

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ, КОНТРОЛИРУЮЩИХ НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ЛЬНА (*Linum usitatissimum* L.)

© 2019 г. Е. А. Пороховинова¹, *, А. В. Павлов¹, С. Н. Кутузова¹, Н. Б. Брач¹

¹Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений
им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, 190000 Россия

*e-mail: e.porohovinova@vir.nw.ru

Поступила в редакцию 10.04.2019 г.

После доработки 12.06.2019 г.

Принята к публикации 19.06.2019 г.

Взаимодействие 11 генов льна, контролирующих окраску гипокотыля, цветка и семян, деформацию лепестков, изучено с помощью генетического анализа. Все гены обладают плейотропным эффектом на несколько частей цветка, а также иногда на гипокотиль и семена. Четыре гена влияют на форму и интенсивность окраски цветка – *s1* (полное прекращение синтеза антоцианов, деформированный венчик), *sfbs1* (прекращение синтеза антоцианов в цветке, слабо деформированный венчик), *pbc1* и *pbc3* (очень светло-голубой, разной степени деформации венчик); шесть генов ослабляют голубую окраску цветка – *wf1* (белый), *f^e* (очень светло-голубой, пятнистые семена), *dlb1*, *dlb3*, *dlb4* (разная интенсивность светло-голубого), *ora1* (светлее голубого, оранжевые пыльники) и ген *pf* розовой окраски цветка и желтого оттенка семян. Базовую схему взаимодействия генов окраски и формы цветка льна можно представить следующим образом: $s1 > sfbs1 > wf1 > pf1 > f^e > pbc1 > pbc3 > dlb1 > dlb3 > ora1$. Однако последовательность функционирования генов *s1*, *wf1*, *pf1*, *f^e* и *dlb3* изменяется в процессе формирования различных признаков. Так, по окраске цветка они будут располагаться следующим образом: $s1 > wf1 \geq pf1 \geq f^e \geq dlb3$, по его деформации $pf1 = wf1 > dlb3 > s1 > f^e$, по окраске семян $pf1 > s1 > f^e > wf1 = dlb3$.

Ключевые слова: взаимодействие генов, генетическая коллекция, гены окраски цветка, морфологические признаки, *Linum usitatissimum* L.

DOI: 10.1134/S0016675819110109

Лен (*Linum usitatissimum* L., $2n = 30$) – одна из культур, на которых Г. де Фриз переоткрыл законы Г. Менделя [1]. Уже в начале XX в. Т. Таммес [1, 2] предложила первую систему из 10 генов, влияющих на различные морфологические признаки (МП) льна. Ф. Плонка с соавт. [3, 4] описали систему из 16 генов, проанализировав также биохимический состав пигментов венчика. В. Лях с соавт. [5–11] на индуцированных мутантах описали 13 генов МП. В ВИРе создана самая крупная генетическая коллекция, в которой идентифицирован 41 ген льна [12–15].

Геном льна секвенирован в 2012 г. [16]. Были определены 15 групп сцепления. На них отмечено около 10 генов, контролирующих жирнокислотный состав масла семян [17–20], устойчивость к мучнистой росе [21], синтез целлюлозосинтазы [22]. Установлено положение только одного гена *d*, контролирующего МП – розовую окраску венчика и желтые семена [23, 24]. На основе картирующей популяции с помощью позиционного картирования показано, что этот ген кодирует фермент

флавоноид-3'-гидроксилазу (F3'H). Он превращает розовоокрашенный пеларгонидин в синий дельфинидин, его функция была предсказана Ж. Дюбуа с соавт. [4]. Однако лишь современные методы позволили показать изменение этих пигментов не только в лепестках, но и в семенах [23, 24]. Таким образом, несмотря на прорыв, в молекулярной генетике льна ощущается острый недостаток данных, являющихся мостом, соединяющим “менделевскую” и “постгеномную” эры генетики.

Практически все работы по генетике льна лишь вскользь затрагивают взаимодействие генов. Данное исследование посвящено изучению взаимодействия генов МП льна методом классического генетического анализа. В нем обобщены как новые, так и опубликованные ранее результаты [12, 13, 25–28], описано взаимодействие 11 основных генов, контролирующих окраску гипокотыля, цветка и семян, деформацию лепестков. Все эти гены обладают плейотропным эффектом на

несколько частей цветка и в некоторых случаях на гипокотиль и семена.

У льна “дикий тип” растения имеет фиолетовый гипокотиль, недеформированный голубой венчик (в бутоне синий), синие жилки лепестка, тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена.

Четыре гена влияют на форму венчика, интенсивность окраски гипокотыля и цветка. Ген *s1* (*star 1*) обуславливает зеленый гипокотиль, белые сложенные и гофрированные лепестки, белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники и семена; *sfbs1* (*star flower brown seeds 1*) – зеленый гипокотиль, белые слабо сложенные и слабо гофрированные лепестки, белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники; *pbcl* (*pale blue crimped 1*) – светло-фиолетовый гипокотиль, почти белые гофрированные лепестки, белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники; *pbс3* (*pale blue crimped 3*) – зеленый гипокотиль, лепестки очень-очень светло-голубые с голубыми жилками, сложенные и гофрированные, голубые тычиночные нити, темно-голубые столбики, светло-оранжевые пыльники [12].

Основное действие следующих шести генов направлено на ослабление голубой окраски венчика. Два гена влияют также на окраску пыльников и семян, один из них затрагивает окраску гипокотыля. Аллели гена *wf1* (*white flower 1*) имеют неполное доминирование: *wf1wf1* – белые венчик, тычиночные нити и столбики; *WF1wf1* – светло-голубые лепестки, белые тычиночные нити и столбики. Ген *f^e* контролирует светло-фиолетовый гипокотиль, очень светло-голубой венчик, белые тычиночные нити и столбики, серые пыльники, семена красно-коричневые с желтым пятном. Ген *dlb1* (*dilution blue 1*) определяет очень светло-голубые, почти белые лепестки с темно-голубыми жилками, осветленные тычиночные нити и столбики. Ген *dlb3* (*dilution blue 3*) контролирует светло-голубой венчик, синие жилки, осветленные тычиночные нити и столбики. Этот ген имеет множество аллелей (*dlb3*, *dlb3-2*, *dlb3-5*), различающихся по степени ослабления окраски цветка. Ген *dlb4* (*dilution blue 4*) обуславливает незначительное осветление голубой окраски венчика, темно-голубые жилки, тычиночные нити и столбики. Ген *ora1* (*orange anthers 1*) обуславливает светло-оранжевые пыльники, ослабление окраски жилок лепестков, тычиночных нитей и столбиков, желтую крапчатость у красно-коричневых семян [12].

Ген *pf* (*pink flower*) имеет несколько аллелей и обуславливает розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, голубые (*pf1*), почти белые – белые (*pf-ad*) тычиночные нити и столбики, темно-желто-коричневые (*pf1*) или желто-коричневые – желтые (*pf-ad*) семена. Ген *RPF1* (*Reduced Pink Flower 1*) имеет самостоятельного действия, ослабляет розовую окраску лепестков и голубую – тычиночных нитей у гомозигот по гену *pf1* [12].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали 19 линий шестого поколения инбридинга из генколлекции, созданной в отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР, и один сорт (табл. 1). Скрещивания между линиями проводили по стандартной методике [12]. F₁ изолировали и обмолачивали индивидуально по растениям. F₂ высеивали рядом с родительскими линиями и F₁ на делянках шириной 40 см, с междурядьями 20 см, 50 растений на рядке. В качестве эталона дикого типа использовали линию гк-2. При необходимости подтверждения результатов изучали семьи F₃.

Обработку полученных данных проводили методами генетического анализа [29, 30] с использованием макросов, написанных авторами в среде MS Excel 2002. Соответствие практического расщепления теоретическому проверяли с помощью критерия χ^2 при $p < 0.05$, с пограничными значениями $\chi^2_{теор}$ для $n - 1$ (1–5) = 3.84, 5.99, 7.81, 9.49, 11.07 соответственно.

В настоящей статье приняты следующие сокращения (подчеркнуто): белая, Бутон, Гипокотиль, голубая, гофрированные, деформированные, желтая, Жилки, коричневая, крапчатые, красно, Лепестки, малиновый, оранжевая, осветленные, очень, плоские, Пыльники, пятнистые, розовая, светло, серая, Семена, синяя, слабо, сложенные, Столбики, темная Тычиночные нити, фиолетовая.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Взаимодействие генов, отвечающих за деформацию лепестков

Гены *s1*, *sfbs1* и *pbcl* неаллельны. По форме цветка действие гена *sfbs1* маскирует действие гена *s1*, а по цвету семян наоборот, но так как деформация цветка сильно зависит от погоды, правильнее разделять классы расщепления по семенам. Действие гена *s1* маскирует проявление генов *sfbs1*, *pbcl* и *pbс3*, а действие гена *sfbs1* – проявление гена *pbcl* ($s1 > sfbs1 > pbcl$). Действие гена *pbcl* маскирует проявление гена *pbс3* ([12, 28], табл. 2).

