

СЕЛЕКЦИОННОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИ СЛОЖНО НАСЛЕДУЕМОГО ПРИЗНАКА ФИОЛЕТОВОЙ ОКРАСКИ КОРНЕПЛОДОВ РЕДИСА



THE USE THE GENETICALLY DIFFICULTLY INHERITED TRAIT OF PURPLE ROOT COLOR IN BREEDING PROGRAM FOR THE COMPLICATED TRAIT IN RADISH

Угарова С.В. – доктор с.-х. наук, селекционер
Зеленин А.В. – агроном-семеновод

Агрофирма «Сибирский сад»
Россия, г. Новосибирск, ул. Челюскинцев, 36
E-mail: ugarovasv@mail.ru

Ugarova S.V.,
Zelenin A.V.

Siberian Garden
Cheluskintsev St, 36, Novosibirsk, Russia
E-mail: ugarovasv@mail.ru

Знание природы наследования признака в селекции любой культуры определяет качество селекционной работы с ней. Известно, что фенотипическое проявление фиолетовой окраски корнеплода редиса обусловлено регуляторными механизмами сложного генетического взаимодействия, трудно поддающегося селекционному использованию. На основе литературных источников и собственных селекционных исследований авторами обоснована практика закрепления признака в поколениях размножения и показаны примеры получения форм редиса с фиолетовой окраской корнеплодов. На начальном этапе селекционной работы с культурой была организована работа по подбору сортов для гибридизации методом топ-кросса 14 сортов (красный \times белый), затем была проведена оценка F_1 , F_2 и других поколений, были определены 4 лучших комбинации скрещивания со 100% гибриднойностью. На основе гибридологического анализа индивидуальных потомств нами была составлена гибридная популяция редиса Конфетти F_1 с разноцветным окрашиванием корнеплодов. В результате индивидуального инбредного отбора по семенному растению (пигментация стеблей, окрашивание венчика цветка) получена стабильно наследующая форма редиса с фиолетовым окрашиванием корнеплода. Таким образом, в практике ведения селекционной работы с культурой редиса удалось получить стабильно наследуемую форму с фиолетовым окрашиванием корнеплода – сорт Синий иней.

Ключевые слова: селекция редиса, генетика наследования признака, распределение потомств, варьирование пигментации семенного растения.

The understanding the nature of trait inheritance in any crops is that determines the quality of results in breeding program. According to reference on previous publication, it is known that phenotypic manifestation of purple root color in radish was caused by regulatory inter-relationship mechanisms of genetic control that is difficult to be used directly in breeding program. From literature sources and on the basis of their own research work the authors have proven the practice to maintain the trait in generations, and implementations of development of purple radish breeding accessions have been presented. At first stage of breeding program the selection of initial breeding accessions was carried out, where 14 varieties (red \times white) were regarded on the basis of top-crosses to obtain F_1 and F_2 progenies to be analyzed. Thus, four best combinations from crossing were chosen with 100% of hybridity. Through analysis of hybrids for individual progenies the hybrid population F_1 of radish 'Konfeti' with different root colors was developed. As result of the individual inbreeding selection on seed plants with pigmented stems and the colored flower rim, the stable breeding accession with purple root was obtained. Thus, in breeding practice in radish it was succeeded to obtain the stably inheriting purple root color in radish accessions, variety 'Siniy Iney'.

Keywords: radish breeding, genetics of trait inheritance, progeny distribution, variation of pigmentation in seed plants.

Селекция редисов в России имеет свою богатую историю вне зависимости от истории развития зарубежной селекции культуры. Именно редису посвятил много труда наш знаменитый огородник Ефим Грачёв, а в след за ним и профессор Михаил Рытов. Основное направление их селекционной работы было получение недрябнувших и нестрелкуемых форм в условиях длинного светового дня Центральной России. В сибирских условиях селекцией редисов занимались сотрудники Западно-Сибирской овощной опытной станции (Барнаул) и НИИ цитологии и генетики (Новосибирск). С использованием методов отбора из гибридных комбинаций ими получены следующие сорта этой культуры: Тогул, Яхонт, Краса Алтая, Белый зефир и Сибирский 1, созданный методом полиплоидии из старинного русского сорта Розово-красный с белым кончиком.

