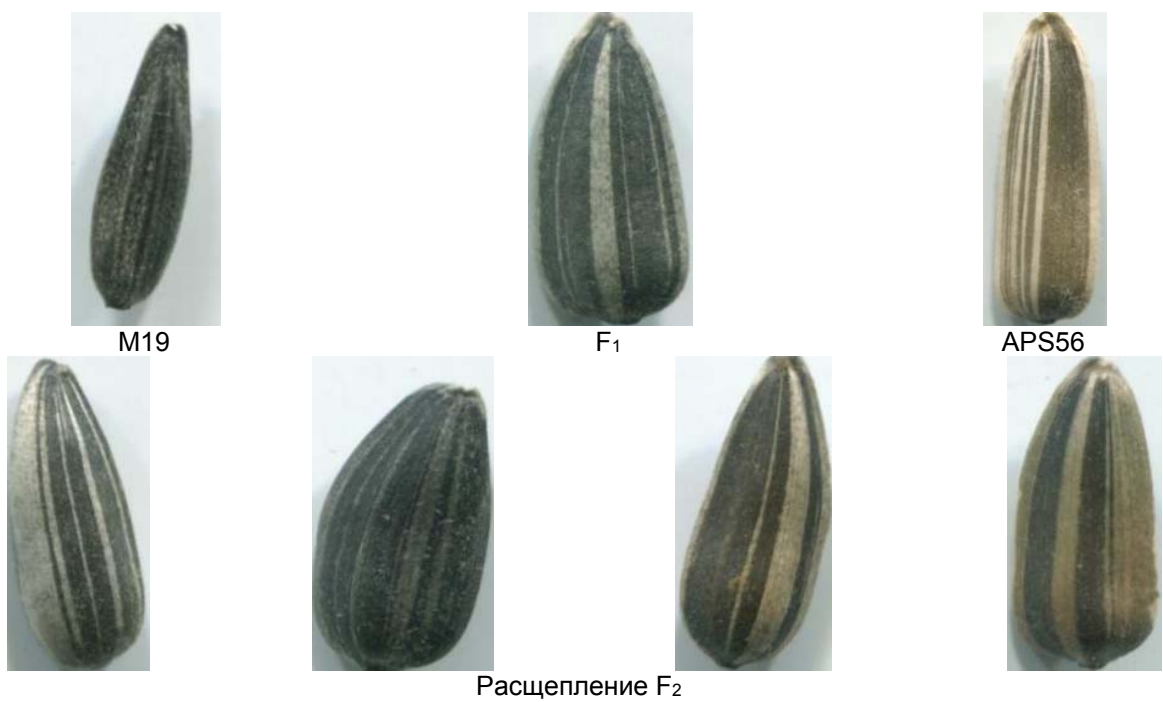
Во втором скрещивании в качестве материнской использовали линию M19, семянки которой были чёрные с темно-серыми полосами, серой гиподермой и панцирным слоем. Семянки отцовской линии APS56 имели серую окраску со светлыми полосами и белую гиподерму. У гибридов F<sub>1</sub> семянки были чёрные со светло-серыми полосами, белой гиподермой, панцирным слоем. Это подтверждает факт доминирования белой окраски гиподермы над светло-серой, наличия фитомеланина над его отсутствием. В F<sub>2</sub> наблюдали расщепление на 4 класса в соотношении 9:3:3:1 ( $\chi^2=3,82 < \chi^2_{0,05/k=3}=7,82$ ) (табл. 2).

Наличие тёмной окраски полос, а не светло-серой может быть результатом наложения чёрного пигмента фитомеланинового слоя и серых полос эпидермиса. Белая окраска гиподермы, которая визуально просматривается под светлыми полосами эпидермиса, за счет фитомеланина видима как светло-серая (рис. 2).

В комбинации скрещивания линии MV8 (чёрные с тёмно-серыми полосами, панцирные) с линией InK630 (чёрные с белыми полосами, непанцирные) в F<sub>1</sub> растения имели семянки светло-серополосатые (табл. 3, рис. 3).



**Рис. 1. Наследование окраски семян в комбинации скрещивания APS25 × InK85**



**Рис. 2. Наследование окраски перикарпия в скрещивании линии M19 с линией APS56**



MV8



F<sub>1</sub>



InK630



Расщепление в F<sub>2</sub>

Рис. 3. Наследование окраски перикарпия в комбинации скрещивания MV8 × InK630

Таблиця 2.

Расщепление в F<sub>2</sub> по признаку окраски семянки в комбинации скрещивания линий M19 и APS56

Признаки и показатели	Фенотип семянки в F <sub>2</sub>			
	панцирные		непанцирные	
Фитомеланиновый слой				
Гиподерма	белая	светло-серая	белая	светло-серая
Фенотип родителей		P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	
Фенотип в F <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>			
Фактическое расщепление в F <sub>2</sub>	54	25	14	8
Теоретически ожидаемое расщепление в F <sub>2</sub>	57	19	19	6
Ожидаемое соотношение	9	3	3	1
Визуальное восприятие окраски (без снятия эпидермиса)	тёмно-серые со светло-серыми полосами	чёрная с тёмно-серыми полосами	серая с белыми полосами	тёмно-серая с бурыми полосами

Примечание:  $\chi^2=3,82 < \chi^2_{0,05/k=3}=7,82$ .

Таблиця 3.