Фенотип, обуславливаемый геном *sfbs1*, легко отличим от *pbс3* и характеризуется остановкой синтеза антоциана в цветке. Здесь антоциан не выявляется кислотой, в отличие от светло-голубой окраски, которая становится ярко-малиновой при взаимодействии с HCl.

F₁ от скрещивания гк-53 (*pbс3*) × гк-132 (*sfbs1*) имело фенотип первого родителя “лепестки светло-голубые, слабо деформированные”. В F₂ наблюдали расщепление, соответствующее дигенному ($\chi^2 = 1.48$):

Таблица 1. Характеристика линий генетической коллекции ВИР с мутациями в генах, контролирующих морфологические признаки

Линия	Родословная	Генотип	Признаки
гк-2	л-1 из к-48 (сел. Альтгаузена, Россия)	Дикий тип	(Г) фиол., (Б) гол., (Л) гол., плоск., (Ж) син., (Т, Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.
Линии с деформированными лепестками			
гк-136	л-1 из к-6634 (Mermiloid, Чехия)	<i>s1</i>	(Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.
гк-287	л-2 из к-4043 (Deer Pink, Нидерланды)	<i>s1, dlb3</i>	(Г) зел., (Л) бел., сл. слож., сл. гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.
гк-132	л-1 из к-6608 (Cungong, Австралия)	<i>sfb31</i>	(Г) зел., (Л) бел., сл. слож., сл. гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) кр.-кор.
гк-391	л-1-2 из и-606179 (Еуге, Австралия)	<i>sfb31, YSED1</i>	(Г) зел., (Л) бел., сл. слож., сл. гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) желт.
гк-277	и-606138 (M12 УкрНИИМК)	<i>sfb31-2, dlb3-5</i>	(Г) зел., (Л) бел., оч. сл. слож., оч. сл. гофр., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) кр.-кор.
гк-188	л-3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	<i>pbc1</i>	(Г) св. фиол., (Б) оч. св. гол., (Л) бел. с гол. отт., гофр., (Ж) бел., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) кр.-кор.
гк-208	л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США)	<i>pbc1</i>	(Г) св. фиол., (Б) оч. св. гол., (Л) бел., с гол. отт., гофр., (Ж) бел., (Т, Ст) бел., (П) желт., (С) кр.-кор.
гк-53	л-1-4 к-1044 (Витебский кряж, Беларусь)	<i>pbc3</i>	(Г) зел., (Б) св. гол., (Л) бел. с гол.-фиол. отт., слож., гофр., (Ж) св. гол., (Т) гол., (Ст) т. гол., (П) св. ор., (С) кр. кор.
Линии с белыми или светло-голубыми недеформированными лепестками			
гк-109	л-3-2 из к-6099 (Moso-vi M.A.G., Аргентина)	<i>wf1</i>	(Г) фиол., (Л) всегда бел., (Т, Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.
гк-124	л-1 к-6284 (Stormont Motley, Сев. Ирландия)	<i>f^c, dlb4</i>	(Г) св. фиол., (Б) св. гол., (Л) оч. св. гол., (Ж) гол., (Т, Ст) бел., (П) сер., (С) пятн.
гк-1	л-1 из к-30 (сел. Альтгаузена, Россия)	<i>dlb1, ora2</i>	(Г) фиол., (Б) св. гол., (Л) оч. оч. св. гол., (Ж) т. гол., (Т) гол., (Ст) син. у осн., (П) св. ор., (С) кр.-кор.
гк-72	л-1 из к-4225 (Псковский 2970, Россия)	<i>dlb1</i>	(Г) фиол., (Б) св. гол., (Л) оч. оч. св. гол., (Ж) т. гол., (Т) гол., (Ст) син. у осн., (П) гол., (С) кр.-кор.
гк-32	л-2-1 к-716 (Псковский кряж, Россия)	<i>dlb3</i>	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св. гол., (Ж) син., (Т) бел., (Ст) св. гол. у осн., (П) гол., (С) кр.-кор.
гк-172	л-1 из к-7771 (Beta 15, Чехословакия)	<i>dlb3-2</i>	(Г) фиол., (Б) син., (Л) оч. св. гол., с прод. скл. (Ж) т. гол., (Т) св. гол. у осн., (Ст) св. гол., (П) гол., (С) кр.-кор.
гк-210	л-1 из и-588294 (Б-125, Упитская оп. ст., Литва)	<i>dlb3</i>	(Г) фиол., (Б) син., (Л) св. гол., (Ж) син., (Т) бел., (Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.
к-7822	сорт Циан, Россия, ВНИИМК	<i>dlb3-5</i>	(Г) фиол., (Л) св. гол., (Ж) гол., (Т, Ст) бел., (П) гол., (С) кр.-кор.
гк-65	л-3 из к-3178 (местный, Тверская губ.)	<i>ora1</i>	(Г) фиол., (Б) син., (Л) гол., (Т) св. гол., (Ст) син., (П) св. ор., (С) крапч.
Линии с розовыми лепестками			
гк-141	л-1 из к-6815 (К-6, Псковский НИИСХ)	<i>pf1, rpf1</i>	(Б) т. роз., (Л) роз., (Ж) гол.-роз., (Т, Ст) гол., (П) св. ор., (С) т. ж.-кор.
гк-129	л-2 из к-6392 (Volley Golden, США)	<i>pf-ad, RPF1</i>	(Б) оч. св. роз., (Л) бел. с роз. отт., (Ж) гол.-роз., (Т, Ст) бел., (П) св. ор., (С) желт.

Таблица 2. Генетический контроль деформации цветка и желтой окраски семян

Скрещивание		Расщепление по классам, соответствующим			n	χ^2
линии	гены	F ₁	P ₁	P ₂		
гк-132 × гк-103	<i>sfbs1</i> <i>s1</i>	9/236 (Г) фиол., (Л) гол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	3/63 (Г) зел., (Л) бел., сл. слож., сл. гофр., (П) желт., (С) кр.-кор.	4/89 (Г) зел., (Л) бел., слож., гофр., (П) желт., (С) желт.	16/ 388	5.99/ 3.41
гк-208 × гк-136	<i>pbс1</i> <i>s1</i>	9/202 (Л) гол., плоск., (П) гол.	3/61 (Л) оч. оч. св. гол., гофр., (П) желт.	4/73 (Л) бел., слож., гофр., (П) желт.	16/ 336	5.99/ 2.40
гк-53 × гк-136	<i>pbс3</i> <i>s1</i>	9/120 (Л) гол., плоск., (П) гол., (С) кр.-кор.	3/36 (Л) оч. оч. св. гол. слож., гофр., (П) св. ор., (С) кр.-кор.	4/67 (Л) бел., слож., гофр., (П) желт., (С) желт.	16/ 213	5.99/ 0.65
гк-208 × гк-132	<i>pbс1</i> <i>sfbs1</i>	9/239 (Л) гол., плоск., (П) гол.	3/72 (Л) оч. оч. св. гол., гофр., (П) желт.	4/114 (Л) бел., сл. слож., сл. гофр., (П) желт.	16/ 425	5.99/ 1.31
гк-208 × гк-53	<i>pbс1</i> <i>pbс3</i>	9/169 (Г) фиол., (Л) гол., плоск., (П) гол.	4/82 (Г) осветл., (Л) оч. оч. св. гол., гофр., (П) желт.	3/57 (Г) осветл., (Л) оч. оч. св. гол., слож., гофр., (П) св. ор.	16/ 308	5.99/ 0.44

Примечание. Для табл. 2, 3–5, 7, 9–11: полужирным шрифтом отмечено теоретическое расщепление.

