

ГЕНЕТИКА

Том XIV, № 1, 1978

Январь

УДК 575.1 : 576.312 : 635 : 655

НАСЛЕДОВАНИЕ ОКРАСКИ СЕМЯН У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ СОИ

М. Ф. КОЗАК

*Астраханский государственный педагогический институт
имени С. М. Кирова*

ВВЕДЕНИЕ

[Представители рода *Glycine* L. отличаются большим разнообразием окраски семян. Согласно классификации [1] выделяется четыре основные окраски семенной кожуры: желтая, зеленая, коричневая, черная. Каждая из перечисленных групп включает несколько оттенков соответствующей окраски. В группе желтых семян встречаются следующие оттенки: бледно-желтая, темно-кремовая, зеленовато-желтая (с преобладанием желтого цвета). В группе зеленых семян различают два основных оттенка — зеленый и ярко-зеленый (темно-травяно-зеленый). Последний тип окраски характерен для форм сои с зелеными семядолями. Коричневые семена отличаются оттенками: темно-каштановым, коричневым и красновато-каштановым. Известно [1], что филогенетически старым формам сои свойственна темная окраска семенной кожуры, молодым — светлая. Черная окраска семян доминирует над всеми остальными [1—8].

Выявлено несколько генетических локусов, детерминирующих синтез соответствующих пигментов [2], определяющих окраску семенной кожуры (табл. 1). Блеск семенной кожуры [8] определяется серией аллелей $G1 - g1$ ($G1_1 - g1_1$, $G1_2 - g1_2$), при этом возможны комбинации скрещиваний с различным характером наследования блеска кожуры семян — от типично доминантного до рецессивного. Кроме того, различными авторами описано большое число аллелей, определяющих мозаичность окраски семенной кожуры.

В настоящей работе поставлена задача получить дополнительные сведения о генетической детерминации окраски семенной кожуры у сои на основе изучения формообразовательного процесса у межвидовых гибридов между культурной и дикой уссурийской соей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проводили на гибридном материале, полученном в Хабаровском государственном педагогическом институте от скрещивания двух видов сои — культурной *Glycine hispida* (Moench) Max. и дикорастущей уссурийской *Glycine ussuriensis* Regel et Maack или *G. soja* (Sieb et Zucc.). Скрещиваемые виды отличаются по комплексу морфологических признаков. Вместе с тем они имеют много общего в морфобиологическом отношении и одинаковое число хромосом. Все это и сравнительно высокая фертильность межвидовых гибридов [1,9—11] говорят о филогенетической близости указанных выше видов.

Таблица 1

Генетическая детерминация окраски кожуры семян сои

Гены	Окраска	Ссылка на литературу
$B_1-B_2-B_3$	При комплементарном действии проявляется темная окраска	[3]
$b_1-b_2-b_3$	При совместном и независимом действии — светлая окраска	[3]
$T-R-(t-r-)$	Черная	[4, 5]
$t-r-$	Тускло желтая	[4, 5]
$T-r-$	Коричневая	[4, 5]
$O-o; W-w$	Плейотропные гены-модификаторы черной и коричневой окраски	[6]
G — (при отсутствии T и R)	Зеленая	[7]
g	Желтая (или светло-желтая)	[7]
G_1G_2	При комплементарном действии — ярко-зеленая	[8]
g_1g_2	Светло-коричневая	[8]
$CiCi^*$	Контролируют действие гена G , вызывая окраску:	[8]
Ci^*	светло-коричневую	
ci	светло-бронзовую	

* Аллельная пара $CiCi$ проявляет свое действие лишь в присутствии генов B_1, B_2, B_3 ; G_1 эпистатичен Ci [8].