Форма и окраска корнеплода – суть изменчивости морфологических признаков редиса. Длительное время в диапазоне разноцветья редиса отсутствовали корнеплоды фиолетовой окраски. И лишь в последнее десятилетие этот пробел был восполнен. В настоящее время в Государственном Реестре присутствует 6 сортов редиса фиолетовой окраски [6]:

Фиолетовая окраска корнеплода у редиса обусловлена наличием антоциана – цианидина, а из флавонолов – кверцетина. Генетику окраски корнеплодов неоднократно исследовали Uphof J (1924), Dayal N (1983), Нарбут С.И. и др. (1972), Маджарова Д. (1975), Макарова Г.А. (1983), Шebaлина М.А. (1985). Войлоковым А.В. (1977) (по Кирилловой Г.А. и Нарсинха Дайял, 1990) определён

комплементарный характер взаимодействия двух основных генов признака, где А – определяет фиолетовую окраску, а – красную, ar⁺ – наличие окраски на корнеплоде, ar⁻ – отсутствие. В литературе до сих пор нет единого мнения относительно генетической детерминации признака окрашивания корнеплода редиса, поскольку ряд авторов отмечает появление при гибридизации довольно многих других оттенков красного и фиолетового цвета: розовых, сиреневых, лиловых, жемчужных (Сазонова Л.В., 1973; Маджарова Д., 1975; Угарова С.В., 1990). По мнению Н.В. Frost (1923), фиолетовый цвет определяется доминантным, а красный – рецессивным состоянием одной пары аллелей, т.е. речь идёт о моногибридном наследовании при скрещивании. Аналогичного мнения придерживается J. Uphof (1924), в трактовке Т. Tatebe (1938) фиолетовая окраска является результатом комплементарного взаимодействия факторов красной и белой окраски, а появление во втором поколении розовой окраски считается проявлением кумулятивной полимерии. Механизм контроля белой окраски более сложный и включает более одного гена (J.B. Harborne, G.J. Rahman, 1964). Также Маджаровой (1975) отмечается комплементарный характер детерминации фиолетовой окраски при скрещивании двух белокорнеплодных сортов. На основе исследования инбредных линий сорта Вировский белый Нарбут С.И. (1972) высказывает предположение о возможности действия дополнительных генов-ингибиторов, блокирующих синтез антоциановых пигментов в корнеплоде. Все перечисленные данные позволяют сделать вывод, что в каждом конкретном исследовании авторы пытаются объ-

яснить свои полученные результаты и не сопоставляют их с результатами других исследователей. В частности длительное время оставался невыясненным вопрос и о возможности получения константной формы редиса с фиолетовой окраской корнеплодом. Известно, что у редиса красный и фиолетовый цвет коры корнеплода обусловлен антоцианами: пеларгонидином и цианидином, которые различаются между собой биохимически одной гидроксильной группой [7]. По распространённому мнению, фиолетовая окраска наблюдается только при гетерозиготном состоянии гена, контролирующего цвет коры корнеплода редиса [3, 4, 10]. Предполагается, что именно со сложным характером гетерозиготности связано отсутствие сортов редиса с фиолетовым корнеплодом.

Группой исследователей (Макарова Г.А., Мирская Г.В., Кочетов А.А., Синявина Н.Г., Драгавцев В.А. – сотрудников Агрофизического института) на основе экспериментальных данных своих и других исследователей представлен, на наш взгляд, наиболее полный анализ генетики наследования признака окраски корнеплода у редиса. По их мнению, при рассмотрении механизма наследования цвета коры корнеплода следует исходить из предположения о модульной структуре окраски корнеплода и участии в процессе формирования гетерозиса и трансгрессий межаллельных, а также межгенных взаимодействий. В данном случае компоненты представлены двумя признаками, один из которых контролируется генами, ответственными за наличие-отсутствие пигмента, а второй – генами формы пигмента: цианидина или пеларгонидина. В свете предложенной концепции результа-

Сорта редиса, включенные в Государственный реестр селекционных достижений РФ

| Название сорта | Фирма-оригинатор | Основной автор | Год внесения в ГосРеестр | Основные признаки: | |
|----------------|------------------|----------------|--------------------------|--------------------|------------|
| | | | | форма | окраска |
| 1.Виолетта | Поиск | Ховрин А.Н. | 2015 | круглый | фиолетовый |
| 2.Мавр | ВНИИССОК | Степанов В.А. | 2017 | круглый | фиолетовый |
| 3.Малага | Аэлита | Кандоба А.В. | 2008 | круглый | фиолетовый |
| 4.Мулатка | Седек | Лукьянов А.Н. | 2009 | эллипсовидный | фиолетовый |
| 5.Синий иней | Сибирский сад | Угарова С.В. | 2007 | обратно-яйцевидный | фиолетовый |
| 6.Трофим | Дачная академия | Тарасов Ю.Д. | 2017 | круглый | фиолетовый |