86	:	36	:	38
(Л) св. гол., слабо деформ.		бел. с гол. отг., слабо деформ.		бел., слабо деформ.
H ₀₁ 9 <i>S^{pbс3}-RPBC3</i> -		3 <i>S^{pbс3}-rpbс3rpbс3</i>		4 <i>S^{sfbs1}S^{sfbs1}----</i>
H ₀₂ 9 <i>SFBS1----</i> <i>RPBC3-</i>		3 <i>SFBS1----</i> <i>rpbс3rpbс3</i>		4 <i>sfbs1sfbs1----</i>
H ₀₃ 9 = $\left(\begin{array}{l} 6 \text{ SFBS1-}\Delta\text{pbс3} + \\ 3 \text{ SFBS1-pbс3pbс3} \end{array} \right)$		3 <i>SFBS1-ΔΔ</i>		4 = $\left(\begin{array}{l} 3 \text{ sfbs1sfbs1}\Delta- + \\ 1 \text{ sfbs1sfbs1pbс3pbс3} \end{array} \right)$,

что может говорить либо об аллельности (H₀₁) генов *sfbs1* и *pbс3*, либо об их полном сцеплении (H₀₂). Косвенным подтверждением второй гипотезы могут служить данные Ф. Плонка [3], который описал сцепление между генами *f^{an}* и *f^{dl}* в 32.6 сМ. Нами [12] доказана аллельность генов *f^{an}* и *sfbs1* (гк-132); описание фенотипов гомозиготных по генам *f^{dl}* и *pbс3* (гк-53) линий совпадает. В этом случае второй ген *rpbс3* (*reduce of pale blue colour crimped 3*) не имеет самостоятельного действия и ослабляет светло-голубую окраску лепестков у гомозигот по гену *pbс3*. Этот ген несет линия гк-132. Третья гипотеза предполагает наличие делеции у гк-132 (Δ , *sfbs1*), вызывающей ослабление окраски у гомозигот по ней.

Таким образом, полную схему взаимодействия генов деформации лепестков можно представить как *s1* > *sfbs1* > *pbс1* > *pbс3*.

Взаимодействие генов, контролирующих ослабление окраски венчика

Ген *wf1* неаллелен генам *f^e*, *dlb1*, *dlb3*, *dlb4* и *ora1*.

Взаимодействие генов *wf1* и *f^e* происходит по типу комплементарного, т.е. ослабление окраски цветка идет более интенсивно, чем в гомозиготе по одному из генов, а семена становятся пятнистыми (табл. 3). В генотипе *WF1wf1f^ef^e* лепестки очень светло-голубые (светло-голубые в бутоне), тычиночные нити и столбики белые, а семена пятнистые. В генотипе *wf1wf1f^ef^e* лепестки стано-

Таблица 3. Анализ расщепления F₂ от скрещивания гк-109 (*wf1*) × гк-124 (*f^e*)

Расщепление практическое	Фенотипы гибридов, соответствующих					Σ	χ ² _{практ}
	F ₁	гк-109	гк-124	новые			
	Цветок						
	св. гол.	бел.	оч. св. гол.	гол.	бел.		
	Семена						
	кр.-кор.	кр.-кор. (гк-109), пятн.	пятн.	кр.-кор.	пятн.		
	180	79	80	6	9		
H ₀₁ : гены <i>wf1</i> и <i>f^e</i> независимы	6	4	1	3	2	16	252.2*
H ₀₂ : гены <i>wf1</i> и <i>f^e</i> сцеплены (5 сМ)	7.6	4.0	3.6	0.4	0.4	16	2.63

* Курсивом дано значение χ², превышающее теоретическое (для табл. 3, 5–7, 9–11).

вятся полностью белыми, а семена пятнистыми. Гены *wf1* и *f^e* сцеплены с частотой кроссинговера 5 сМ. Полученные данные согласуются с результатами работ Ф. Плонка, который установил сцепление генов *f^e* и *n^c* (*wf1*) в 1–2 сМ [3].

Взаимодействие генов *wf1* и *dlb1* происходит по типу комплементарного. У гомозигот по гену *wf1* лепестки белые. Аллель *dlb1* становится полудоминантным, в F₁ лепестки почти белые, а не светло-голубые, как в доминантной гомозиготе *DLB1DLB1(WF1wf1)*. Гены *wf1* и *dlb1* наследуются независимо (табл. 4).

Взаимодействие генов *wf1* и *dlb3* также происходит по типу комплементарного (табл. 5). Как и *dlb1*, *dlb3* вместо рецессивного становится полудоминантным, и уже в F₁ лепестки почти белые, а не светло-голубые, как в *DLB3DLB3WF1wf1*. В отличие от чисто белых “почти белые” при взаимодействии с кислотой приобретают ярко-малиновую окраску. Классы *WF1wf1DLB3DLB3-WF1wf1DLB3dlb3-WF1wf1dlb3dlb3* различаются по окраске цветка и в жару их можно охарактеризовать как светло-голубые – почти белые, в кислоте малиновые – белые, в кислоте малиновые, соответственно. Однако в пасмурную погоду лепестки имеют более выраженную светло-голубую окраску, поэтому данные классы были объединены в один. Гены *wf1* и *dlb3* сцеплены с частотой кроссинговера 1 сМ, из-за этого наблюдается существенный недостаток рекомбинантного класса “дикий тип – (Л) голубые (Т и Ст) синие”.

Ген *f^e* неаллелен генам *dlb1*, *dlb3* и *dlb4*. Взаимодействие генов *f^e* и *dlb1* по типу комплементарного, т.е. в генотипе *f^edlb1dlb1* лепестки становятся почти белыми (как у *dlb1*), жилки очень

светло-голубыми, тычиночные нити и столбики белыми, пыльники серыми, семена пятнистыми (как у *f^e*) (табл. 4).

Ген *f^e* маскирует проявление генов *dlb3* и *dlb4*. Взаимодействие генов *f^e*, *dlb4* и *dlb3* можно объяснить с помощью нескольких гипотез (табл. 6). Для скрещиваний гк-124 (*f^e*, *dlb4*) с гк-32 (*dlb3*) или гк-172 (*dlb3-2*), помимо отвергнутой гипотезы H₀₁ независимого наследования всех трех генов, выдвинуты две гипотезы о взаимодействии генов *dlb4* и *dlb3*: H₀₂ – кумулятивная полимерия с внутри- или межгенным кроссинговером (сцепление между генами *dlb3* и *dlb4* 9 сМ; расщепление 14.7 светло-голубой : 1.3 голубой венчик); H₀₃ – некумулятивная полимерия (15 : 1) и исходя из тесного сцепления генов *wf1* с *f^e* и *dlb3* – H₀₄ – сцепление между генами *f^e* и *dlb3* (1 сМ), при этом гены *dlb3* и *dlb4* независимы и взаимодействуют по типу кумулятивной полимерии. Расщепление F₂ гк-124 × гк-172 не опровергло ни одну из гипотез. Семьи F₂ гк-124 × гк-32 можно разделить на две группы, для первой достоверны H₀₂ и H₀₃ гипотезы, для второй – H₀₄. F₃ (в F₂ светло-голубой венчик) не опровергло ни одну из гипотез (табл. 6).

Ген *dlb1* неаллелен генам *dlb3* и *dlb4*. Гены *dlb1* с *dlb3* и *dlb4* наследуются независимо, гены *dlb1* и *dlb3* комплементарно взаимодействуют, а ген *dlb1* маскирует проявление гена *dlb4* [12].

Ген *ora1* всегда обуславливает оранжевую окраску пыльников и крапчатость семян. Так как он слегка ослабляет окраску жилок лепестков у гетерозигот по гену *wf1*, лепестки становятся почти белыми вместо светло-голубых [25]. Но для

Таблица 4. Генетический контроль светло-голубой окраски цветка

Скрещивание		Расщепление по классам, соответствующим				n	χ^2	
линии	гены	F ₁	P ₁	P ₂	новые			
гк-109 × гк-1	<i>wf1</i> <i>dlb1</i>	6/117 (Л) бел. [P ₁] или почти бел. [F ₁], (Ж) бел.		1/20 (Л) оч. оч. св. гол., (Ж) т. гол.	6/118 (Л) св. гол., (Ж) св. гол.	3/47 (Л) гол., (Ж) син.	16/ 302	7.81/ 2.03
гк-124 × гк-72	<i>f^e</i> <i>dlb1</i>	9/138 (Л) гол., (С) кр.-кор.	4/73 (Л) оч. св. гол., (С) пятн.	3/35 (Л) оч. оч. св. гол., (С) кр.-кор.			16/ 246	5.99/ 4.83
гк-32 × гк-72	<i>dlb3</i> <i>dlb1</i>	9/181 (Л) гол., (Ж) син.	3/70 (Л) св. гол., (Ж) син.	3/63 (Л) оч. оч. св. гол., (Ж) т. гол.	1/23 (Л) оч. оч. св. гол., (Ж) св. гол.		16/ 337	7.81/ 1.30
гк-1 × гк-65	<i>dlb1</i> <i>ora1</i>	9/81 (Л) гол., (С) кр.-кор.	3/32 (Л) оч. оч. св. гол., (С) кр.-кор.	3/26 (Л) гол., (С) крапч.	1/15 (Л) оч. оч. св. гол., (С) крапч.		16/ 154	7.81/ 3.99
гк-109 × гк-65	<i>wf1</i> <i>ora1</i>	6/100 (Л) св. гол., (П) гол., (С) кр.-кор.	3/41 (Л) бел., (П) гол., (С) кр. кор.	1/16 (Л) гол., (П) св. ор., (С) крапч.	3/50 (Л) гол., (П) гол., (С) кр.-кор.	2/27 (Л) оч. св. гол., (П) св. ор., (С) крапч.	16/ 245	11.07/ 3.28
гк-65 × гк-124	<i>ora1</i> <i>f^e</i>	9/147 (Л) гол., (Т, Ст) син., (П) гол., (С) кр.-кор.	3/55 (Л) гол., (Т, Ст) гол., (П) св. ор., (С) крапч.	3/42 (Л) оч. св. гол., (Т, Ст) осветл., (П) сер., (С) пятн.	1/16 (Л) оч. св. гол., (Т, Ст) бел., (П) св. ор., (С) пятн. и крапч.		16/ 260	7.81/ 1.74