Наследование окраски семенной кожуры изучалось у гибридов F_1-F_6 , полученных при скрещивании сорта Бельцкая 636 (культурная соя) с уссурийской дикой соей. Семена дикой сои собраны нами на правобережье р. Зеи при впадении ее в Амур. Вегетационный период, используемой для скрещивания формы, — 100—140 дней. Она имеет мелкие, плоские бобы, черную матовую с неясной мозаичностью окраску семенной кожуры, вьющийся стебель. Другие особенности разнообразных форм этого вида описаны в работах многих авторов [1, 12—14].

Бельцкая 636 — сорт культурной сои, использованный для скрещивания, имеет желтую окраску семян. Начиная с F_2 гибридная популяция расщеплялась на группы, различающиеся по окраске семян. В настоящей работе приводится анализ наследования признака в F_1-F_4 . Анализ расщеплений в F_5 и F_6 , а также количественный анализ F_4 будут приведены в следующем сообщении.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные гибриды оказались фертильными. Наследование различных анатомо-морфологических признаков описано нами ранее [10, 11].

Поскольку признак черной окраски семян сои является доминантным по отношению ко всем другим типам окраски, предполагалось, что растения F_1 будут иметь черные семена. Однако все семена F_1 по изучаемой комбинации оказались коричневыми.

Следует отметить, что межвидовые гибриды F_1 , полученные нами в другой комбинации (♀ Амурская бурая 57 \times ♂ дикая уссурийская), имели черную окраску семян с мозаичным рисунком, характерную для дикого вида.

Поскольку многими авторами установлен доминантный характер наследования признака черной окраски семян, остается предположить наличие в генотипе форм культурной сои доминантного гена-ингиби-

Таблица 2

Расщепление по окраске семян в F_2 у гибридов сои
(♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская)

Фенотип F_2	Предполагаемый генотип	Расщепление по парам признаков		χ^2	P
		Фактическое	теоретическое		
Коричневые Черные	T-R-S-G-(T-r-S-G-) T-R-s-G-(T-R-s-g)	276 : 208	9 : 7	0,05	0,90÷0,75
Зеленые Желтые	t-r-S-G(t-r-s-G) t-r-S-g(t-r-s-g)	97 : 58	3 : 1	12,70	0,01
В том числе с по- верхностью: матовой глянцевой	Gl- glgl	474 : 165	3 : 1	0,23	0,75÷0,50

тора (супрессора), который мы обозначили Ss. Наличие этого локуса препятствует выработке антоциановых пигментов у межвидовых гибридов и проявлению черной окраски (ген R) семенной кожуры. Если верно это предположение, то основные различия по окраске семян скрещиваемых форм будут определяться следующим образом: черная семенная кожура дикой сои — TTRRssGG (G — ген зеленой окраски семенной кожуры), желтая окраска семян сорта Бельцкая 636 — ttrrSSgg.

Поскольку ген-ингибитор S эпистатичен по отношению к фактору R, гибриды F_1 с генотипом TrRrSsGg имеют коричневую окраску.

В F_2 произошло расщепление на четыре основные фенотипические группы (табл. 2): растения с черными, коричневыми, зелеными и желтыми семенами. Появление в F_2 растений с зелеными семенами указывает на наличие в генотипе дикой уссурийской сои локуса G, проявляющего свое действие при отсутствии генов T — R —.

Доминантная черная окраска семян в F_2 появляется вновь в потомстве растений с коричневой окраской семенной кожуры в результате выщепления растений с генотипом T — R — ss. В этом случае доминантный ген R выходит из-под контроля гена-ингибитора. Доминантных форм с черной окраской семян оказалось меньше, чем с коричневой. По этой паре признаков в F_2 и следующих поколениях наблюдалось четкое расщепление в соотношении 9 коричневых : 7 черных (см. табл. 2).

Подтвердился установленный [7] моногенный характер наследования зеленой и желтой окрасок семян. Однако в F_2 количество растений с желтой окраской семян оказалось больше теоретически ожидаемого, так как этот признак определяется не только рецессивными аллелями gg, но и комплементарными факторами tr и некоторыми другими.