Представляем схему селекционной работы:

| Содержание | Первый этап | Второй этап | Третий этап |
|----------------------------|---|--|---|
| | 1980-1990 | 1990-2000 | 2000-2005 |
| | Основной метод | Топ-кросс 14 сортов (красный x белый) и оценка F ₁ , F ₂ и других поколений. | Гибридологический анализ индивидуальных потомств. |
| Результаты | Определено 4 лучших комбинации скрещивания со 100% гибриднойностью. | Составлена гибридная популяция редиса Конфетти F ₁ с разноцветным окрашиванием корнеплодов. | Получена стабильно наследующая форма редиса с фиолетовым окрашиванием корнеплода. |
| Количество потомств отбора | 1115 | 264 | 36 |

ты рассматриваемой комбинации скрещивания могут выглядеть следующим образом. В отличие от белокорнеплодного и краснокорнеплодного родителей гибриды F₂ расщеплялись в пропорции 9:3:4, свойственной рецессивному эпистазу при дигенных различиях между родительскими сортами на фиолетовые, красные и белые (без учета интенсивности окраски). При этом родительские сорта различались между собой по одному гену каждого из компонентов. Соотношение окрашенных и неокрашенных корнеплодов соответствовало 3:1 при P 0,50 ÷ 0,75. Пропорция фиолетовые: красные составляла также 3:1 при P 0,10 ÷ 0,25. Интенсивность обеих окрасок варьировала от светлой до темной. В последующих поколениях в потомстве светлоокрашенных растений продолжалось расщепление: розовые расщеплялись на красные, розовые и белые, а светлофиолетовые – на фиолетовые, светлофиолетовые, красные, розовые и белые. Сформировавшиеся в F₂ фиолетовые, красные и белые корнеплоды в последующих поколениях были константными и в дальнейшем сохранялись в неизменном виде, что свидетельствует о гомозиготности контролирующих их генов [3, 4]. При этом растения с ярко-фиолетовым корнеплодом характеризовались трансгрессивной по отношению к родительским сортам окраской.

Таким образом, Макаровой Г.А. (2009) делается вывод о том, что экспериментальные данные большинства исследователей согласуются с версией формирования сверхдоминантности в F₁ и трансгрессии по цвету коры корнеплодов в последующих поколениях при

участии двух групп генов. При этом взаимоотношения в группе, контролирующей форму пигмента, происходят на межallelном уровне по доминантно-рецессивному типу, а в группе, ответственной за наличие или отсутствие пигмента – на межлокусном уровне по типу рецессивного эпистаза. Но что же это означает на селекционном практическом уровне?

На начальном этапе селекционной работы с культурой была организована работа по подбору сортов для гибридизации методом топ-кросса. При этом исходили из предпосылки, что косвенным доказательством высокой общей комбинационной способностью может быть 100% гибридность, которую учитывали по количеству фиолетовых корнеплодов. Скрещивания (по схеме красные корнеплоды x белые) проводили в малых изоляторах по одному растению каждого сорта, чтобы использовать эффект самонесовместимости или предпочтительности пыльцы другого растения [5]. Большое количество инбредных потомств и возможность индивидуального отбора выявила интересные комбинации с эффектом большого диапазона окрашивания корнеплодов: все оттенки красного, фиолетового, лилового, бордо, сиреневого, который очень хотелось использовать. Была составлена гибридная популяция из двух линий редиса методом поликросса, которую мы предложили испытать в Госкомиссии, но не нашли понимания:

Характеристика поликроссной гибридной комбинации редиса Конфетти по спектру окрашивания корнеплодов (в среднем по годам исследований):

красная – 25,6%,

белая – 23,5%,
 фиолетовая – 25,6%,
 розовая – 10,4%,
 сиреневая – 10,5%,
 бордовая – 4,4%.

Доминантный, по утверждению большинства исследователей, ген фиолетовой окраски корнеплода редиса на практике не давал константного потомства. И тогда мы обратили внимание на пигментацию, но не корнеплода, а семенного растения. Изменчивость популяции семенных растений от фиолетовых корнеплодов была следующей: обычное зелёное окрашивание стеблей – 93,7%;

с фиолетовой пигментацией разной интенсивности – 6,3%.