Таблица 5. Анализ расщепления F₂ от скрещивания гк-109 (*wf1*) × гк-32 (*dlb3*)

Расщепление практическое	Фенотипы гибридов, соответствующих				Σ	$\chi^2_{\text{практ}}$
	F ₁	гк-109	гк-32	новый		
	Окраска лепестков: в природе					
	почти бел.	бел.	св. гол.	гол.		
	Окраска лепестков: в кислоте					
	малин.	бел.	малин.	малин.		
	190	78	85	1		
H ₀₁ : гены <i>wf1</i> и <i>dlb3</i> независимы	8	4	1	3	16	245.3
H ₀₂ : гены <i>wf1</i> и <i>dlb3</i> сцеплены (1 сМ)	8.00	4.00	3.92	0.08	16	2.41

Таблица 6. Анализ расщепления F₂ и F₃ от скрещивания гк-124 с гк-32 и гк-172

	Цветок			Σ	Гипотезы/χ ²			
	св. гол.	оч. св. гол.	гол. или немного светлее		H ₀₁	H ₀₂	H ₀₃	H ₀₄
H ₀₁	33	16	15	64	H ₀₁ : Кумулятивная полимерия, гены <i>dlb3</i> и <i>dlb4</i> независимы			
H ₀₂	44.0	16.0	4.0	64	H ₀₂ : Кумулятивная полимерия, гены <i>dlb3</i> и <i>dlb4</i> сцеплены (9 сМ)			
H ₀₃	45	16	3	64	H ₀₃ : Некумулятивная полимерия генов <i>dlb3</i> и <i>dlb4</i>			
H ₀₄	39.8	16.0	8.2	64	H ₀₄ : Кумулятивная полимерия (<i>dlb3</i> и <i>dlb4</i>) + сцепление генов <i>f^e</i> и <i>dlb3</i> (1 сМ)			
гк-32 (<i>dlb3</i>) × гк-124 (<i>f^e</i> , <i>dlb4</i>)								
F ₂ , 11 семей	1236	427	95	1758	364.1	3.23	2.28	93.1
F ₂ , 6 семей	565	221	94	880	88.4	29.5	72.1	3.49
F ₃ , 6 семей	101	43	10	154	25.3	0.75	2.09	5.53
гк-124 (<i>f^e</i> , <i>dlb4</i>) × гк-172 (<i>dlb3-2</i>)								
F ₂ , 3 семьи	147	57	17	221	33.0	0.90	4.77	5.13

гомозигот по генам *dlb1* или *dlb3* такой эффект не выявлен (табл. 4, [12]).

Ген *ora1* также не влияет на окраску венчика у гомозигот по гену *f^e*, но делает белыми их тычиночные нити и столбики и светло-оранжевыми — пыльники. Гены *ora1* и *f^e* оказывают комплементарное действие на окраску семян, которые становятся пятнистыми и крапчатыми (табл. 4, [25]).

Таким образом, большинство генов светло-голубой окраски лепестков имеют комплементарное взаимодействие. Только в рецессивной гомозиготе по гену *wf1* полностью ингибируется окраска, а ген *f^e* маскирует проявление гена *dlb3* в цветке и всегда дает пятнистость семян. Ген *ora1* всегда обуславливает оранжевые пыльники и крапчатые семена.

Выявлена группа сцепления генов, контролирующей светло-голубую окраску венчика *f^e*, *wf1*, *dlb3* и *dlb4* с частотами кроссинговера 5, 1 и 9 сМ соответственно.

Взаимодействие генов, контролирующих деформацию лепестков, с генами-ослабителями голубой окраски венчика

Влияние генов, ответственных за светло-голубую окраску венчика, на проявление генов, контролирующих деформацию цветка, выражается в уменьшении деформации и (или) ослаблении окраски цветка, при этом характерный плейотропный эффект последних на пыльники сохраняется.

При взаимодействии генов *s1* и *wf1* сохраняется неполное доминирование аллелей последнего, выраженное в уменьшении деформации белого венчика генотипа *s1s1* в ряду: лепестки сложенные, гофрированные (*WFIWFI*) > слабо сложенные, слабо гофрированные (*WFIwf1*) > плоские (*wf1wf1*), а пыльники и семена остаются желтыми. Наблюдается следующее расщепление по цветкам [25]:

	3/87	:	6/144	:	3/68	:	1/21	:	2/36	:	1/24 (χ ² = 6.75)
(Л)	голубые		св. голубые		белые		белые		белые		белые
	недеформ.		недеформ.		недеформ.		деформ.		сл. деформ.		недеформ.
(П)	гол.		гол.		гол.		желт.		желт.		желт.

Ген *dlb3* также ослабляет деформацию лепестков у гомозигот по гену *s1*. В F_2 гк-2 × гк-287 (*s1*, *dlb3*) расщепление по цветкам соответствует 9/159 голубые недеформ. : 3/52 светло-голубые недеформ. : 3/56 белые деформ. : 1/8 белые слабо деформ. ($\chi^2 = 5.40$), у последних лепестки похожи на *s1s1WF1wf1*.

Для расщеплений в F_2 по генам *sfbs1* и *wf1* ожидали получить распределение, аналогичное *s1* и *wf1* (табл. 7). Но при наличии всех шести классов оно отличается от теоретического за счет избытка классов *WF1WF1* и недостатка *wf1wf1*. Была выдвинута гипотеза о присутствии летали, приводящей к избирательной гибели гамет *wf1LET* (табл. 8). Тогда расщепление соответствует 12 : 12 : 3 : 4 : 4 : 1. Подтверждением этой гипотезы может служить расщепление в F_3 для гетерозигот по гену *wf1*. В одной половине семей оно должно соответствовать 1 : 2 : 1, в другой – 4 : 4 : 1. Из четырех семей в одной было расщепление 1 : 2 : 1, в двух – 4 : 4 : 1, а в одной выявлен недостаток рецессивных гомозигот, и расщепление соответствовало 1 : 2 : 1 с $0.05 > p > 0.04$ (табл. 9).

В F_2 гк-124 (*f^e*) × гк-132 (*sfbs1*) наблюдается достоверный недостаток рецессивных гомозигот по гену *f^e*. Гены *wf1* и *f^e* сцеплены с частотой кроссинговера 5 сМ и вероятно та же леталь губит гаметы *f^eLET*, что было подтверждено критерием χ^2 (табл. 10).

У F_1 и F_2 гк-210 (*dlb3*) × гк-391 (*sfbs1*) не найдено “дикого типа” окраски цветка, который должен быть, исходя из его доминирования в других скрещиваниях. Расщепление по окраске и форме лепестков было 9/277 светлее голубого, плоские : 3/166 светло-голубые, плоские : 4/104 белые,

слабо деформированные ($\chi^2 = 1.73$), что можно объяснить сцеплением генов *wf1*, *f^e* и *dlb3*.

В генанализ была вовлечена линия гк-277, гомозиготная по гену *sfbs1-2*, полученному в результате радиационного мутагенеза сорта Циан в УкрНИИМК [5], который имеет светло-голубую окраску венчика, контролируемую геном *dlb3-5*. В F_2 гк-2 × гк-277 (*sfbs1-2*, *dlb3-5*) получено расщепление по окраске и форме лепестков: 9/87 голубые, плоские : 3/30 светло-голубые, плоские : 3/26 белые, слабо деформированные : 1/7 белые, очень слабо деформированные ($\chi^2 = 1.10$), что и ожидаемо при дигенном расщеплении.

Наконец, у F_1 и F_2 Циан (к-7822, *dlb3-5*) × гк-391 (*sfbs1*) также не обнаружено “дикого типа” окраски цветка, расщепление подобно F_2 гк-210 × гк-391 – 9/71 : 3/28 : 4/41 ($\chi^2 = 0.89$), что свидетельствует о летали именно у гк-391 и гк-132. Возможно, гк-132 и 391 имеют родственное происхождение, так как их родоначальники – сорта из Австралии. Вероятно, эта леталь (делеция?) находится на месте аллеля *PBC3*, показывая ложную аллельность генов *sfbs1* (гк-132) и *pbc3* (гк-53).