Расщепление в F<sub>2</sub> по признаку окраски семянки в комбинации скрещивания MV8 × InK630

Признаки и показатели	Фенотип семянки в F <sub>2</sub>			
	панцирные		непанцирные	
Фитомеланиновый слой				
Гиподерма	белая	светло-серая	белая	светло-серая
Фенотип родителей		P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	
Фенотип в F <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>			
Фактическое расщепление в F <sub>2</sub>	28	15	15	4
Теоретически ожидаемое расщепление в F <sub>2</sub>	35	12	12	4
Ожидаемое соотношение	9	3	3	1
Визуальное восприятие окраски (без снятия эпидермиса)	чёрная со светло-серыми полосами	чёрная с тёмно-серыми полосами	чёрная с белыми полосами	чёрная с бурыми полосами

Примечание:  $\chi^2=3,32 < \chi^2_{0,05/k=3}=7,82$ .

При снятии эпидермиса (светлые и тёмные полосы) проявлялась белая гиподерма, которая имела сероватый оттенок из-за наличия под ней чёрного пигмента фитомеланина. Расщепление соответствовало модели 9:3:3:1. Это говорит о независимом наследовании признаков окраски гиподермы и панцирности.

#### Выводы

1. Полученные результаты расщеплений подтвердили моногенное наследование по доминантному типу наличия панцирного слоя (ген *P*) у линий: InK85, M19, MV8 и моногенное доминантное наследование (ген *Hyp*) белой окраски гиподермы у линий: InK85, APS56, InK630.

2. Признаки наличия панцирного слоя (ген *P*) и белой окраски гиподермы (ген *Hyp*) наследуются независимо.

3. Показано, что визуальное восприятие окраски семянки зависит от наложения пигментации в структурных слоях околоплодника.

### Список литературы

- Бочкарёв Н.И., Толмачёв В.В., Цухло Л.Г. Маркерные признаки растений и семян // Биология, селекция и возделывание подсолнечника. – М.: Агропромиздат, 1992. – С. 39–44. /Bochkarev N.I., Tolmachev V.V., Tsukhlo L.G. Markernyye priznaki rasteniy i semyan // Biologiya, selektsiya i vzdelyvaniye podsolnechnika. – M.: Agropromizdat, 1991. – S. 39–44./
- Зеленский Г.Л., Аистова Ю.Т., Казакова В.В. и др. Сортовые признаки сельскохозяйственных культур. Часть 1. – Краснодар, 2011. – 65с. /Zelenskiy G.L., Aistova Yu.T., Kazakova V.V. i dr. Sortovyye priznaki sel'skokhozyaystvennykh kul'tur. Chast' 1. – Krasnodar, 2011. – 65s./
- Кириченко В.В. Селекция и семеноводство подсолнечника (*Helianthus annus* L.). – Харьков, 2005. – 385с. /Kirichenko V.V. Seleksiya i semenovodstvo podsolnechnika (Helianthus annus L.). – Khar'kov, 2005. – 385s./
- Лакин Г.Ф. Биометрия: учебное пособие для биологических специальностей вузов. – М.: Высшая школа, 1990. – 352с. /Lakin G.F. Biometriya: uchebnoye posobiye dlya biologicheskikh spetsial'nostey vuzov. – M.: Vysshaya shkola, 1990. – 352s./
- Плотников А.И. Биология цветения подсолнечника // Подсолнечник. – Краснодар, 1940. – С. 44–87. /Plotnikov A.I. Biologiya tsveteniya podsolnechnika // Podsolnechnik. – Krasnodar, 1940. – S. 44–87./
- Серебровский А.С. Генетический анализ. – М.: Наука, 1970. – 342с. /Serebrovskiy A.S. Geneticheskiy analiz. – M.: Nauka, 1970. – 342s./
- Толмачёв В.В. Генетический контроль пигментации семянки подсолнечника и его использование в селекции // Научно-технический бюллетень. – ВНИИМК, 2005. – Вып.1 (132). – С. 24–30. /Tolmachev V.V. Geneticheskiy kontrol' pigmentatsii semyanki podsolnechnika i yego ispol'zovaniye v seleksii // Nauchno-tekhnicheskiy byulleten'. – VNIIMK, 2005. – Vyp.1 (132). – S. 24–30./
- Толмачёв В.В., Перестова Т.А. Наследование различий в пигментации околоплодника и толщине панцирного слоя семянки подсолнечника // Научно-тех. бюл. Института олійних культур УААН. – 1997. – Вип.2. – С. 60–75. /Tolmachev V.V., Perestova T.A. Nasledovaniye razlichiy v pigmentatsii okoloplodnika i tolshchine pantsirnogo sloya semyanki podsolnechnika // Naukovo-tekh. byul. Instytutu oliynykh kul'tur UAAN. – 1997. – Vyp.2. – S. 60–75./
- Fick G.N. Breeding and genetics // Sunflower science and technology. – Vadison, Wisconsin, USA, 1978. – P. 279–339.
- Leon A., Lee M., Rufener G.K. et al. Genetic mapping of a locus (Hyp) affecting seed hypodermis color in sunflower // Crop Sci. – 1996. – Vol.36. – P. 1666–1668.
- Mosjidis L.A. Inheritance of color in the pericarp and corolla of the disk florets in sunflower // Heredity. – 1982. – Vol.73. – P. 461–464.

---

**Представлено: К.М.Макляк / Presented by: K.M.Maklyak**

**Рецензент: В.В.Жмурко / Reviewer: V.V.Zhmurko**

*Подано до редакції / Received: 24.10.2013*