Уже после первого поколения отбора интенсивно пигментированных линий и семей из 50 образцов были получены 4 формы с наибольшим проявлением фиолетовой окраски корнеплода. Тем не менее, варьирование пигментации окрашивания коры было значительным, и чтобы снизить её мы произвели оценку и отборы растений по окрашиванию венчика цветка семенного растения.

Распределение семенных растений популяции редиса по окрашиванию венчика цветка:

фиолетовая окраска – 42,86%;
 белая – 28,57%;
 бело-фиолетовая – 28,57%.

Потомства растений с бело-фиолетовыми и белыми цветами имеют стабильное проявление селективного признака окраски корнеплодов, и в них не выщепляются корнеплоды другой окраски кроме фиолетовой. Интересным фактом стала для нас ситуация значительного диапазона варьирования потомств

семенных растений от сильно пигментированных с фиолетовым окрашиванием венчика цветка семенных растений, где отклонение (корнеплоды другой формы и окраски) составило до 23,4%. Совсем убрать такие формы из популяции не удалось даже при неоднократном отборе на данный признак. Но удалось снизить присутствие уклоняющихся форм до минимальных величин.

Таким образом, в практике ведения селекционной работы с культурой редиса удалось получить стабильно наследуемую форму с фиолетовым окрашиванием корнеплода – сорт Синий иней. Использование литературных данных о генетике наследуемости селективного признака способствует успеху проводимой селекционной работы. Разработанная генетиками классифика-

ция трансгрессий и совокупность результатов, полученных для признака окрашивания коры корнеплода в комбинациях скрещивания редиса, составляют основу прикладного аспекта селекционного использования признака. Эффект гетерозиса и трансгрессий межаллельных взаимоотношений, проявляющихся в доминантно-рецессивной форме, а межгенных – в форме эписта-

Распределение потомств редиса по отборам семенных растений, %

| Типичные: фиолетовой окраски, различной интенсивности | | | | Отклонение: | | |
|---|-------------------|---------------------|------------------|----------------|----------|----------|
| фиолетовые | светло-фиолетовые | со светлым кончиком | темно-фиолетовые | другой окраски | по форме | всего |
| 1. Семенные растения с равномерно фиолетовыми цветами | | | | | | |
| 97,0-98,5 | 0,1-0,3 | 0,7-1,5 | 0,7-1,2 | 2,4-11,0 | 7,5-12,4 | 9,9-23,4 |
| 2. Семенные растения с белыми цветами | | | | | | |
| 100,00 | – | – | – | – | – | – |
| 3. Семенные растения с бело-фиолетовыми цветами | | | | | | |
| 97,0-98,7 | 0,1-1,5 | 0,5-0,7 | 0,7-0,8 | – | – | – |



Сорт редиса Синий иней



Редис Конфетти

Литература

1. Кириллова Г.А., Нарсинха Д. Генетика редиса // Генетика культурных растений: Зернобобовые, овощные, бахчевые. ВАСХНИЛ. – Л.: Агропромиздат, ЛО, 1990.– С. 215-239.
2. Маджарова Д. Наследование признака опушенности пластинки листа и окрашивания корнеплода редиса// Генетика и селекция. 1975. – №5. – С.365.
3. Макарова Г.А., Иванова Т.И. Наследование признаков корнеплода и листа у редиса // Генетика. – 1983. – Т. XIX. – №2. – С.304-311.
4. Макарова Г.А., Мирская Г.В., Кочетов А.А., Синявина Н.Г., Драгавцев В.А. // Методология прогнозирования трансгрессий по хозяйственно-ценным признакам растений. Методические рекомендации. – РАСХН: агрофизический НИИ, СПб, 2009. – 54 с.
5. Угарова С.В. Комбинируемость сортов редиса // Основные направления исследований и перспективы развития овощеводства в Приморском крае, -Артём, 1990. – С 13-15.
6. Gossort.com
7. Harbom J.B., Paxman G.J. Genetics of anthocyanin production in the radish. – J/ Heredity. 1964. v.19. p.505.
8. Mather K. (21) The genetical theory of continuous variation // Hereditas. 1949. Suppl. V
9. Tatebe T. Studies on the inheritance of root shape in the Japanese and Chinese radish // J. Hortic Soc. Japan. 1937. №8. p.336.
10. Uphof J.C. On mendelian factors in radishes // Genetics. 1924. v.9. p.292.