Изучение расщепления по окраске семян выявило расщепление по другой паре альтернативных признаков — наличию блеска семян (глянцевые) и его отсутствию (матовые). По этой паре признаков нами обнаружено четкое моногенное расщепление в F_2 , F_3 и далее. Аналогичные результаты получены ранее Кавахарой [8] по одной из комбинаций F_2 межвидовых гибридов.

Каждая из выявленных в F_1 фенотипических групп в следующем поколении вновь дала значительное расщепление по изучаемому признаку (табл. 3). Анализ расщепления показал, что в генотипе растений с черной окраской кожуры семян, кроме факторов T — R —, содержатся гены: G — g, Ci — ci, Gl — gl, комплементарные гены G_1 и G_2 ,

Таблица 3

Спектр расщепления по окраске семян в F_2 у гибридов сои
(♀ Бельская 636 × ♂ дикая уссурийская)

Фенотип в F_2	Спектр расщепления в F_2	Предполагаемый генотип
Черные матовые	Черные матовые Черные глянцевые Коричневые матовые Зеленые глянцевые	$T-R-ssG-Ci-(Gl)$ $T-R-ssG-Ci-(gl)$ $T-R-S-G-Ci-(Gl)$ $ttrS-G-cici(gl)$
Черные глянцевые	Черные глянцевые Коричневые глянцевые Ярко-зеленые глянцевые Желто-зеленые глянцевые Желтые глянцевые (слегка коричневые)	$T-R-ssG-Ci-(gl)$ $T-R-S-G-Ci-(gl)$ $ttrS-G-cici(G_1G_2)$ $ttrS-GgCi-(B_1-B_2-B_3)$ $ttrS-ggcici(g_1-g_2)$
Коричневые матовые	Черные матовые Черные глянцевые Коричневые матовые Ярко-зеленые матовые Зеленые глянцевые Желтые глянцевые Светло-коричневые	$T-R-ssG-Ci-(Gl)$ $T-R-ssG-Ci-(gl)$ $T-R-S-G-Ci-(Gl)$ $ttrS-G-cici(G_1-G_2)$ $ttrS-G-cici(gl)$ $ttrS-ggcici(gl)$ $ttrS-ggCi-(B_1-B_2-B_3)$
Светло-зеленые глянцевые	Светло-зеленые глянцевые Желтые глянцевые Светло-коричневые Ярко-зеленые глянцевые Черные Бронзовые	$ttrS-G-cici(gl)$ $ttrS-gg-cici(gl)$ $ttrS-ggCi-(B_1-B_2-B_3)$ $ttrS-G-cici(G_1-G_2)$ $ttrS-ssG-Ci-$ $ttrS-g-cici(B_1B_2B_3)$
Желтые глянцевые	Желтые глянцевые разных оттенков Желто-коричневые Тускло-желтые	$ttrS-ggcici(gl)$ $ttrS-ggcici(B_1B_2B_3)$ $ttrssggcici(Gl)$

Примечание. В скобках отмечены гены, определяющие фенотип лишь данной группы, но не играющие роли для других групп.

определяющие ярко-зеленую окраску семян, W_1w_1 и другие, модифицирующие действие генов пигментации.

В генотипе растений с черными семенами присутствует всегда рецессивный аллель гена-ингибитора ss , в генотипе растений с коричневой окраской — доминантный аллель этого гена $T-R-S-$. Коричневая окраска семян определяется и генами $TtrS$. Оливковая (ярко-зеленая) окраска семян определяется, по-видимому, действием комплементарных генов G_1G_2 [8], модифицирующих проявление пары Gg . В гомозиготном состоянии рецессивные аллели g_1g_2 определяют слегка коричневую окраску желтых семян. Светло-коричневая окраска семенной кожуры является, по нашему мнению, результатом одновременного присутствия в генотипе факторов $G-$ и $Ci-$. Принимая участие в контроле за действием гена G , фактор Ci дает светло-коричневую или бронзовую (ci) окраску семенной кожуры. Хотя локус $G(g)$ всегда присутствует в генотипе вместе с одним из аллелей $Ci-ci$, зеленые семена не всегда имеют желтоватый оттенок, так как факторы $Ci-ci$ проявляют свое действие [8] лишь в присутствии комплементарных факторов окрашенности кожуры семян ($B_1B_2B_3$).