Ген *s1* маскирует проявление гена *ora1*. Расщепление F_2 гк-136 (*s1*) × гк-65 (*ora1*) соответствует 9/214 “дикий тип” : 3/68 (Л) голубые плоские, (П) светло-оранжевые, (С) крапчатые : 4/74 (Л) белые, деформированные, (П и С) желтые ($\chi^2 = 3.50$).

Гены *sfbs1* и *ora1* действуют независимо. Ген *sfbs1* маскирует проявление гена *ora1* в цветке, но не мешает проявлению крапчатости семян. Расщепление в F_2 гк-132 × гк-65 соответствует:

	9/92	:	3/30	:	3/20	:	1/8 ($\chi^2 = 3.36$)
(Л)	гол., плоские		гол., плоские		белые деформ.		белые деформ.
(П)	голубые		св. оранж.		желтые		желтые
(С)	красно-коричневые		крапчатые		красно-коричневые		крапчатые

У гибридов второго поколения гк-208 (*pbc1*) × гк-124 (*f^e*) было расщепление:

	9/172	:	3/53	:	3/59	:	1/16 ($\chi^2 = 0.79$)
(Л)	гол. или светлее, плоск.		оч. оч. св. гол., гофр.		оч. св. гол., плоск.		бел., плоск.
(П)	голубые		желтые		серые		желтые
(С)	красно-коричневые		красно-коричневые		пятнистые		пятнистые

с комплементарным взаимодействием генов, выражающимся в белой окраске венчика, ген *pbc1* дает желтые пыльники, а ген *f^e* обуславливает пятнистость семян.

У F_2 гк-188 (*pbc1*) × гк-1 (*dlb1*) было расщепление по окраске и форме цветков – 9/46 “дикого типа” или немного светлее : 3/10 очень-очень светло-голубые, гофрированные: 3/9 очень-

Таблица 7. Анализ расщепления F₂ от скрещивания гк-109 (*wf1*) с гк-391 (*sfbs1, LET*) и гк-132 (*sfbs1, LET*)

(Л) (П)	Гол. плоск.	Св. гол. плоск.	Бел. плоск.	Бел. сл. деформ.	Бел. оч. сл. деформ.	Бел. плоск.	Σ	Гипотезы/χ ²	
	гол.	гол.	гол.	св. ор.	св. ор.	св. ор.		H ₀₁	H ₀₂
H ₀₁ генотип	3 <i>WF1WF1</i>	6 <i>WF1wf1</i> <i>SFBS1-</i>	3 <i>wf1wf1</i>	1 <i>WF1WF1</i>	2 <i>WF1wf1</i> <i>sfbs1sfbs1</i>	1 <i>wf1wf1</i>	16	H ₀₁ : Дигенное независимое наследование генов <i>sfbs1</i> и <i>wf1</i>	
	3 <i>WF1WF1</i>	6 <i>WF1wf1</i> <i>SFBS1-</i>	3 <i>wf1wf1</i>	3 <i>WF1-</i> <i>sfbs1sfbs1</i>		1 <i>wf1wf11</i>	16		
	1 <i>WF1WF1</i>	2 <i>WF1wf1</i>	1 <i>wf1wf1</i>				4		
H ₀₂ генотип	12 <i>WF1WF1</i>	12 <i>WF1wf1</i> <i>SFBS1-</i>	3 <i>wf1wf1</i>	4 <i>WF1WF1</i>	4 <i>WF1wf1</i> <i>sfbs1sfbs1</i>	1 <i>wf1wf1</i>	36	H ₀₂ : Тригенное независимое наследование генов <i>sfbs1</i> , <i>wf1</i> и <i>LET</i> . Гаметы <i>wf1Let</i> – нежизнеспособны	
	--	- <i>let</i>	<i>letlet</i>	--	- <i>let</i>	<i>letlet</i>			
	12 <i>WF1WF1</i>	12 <i>WF1wf1</i> <i>SFBS1-</i>	3 <i>wf1wf1</i>	8 <i>WF1-</i> <i>sfbs1sfbs1</i>		1 <i>wf1wf11</i>	36		
	--	- <i>let</i>	<i>letlet</i>	-- + - <i>let</i>		<i>letlet</i>			
генотип	4 <i>WF1WF1</i> --	4 <i>WF1wf1</i> - <i>let</i>	1 <i>wf1wf1</i> <i>letlet</i>				9		
гк-109	80	79	16	40	15	12	242	96.2	16.7
×	80	79	16	55		12	242	49.7	5.07
гк-132	80	79	16				175	48.5	0.69
гк-109	44	42	13	18	18	6	141	31.2	2.66
×	44	42	13	36		6	141	25.1	2.66
гк-391	44	42	13				99	21.6	0.45

Таблица 8. Расщепление по генотипу в F₂ гк-109 (*wf1*) × гк-132 (*LET*)

Гаметы	<i>WF1LET</i>	<i>WF1let</i>	<i>wf1LET</i> – гибнет	<i>wf1let</i>
<i>WF1LET</i>	<i>WF1WF1LETLET</i>	<i>WF1WF1LETlet</i>	Нет	<i>WF1wf1LETlet</i>
<i>WF1let</i>	<i>WF1WF1LETlet</i>	<i>WF1WF1letlet</i>	Нет	<i>WF1wf1letlet</i>
<i>wf1LET</i> – гибнет	Нет	Нет	Нет	Нет
<i>wf1let</i>	<i>WF1wf1LETlet</i>	<i>WF1wf1letlet</i>	Нет	<i>wf1wf1letlet</i>

очень светло-голубые, плоские : 1/2 белые, плоские (χ² = 4.51) – кумулятивное действие этих генов на белую окраску венчика и форму лепестков.

В F₂ от скрещивания гк-208 (*pbс1*) × гк-210 (*dlb3*) получено расщепление – 9/205 (Л и П) “дикого типа” : 3/55 (Л) светло-голубые, плоские, (П) голубые : 4/91 (Л) очень-очень светло-голубые, гофрированные или слабо гофрирован-

ные, (П) желтые (χ² = 2.19). У двойных рецессивных гомозигот по этим генам фенотип подобен гк-208, лишь слегка уменьшалась деформация цветка.

В F₂ гк-53 (*pbс3*) × гк-124 (*f^e*) наблюдали расщепление, исходя из которого действие гена *f^e* подавляет действие гена *pbс3*:

Таблица 9. Анализ расщепления F₃ гк-109 (*wf1*) × гк-391 (*sfbs1*, *LET*)

(Л) (П)	Гол. гол.	Св. гол. гол.	Бел. гол.	Бел. св. ор.	Σ	Гипотезы/χ ²		
						H ₀₁	H ₀₂	
H ₀₁ генотип	3 <i>WF1WF1</i> <i>SFBS1-</i>	6 <i>WF1wf1</i> <i>SFBS1-</i>	3 <i>wf1wf1</i> <i>SFBS1-</i>	4 -- <i>sfbs1</i> <i>sfbs1</i>	16	H ₀₁ : Независимое наследование генов <i>sfbs1</i> и <i>wf1</i>		
H ₀₂ генотип	12 <i>WF1WF1</i> <i>SFBS1-</i> --	12 <i>WF1wf1</i> <i>SFBS1-</i> - <i>let</i>	3 <i>wf1wf1</i> <i>SFBS1-</i> <i>letlet</i>	9 -- <i>sfbs1</i> <i>sfbs1</i> --	36	H ₀₂ : Независимое наследование генов <i>sfbs1</i> , <i>wf1</i> и <i>LET</i> . Гаметы <i>wf1Let</i> – нежизнеспособны		
Одна семья	<i>letlet</i> *	40	54	40	—	134	5.04	49.3
Одна семья	<i>letlet</i> ?	27	60	15	25	127	8.34	16.2
Одна семья	<i>LETlet</i>	17	19	1	15	52	13.56	3.04
Одна семья	<i>LETlet</i>	29	24	4	23	80	22.78	1.99

* Предполагаемый генотип растения F₂.

	9/71	:	3/28	:	4/41 (χ ² = 0.11)
(Л)	гол., плоск.		оч. оч. св. гол., слож., гофр.		оч. св. гол., плоск.
(П)	голубые		желтые		серые
(С)	красно-коричневые		красно-коричневые		пятнистые

В F₂ гк-53 (*pbс3*) × гк-1 (*dlb1*) по окраске и форме лепестков было расщепление — 9/53 “дикого типа” : 3/27 очень-очень светло-голубые, плоские : 4/37 очень-очень светло-голубые, сложенные и гофрированные (χ² = 5.72). То есть ген *pbс3* маскирует проявление гена *dlb1*.

В F₂ гк-53 (*pbс3*) × гк-32 (*dlb3*) обнаружено расщепление — 9/26 (Л и П) “дикого типа” : 3/12 (Л) светло-голубые плоские, (П) голубые : 3/16 (Л) очень-очень светло-голубые, сложенные и гофрированные, (П) светло-оранжевые : 1/6 (Л) почти белые, слабо сложенные и слабо гофрированные, (П) светло-оранжевые (χ² = 1.88). То есть ген *dlb3* ослаблял и без того слабую пигментацию цветка у гомозигот по гену *pbс3*.

	36/163	:	3/12	:	9/49	:	12/43	:	4/18 (χ ² = 0.79)
(Л)	гол., плоские		роз., плоские		св. роз., плоские		бел. деформ.		бел., плоские
(П)	голубые		св. ор.		св. ор.		желтые		желтые
(С)	кр.-кор.		т. ж.-кор.		т. ж.-кор.		желтые		ж.-кор.

Гены *sfbs1* и *pf1* также имеют комплементарное действие. Ген *sfbs1* подавляет синтез антоцианов в гипокотиле и цветке, но не работает в семенах, а *pf1* ликвидирует деформацию лепестков и придает

Взаимодействие генов *pbс1* и *pbс3* с *wf1* и *ora1*, гена *dlb1* с *s1* и *sfbs1* не изучали.

Взаимодействие генов, контролирующих розовую окраску венчика, с генами деформации лепестков и ослабителями голубой окраски венчика

Гены *s1* и *pf1* имеют комплементарное действие. Ген *s1* подавляет синтез антоцианов во всем растении, а *pf1* ликвидирует деформацию лепестков и придает семенам желто-коричневую окраску, вероятно вызванную каротиноидами и хлорофиллами. Ген *RPF1* не влияет на проявление гена *s1*. Расщепление в F₂ гк-141 (*pf1*, *RPF1*) × гк-136 (*s1*) соответствует [25]:

семенам желто-коричневую окраску. Действие гена *RPF1* сильно зависело от условий среды и сейчас не рассматривается. Расщепление в F₂ гк-141 (*pf1*) × гк-136 (*sfbs1*) соответствует:

Таблица 10. Анализ расщепления F₂ гк-124 (*f^e*) × гк-132 (*sfbs1, LET*)

(Л) (П) (С)	Гол., св. гол., плоск.	Бел., сл. деформ.	Оч. св. гол., плоск.	Бел., сл. деформ.	Σ	Гипотезы/χ ²	
	гол.	желт.	сер.	желт.		H ₀₁	H ₀₂
	кр.-кор.	кр.-кор.	пятн.	пятн.			
H ₀₁ генотип	9 <i>SFBS1-</i> <i>F^e -</i> 3	3 <i>sfbs1sfbs1</i> <i>F^e -</i> 3	3 <i>SFBS1-</i> <i>f^e f^e</i> 1	1 <i>sfbs1sfbs1</i> <i>f^e f^e</i> 4	16	H ₀₁ : Независимое наследование генов <i>sfbs1</i> и <i>f^e</i>	
H ₀₂ генотип	24 <i>SFBS1-</i> <i>F^e -</i> -- 8	8 <i>sfbs1sfbs1</i> <i>F^e -</i> -- 8	3 <i>SFBS1-</i> <i>f^e f^e</i> <i>letlet</i> 1	1 <i>sfbs1sfbs1</i> <i>f^e f^e</i> <i>letlet</i> 9	36	H ₀₂ : Независимое наследование генов <i>sfbs1</i> , <i>f^e</i> и <i>LET</i> . Гаметы <i>f^eLet</i> – нежизнеспособны	
Практ.	73 88	15	8 9	1	97 97	16.7 12.8	4.13 0.33

9/235 : 3/81 : 3/66 : 1/25 (χ² = 1.85)

(Л)	гол., плоские	роз., плоские	бел., деформ.	бел., плоские
(П)	голубые	св. оранжевые	желтые	желтые
(С)	кр.-кор.	т. ж.-кор.	кр.-кор.	т. ж.-кор.

Ген *wf1* ослабляет розовую окраску венчика у гомозигот по гену *pf1*, но не влияет на окраску пыльников и семян. В F₂ гк-109 (*wf1, RPF1*) × гк-129 (*pf1-ad, RPF1*) расщепление соответствует:

3/7 : 6/40 : 3/5 : 1/6 : 3/6 (χ² = 6.13)

(Л)	голубые	св.-голубые	белые	св.-розовые	белые
(П)	голубые	голубые	голубые	св.-оранжевые	желтые
	<i>Pf1-Wf1Wf1</i>	<i>Pf1-Wf1wf1</i>	<i>Pf1-wf1wf1</i>	<i>pf1pf1Wf1Wf1</i>	<i>pf1pf1-wf1</i>

В F₂ гк-109 (*wf1, RPF1*) × гк-141 (*pf1, rpf1*) родительские линии различаются по аллелям генов *wf1* и *rpf1*, которые являются антагонистами. Ген *rpf1* усиливает розовую окраску цветка, а *wf1* – ослабляет. В генотипе *pf1pf1* действие *rpf1rpf1* такое же, как двух аллелей *Wf1*. То есть розовую окраску цветка имеют растения генотипа *rpf1rpf1Wf1Wf1* и *rpf1rpf1Wf1wf1*, светло-розовую – *RPF1-Wf1Wf1* и *rpf1rpf1wf1wf1*, а белую – *RPF1-Wf1wf1* и *RPF1-wf1wf1*. Суммарное расщепление соответствует:

12/75 : 24/139 : 12/67 : 3/11 : 4/16 : 9/50 (χ² = 4.90)

(Л)	голубые	св.-голубые	белые	розовые	св.-розовые	белые
(П)	голубые	голубые	голубые	св. ор.	св. ор.	желтые
(С)	кр.-кор.	кр.-кор.	кр.-кор.	т. ж.-кор.	т. ж.-кор.	т. ж.-кор.
	<i>Pf1-Wf1Wf1</i> --	<i>Pf1-Wf1wf1</i> --	<i>wf1wf1</i> --	<i>pf1pf1</i>	<i>pf1pf1</i>	<i>pf1pf1</i>
	<i>Wf1Wf1</i> --	<i>Wf1wf1</i> --	<i>wf1wf1</i> --	<i>Wf1-wf1</i>	<i>Wf1Wf1RPF1-wf1wf1</i>	<i>Wf1wf1RPF1-wf1wf1</i>

Таблица 11. Анализ расщепления F₂ гк-124 × гк-141

(Л) (П) (С)	Гол., св. гол.	Роз., св. роз.	Оч. св. гол.	Бел.	Σ	Гипотезы/χ ²		
	гол.	св. ор.	сер.	желт.		H ₀₁	H ₀₂	H ₀₃
	кр.-кор.	т. ж.-кор.	пятн.	ж.-кор.				
H ₀₁ генотип	9 <i>PF1-F^e-</i>	3 <i>pf1pf1F^e-</i>	3 <i>PF1-f^ef^e</i>	1 <i>pf1pf1f^ef^e</i>	16	H ₀₁ : ген <i>rpfl</i> не влияет на проявление гена <i>f^e</i>		
	3 <i>F^e-</i>		1 <i>f^ef^e</i>		4			
H ₀₂ генотип	39 <i>PF1- - - F^e-;</i> <i>PF1rpflrpflf^ef^e</i>	13 <i>pf1pf1- - F^e-;</i> <i>pf1pf1rpflrpflf^ef^e</i>	9 <i>PF1-RPF1-</i> <i>f^ef^e</i>	3 <i>pf1pf1</i> <i>RPF1-f^ef^e</i>	16	H ₀₂ : ген <i>rpfl</i> ингибирует ген <i>f^e</i>		
	13 <i>RPF1-F^e-; rpflrpflf^ef^e</i>		3 <i>RPF1-f^ef^e</i>		16			
H ₀₃ генотип	24 <i>PF1- F^e- - -</i>	8 <i>pf1pf1F^e- - -</i>	3 <i>PF1-f^ef^e</i> <i>letlet</i>	1 <i>pf1pf1f^ef^e</i> <i>letlet</i>	36	H ₀₃ : гк-141 несет <i>Let</i> не сцепленную с геном <i>F^e</i> . Гаметы <i>f^eLet</i> нежизнеспособны		
	8 <i>F^e- - -</i>		1 <i>f^ef^eletlet</i>		9			
Две семьи	64	26	17	4	111	3.27	1.13	8.19
		90		21	111	2.19	0.00	6.85
Одна семья	21	13	2	0	36	11.41	8.00	4.83
		34		2	36	7.26	4.11	1.13
Две семьи	94	35	14	6	149	11.16	3.30	1.43
		129		20	149	10.65	2.78	0.81

Последний класс можно разделить, используя взаимодействие антоцианов с кислотой, которая усиливает их окраску. Было проанализировано три семьи F₃ *pf1pf1 WFlwf1 RPF1* – у них расщепление по окраске лепестков соответствовало – 6/42 белых, окрашиваемых в кислоте : 3/26 белых не окрашиваемых в кислоте : 4/34 светло-розовых : 3/18 розовых (χ² = 2.18).

Гены *f^e* и *pf1* имеют комплементарное действие (табл. 11). Ген *f^e* ослабляет розовую окраску цветка до белой и немного осветляет пыльники и желто-коричневые семена. В F₂ гк-124 (*f^e*) × гк-141 (*pf1*) для дигенного расщепления (H₀₁: 9 : 3 : 3 : 1) наблюдается существенный недостаток классов гомозигот по гену *f^e*. У двух семей он недостоверен, а у трех – приводит к опровержению H₀₁. По второй гипотезе ген *rpfl*, усилитель розовой окраски, ингибирует проявление гена *f^e* (H₀₂: 39 : 9 : 13 : 3), по третьей – у гк-141 присутствует леталь, делающая гаметы *f^eLet* нежизнеспособными (H₀₃: 24 : 3 : 8 : 1), что уже было показано в скрещивании гк-124 × гк-132. H₀₂ достоверна для четырех семей F₂, H₀₃ – для трех.

Ген *ora1* практически не влияет на проявление аллелей гена *pf*, в том числе в семенах [П11]. Однако из скрещивания гк-65 (*ora1*) × гк-141 (*pf1*) были отобраны единичные стабильные гибриды с розовыми лепестками и чисто розовыми, без голубого пигмента жилками, предположительно гомозиготные по обоим генам. Такой фенотип описан впервые.

Взаимодействие гена *pf* с *pbс1*, *pbс3* и *dlb1* не изучалось.

Таким образом, при взаимодействии с другими генами ген *pf* ингибирует деформацию венчика, делает светлее лепестки, тычиночные нити и столбики, придает пыльникам светло-оранжевый, а семенам желто-коричневый (желтый) цвет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Схему взаимодействия генов деформации и светло-голубой окраски лепестков можно представить следующим образом: *s1* > *sfbs1* > *wf1* > *f^e* > > *pbс1* > *pbс3* > *dlb1* > *dlb3* > *ora1*. Но если рассматривать их действие на разные части растения схе-

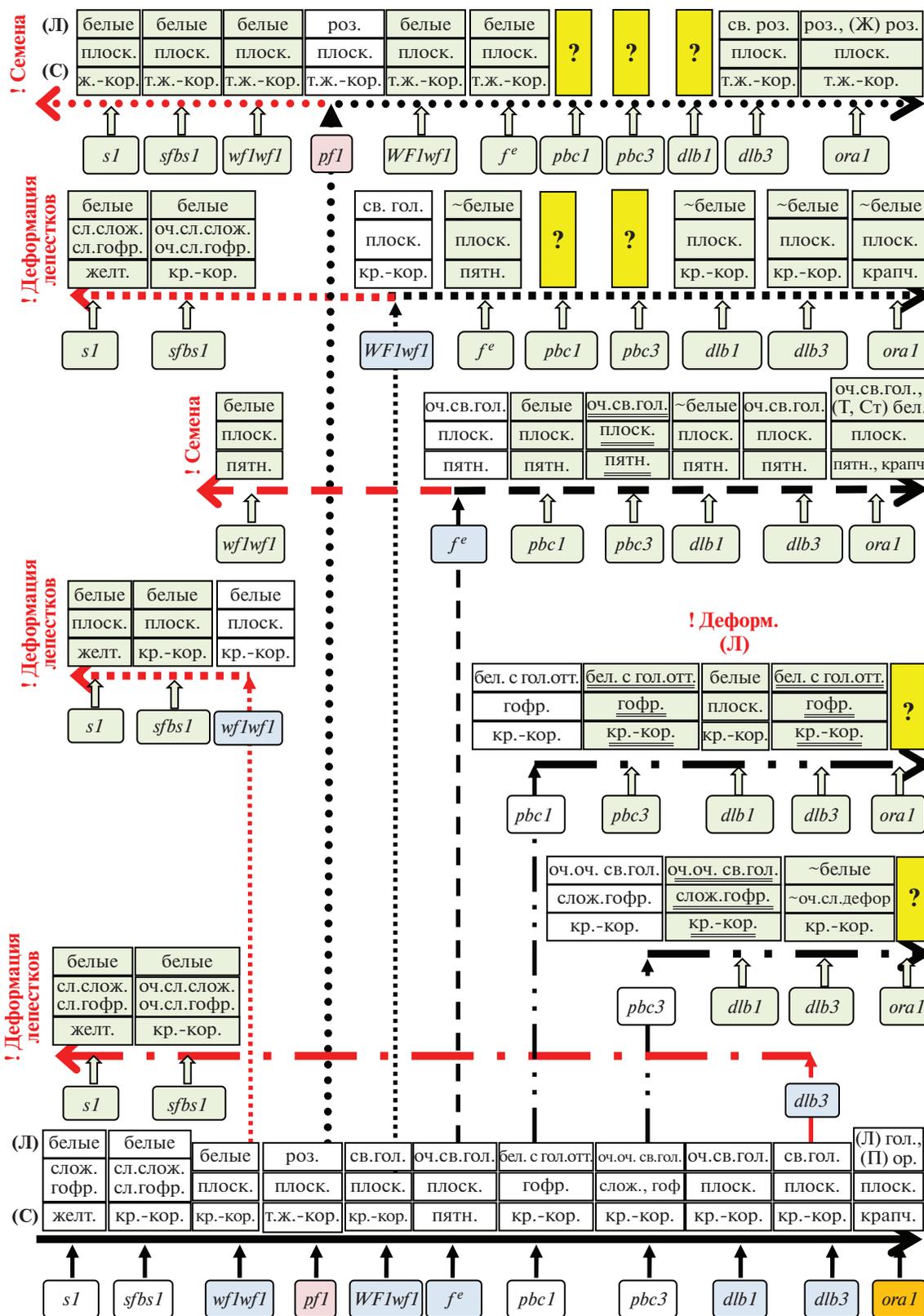


Рис. 1. Последовательность действия генов, контролирующих окраску и форму цветка и семян. — — путь формирования фенотипа; → — действие гена; ⇨ — совместное действие генов. ! — нарушение прямого пути формирования фенотипа, ? — взаимодействие генов не изучалось. Двойным подчеркиванием показаны фенотипы, идентичные фенотипам гомозигот по одному из генов.

ма усложняется. Ген *wf1* стоит третьим в цепочке биосинтеза антоцианов, но первым, если брать деформацию лепестков. Он же полностью (или частично в гетерозиготе) подавляет окраску лепестков у гомозигот по гену *f^e*, но не работает в семенах. Гены *f^e* и *dlb1* подавляют работу гена *pbс1* по деформации венчика и имеют кумулятивное действие по окраске лепестков. Ген *f^e* полностью маскирует работу гена *pbс3*. Ген *dlb3* работает как “ослабитель” и окраски и деформации лепестков у гомозигот по гену *pbс3* (рис. 1).

Ген розовой окраски венчика ингибирует его деформацию, делает светлее лепестки, тычиночные нити и столбики, придает пыльникам светло-оранжевый, а семенам желто-коричневый (желтый) цвет.

В общем цепочку взаимодействия генов окраски и формы цветка льна можно представить следующим образом: *s1* > *sfbs1* > *wf1* > *pf1* > *f^e* > *pbс1* > *pbс3* > *dlb1* > *dlb3* > *ora1*. В ней за основу взята окраска венчика. Однако последовательность функционирования генов *s1*, *wf1*, *pf1*, *f^e* и *dlb3* изменяется в процессе формирования различных признаков. Так, по окраске цветка они будут располагаться следующим образом: *s1* > *wf1* ≥ *pf1* ≥ *f^e* ≥ *dlb3*, по его деформации *pf1* = *wf1* > *dlb3* > *s1* > *f^e*, по окраске семян *pf1* > *s1* > *f^e* > *wf1* = *dlb3*.

Схема генов будет уточняться, так как еще не изучено взаимодействие генов *pbс1* и *pbс3* с *pf*, *wf1*, *ora1*, а также *pf* с *dlb1*.

Работа выполнена в рамках государственного задания ВИР № 0662-2019-0001.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Tammes T.* The genetics of the genus *Linum* // *Bull. Genet.* 1928. V. 4. P. 1–36.
2. *Tammes T.* Some correlation phenomena in hybrids. Amsterdam: Koninklijke Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, 1912. V. 15. № 30. P. 1004–1014.
3. *Plonka F.* La competition polinique ches le Lin cultive // *Annales de l'amelioration de plantes Institut National de la recherche Agronomique.* 1971. V. 21. № 2. P. 179–220.
4. *Dubois J., Harborne J., Bablom B., Plonka F.* The inheritance of flower colors and anthocyanins in flax (*Linum usitatissimum* L.) // *Annales de l'amelioration de plantes Institut National de la recherche Agronomique.* 1979. V. 29. № 3. P. 267–276.
5. *Лях В.А., Мищенко Л.Ю., Полякова И.А.* Генетическая коллекция вида *Linum usitatissimum* L. Запорожье: ИМК УААН, 2003. 60 с.
6. *Мищенко Л.Ю., Лях В.А.* Наследование белой окраски лепестков венчика у некоторых линий льна масличного. Запорожжя: Наук.-техн. бюл. Институту олійних культур УААН, 2000. Вип. 5. С. 13–17.
7. *Ягло М.Н., Лях В.А.* Разнообразие окрасок семян у льна масличного и особенности их наследования // *Вестник Белорусской гос. с.-х. академии.* 2015. № 3. С. 70–73.
8. *Полякова И.А., Яранцева В.В., Левчук А.Н., Лях В.А.* Фенотипическое проявление мутаций хлорофилл-дефицитности на ранних этапах онтогенеза льна масличного // *Вісник Запоризького нац. ун-т.* 2013. № 1. С. 49–57.
9. *Полякова И.А.* Мутация *viridis* индуцированная у льна масличного // *Вісник Запоризького нац. ун-т.* 2008. № 2. С. 163–165.
10. *Полякова И.А.* Наследование хлорофильной мутации *xanthoviridis* у льна масличного. Запорожжя: Наук.-техн. бюл. Институту олійних культур УААН, 2009. № 14. С. 52–55.
11. *Ярцева В.В., Лях В.А.* Морфология хлоропластов и пигментный состав листьев разного возраста хлорофильных мутантов льна // *Физиол. растений и генетика.* 2015. Т. 47. № 3. С. 236–243.
12. *Пороховинова Е.А.* Генетический контроль морфологических признаков льна // *Тр. по прикл. бот., ген. и сел.* 2011. Т. 167. С. 159–184.
13. *Пороховинова Е.А.* Генетический контроль морфологических признаков проростков, плода и семян у льна // *Вавиловский журн. генетики и селекции.* 2012. Т. 16. № 4/2. С. 936–947.
14. *Пороховинова Е.А., Брач Н.Б., Морван К., Кутузова С.Н.* Генетическая коллекция льна в ВИР: фундаментальное и прикладное использование // *Тр. по прикл. бот., ген. и сел.* 2013. Т. 174. С. 107–117.
15. *Пороховинова Е.А., Брач Н.Б., Кутузова С.Н., Павлов А.В.* Генетическая коллекция льна ВИР: современное состояние, перспективы формирования и развития: IV Вавиловская межд. конф. “Идеи Н.И. Вавилова в современном мире”. СПб.: ВИР, 20–24 ноября 2017 г. С. 146.
16. *Wang Z., Hobson N., Galindo L. et al.* The genome of flax (*Linum usitatissimum*) assembled de novo from short shotgun sequence reads // *The Plant J.* 2012. V. 72. P. 461–473. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2012.05093.x>
17. *Cloutier S., Niu Z., Ragupathy R., Duguid S.* SSR-based linkage map of flax (*Linum usitatissimum* L.) and mapping of QTLs underlying fatty acid composition traits // *Mol. Breeding.* 2011. V. 28. P. 437–451. <https://doi.org/10.1007/s11032-010-9494-1>
18. *Cloutier S., Ragupathy R., Miranda E. et al.* Integrated consensus genetic and physical maps of flax (*Linum usitatissimum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2012. V. 125. P. 1783–1795. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1953-0>
19. *Soto-Cerda B.J., Duguid S., Booker H. et al.* Association mapping of seed quality traits using the Canadian flax (*Linum usitatissimum* L.) core collection // *Theor. Appl. Genet.* 2014. V. 127. P. 881–896. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2264-4>
20. *You F.M., Li P., Kumar S. et al.* Genome-wide identification and characterization of the gene families con-

- trolling fatty acid biosynthesis in flax (*Linum usitatissimum* L.) // J. Proteomics Bioinform. 2014. V. 7. P. 310–326.
<https://doi.org/10.4172/jpb.1000334>
21. Asgarinia P., Cloutier S., Duguid S. et al. Mapping quantitative trait loci for powdery mildew resistance in flax (*Linum usitatissimum* L.) // Crop Science. 2013. V. 53. P. 2462–2472.
<https://doi.org/10.2135/cropsci2013.05.0298>
 22. Yurkevich O.Y., Kirov I.V., Bolsheva N.L. et al. Integration of physical, genetic and cytogenetic mapping data for cellulose synthase (*CesA*) genes in flax (*Linum usitatissimum* L.) // Frontiers in Plant Science. 2017. V. 8. P. 1467.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01467>
 23. Sudarshan G.P. Genetic analysis of seed and flower colour in flax (*Linum usitatissimum* L.) and identification of a candidate gene in the *D* locus: Thesis for the Degree of Master of Science. Univ. Saskatchewan, Saskatoon, 2013. 149 p.
 24. Sudarshan G.P., Kulkarni M., Akhova L. et al. QTL mapping and molecular characterization of the classical *D* locus controlling seed and flower color in *Linum usitatissimum* (flax) // Scientific Reports. 2017. V. 7. P. 15751.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-22651-9>
 25. Брач Н.Б., Пороховинова Е.А. Наследование морфологических и хозяйственно ценных признаков льна (*Linum usitatissimum* L.) // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005. С. 863–872.
 26. Пороховинова Е.А. Изучение наследования окраски и формы цветка и семян, а также ее связи с продолжительностью фазы всходы–цветение у льна (*Linum usitatissimum* L.) // Науч.-техн. бюл. ВНИИР им. Н.И. Вавилова. 2000. Вып. 239. С. 56–58.
 27. Пороховинова Е.А. Совместное наследование генов морфологических признаков и восстановления фертильности пыльцы при цитоплазматической мужской стерильности у льна (*Linum usitatissimum* L.) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2017. Т. 178. В. 2. С. 84–95.
<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-2-84-95>
 28. Пороховинова Е.А., Кутузова С.Н., Павлов А.В. и др. Разнообразие морфологических признаков льна в генетической коллекции ВИР как результат его доместикации // Экологическая генетика. 2018. Т. 16(4). С. 33–50.
<https://doi.org/10.17816/ecogen16433-50>
 29. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 351 с.
 30. Тихомирова М.М. Генетический анализ. Л.: ЛГУ, 1990. 280 с.

Interaction of Genes Controlling Some Morphological Characters in Flax (*Linum usitatissimum* L.)

E. A. Porokhovinova^{a,*}, A. V. Pavlov^a, S. N. Kutuzova^a, and N. B. Brutch^a

^aFederal Research Center Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Saint Petersburg, 190000 Russia

*e-mail: e.porokhovinova@vir.nw.ru

The interaction of 11 genes of flax, which control the color of the hypocotyls, flowers and seeds, the deformation of petals was evaluated by genetic analysis. All genes have pleiotropic effects on several parts of flowers, and sometimes hypocotyls and seeds. Four genes affect the shape and intensity of flowers' color – *s1* (complete interruption of anthocyanin's synthesis, corolla's deformation), *sfbs1* (interruption of anthocyanin's synthesis in flower, slightly deformed corolla), *pbс1* and *pbс3* (very light blue with different degrees of corolla deformation); 6 genes dilute the blue color of the flower – *wf1* (white), *f^e* (very light blue, spotted seeds), *dlb1*, *dlb3*, *dlb4* (intensity of light blue color), *ora1* (lighter then blue, orange anthers) and *PF* (pink flower color and yellow hue of seeds). The basic scheme of interaction between genes controlling color and shape of flax flowers can be represented as follows: *s1* > *sfbs1* > *wf1* > *pf1* > *f^e* > *pbс1* > *pbс3* > *dlb1* > *dlb3* > *ora1*. However, the order of genes' functioning *s1*, *wf1*, *pf1*, *f^e* and *dlb3* changes in the process of different characters' formation. Thus, for flower color they will be arranged as follows: *s1* > *wf1* > *pf1* > *f^e* > *dlb3*, for flower deformation: *pf1* = *wf1* > *dlb3* > *s1* > *f^e*, seeds color: *pf1* > *s1* > *f^e* > *wf1* = *dlb3*.

Keywords: gene interaction, genetic collection, genes of flower color, morphological characters, *Linum usitatissimum* L.