Совершенно неожиданным оказалось появление в потомстве растений со светлой окраской семян форм с черной окраской. В F_3 это явление обнаружено лишь при анализе расщепления группы, полученной

Таблица 4

Количественное соотношение основных фенотипических групп по окраске семян в F_3 межвидовых гибридов сои

Фенотипы в F_3	Классы расщепления в F_3 , число растений (по парам альтернативных признаков)		Теоретически ожидаемое расщепление	χ^2	P
Черные матовые	Коричневые 198 Светло-зеленые 17	Черные 126 Светло-желтые 0	9:7 3:1	2,70 —	0,10 —
Коричневые матовые	Коричневые 530 Светло-зеленые 120	Черные 289 Светло-желтые 32	9:7 3:1	2,54 1,26	0,25:0,10 0,50:0,25
В том числе	Матовые 589	Блестящие 182	3:1	0,79	0,50:0,25
Светло-зеленые глянцеобразные	Светло-зеленые 294 Желто-зеленые 69	Светло-желтые 143 Ярко-зеленые 51	3:1 1:1	13,80 1,35	0,01 0,25
В том числе	Матовые 0	Блестящие 547	—	—	—

из семян с зеленой окраской (см. табл. 3), в F_1 — при расщеплении растений с зелеными и желтыми семенами. Частота таких растений составила в F_1 0,09%. Появление этой фенотипической группы закономерно вследствие продолжения процесса расщепления по паре аллелей $S-s$ гена-ингибитора и выщепления растений с генотипом $t-R-s-G-(t-R-s-g-)$, где ген R выходит из-под контроля ингибитора S .

Таким образом, в F_3 нами выделено 7—8 групп гибридов по окраске семенной кожуры, однако число пар аллелей, участвующих в детерминации этого признака, значительно больше. Расщепление по отдельным парам альтернативных признаков достоверно соответствует теоретически ожидаемым формулам (табл. 4). Исключение составляет расщепление по паре зеленые — желтые семена (см. табл. 4) вследствие сильного модифицирования признака зеленой окраски влиянием генов других аллельных пар. Однако объединение всех семян с различными оттенками зеленой окраски в одну группу дает отношение 497 зеленых: 143 желтых, которое достоверно соответствует отношению 3:1 ($\chi^2 = 2,40$, $P = 0,25 \div 0,10$).

В F_1 (табл. 5) спектр расщепления межвидовых гибридов остался широким, что свидетельствует о высокой степени гетерозиготности. Однако новых фенотипических групп в F_1 по сравнению с F_3 не получено. Гибриды F_3 с черными семенами в F_1 дали сравнительно ограниченное расщепление, что свидетельствует о возрастании степени их гомозиготности.

Наиболее широким оказался спектр расщепления по окраске семян среди гибридных форм, полученных из коричневых семян. Здесь обнаружилось все описанные ранее типы окрасок. Как в F_3 , так и в F_4 из растений с коричневой окраской семян получены потомки с черными семенами. Появление этого признака также в потомстве растений, полученных из семян с желтой и зеленой окрасками, является еще одним убедительным доказательством существования гена-ингибитора S , эпистатичного гену R , определяющему черную окраску.

На основе анализа расщепления в F_1 — F_4 межвидовых гибридов мы предлагаем следующую схему наследования окраски семян:

Схема

наследования окраски семенной кожуры у межвидовых гибридов сои
(♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская)
Р ♀ Желтые × ♂ Черные

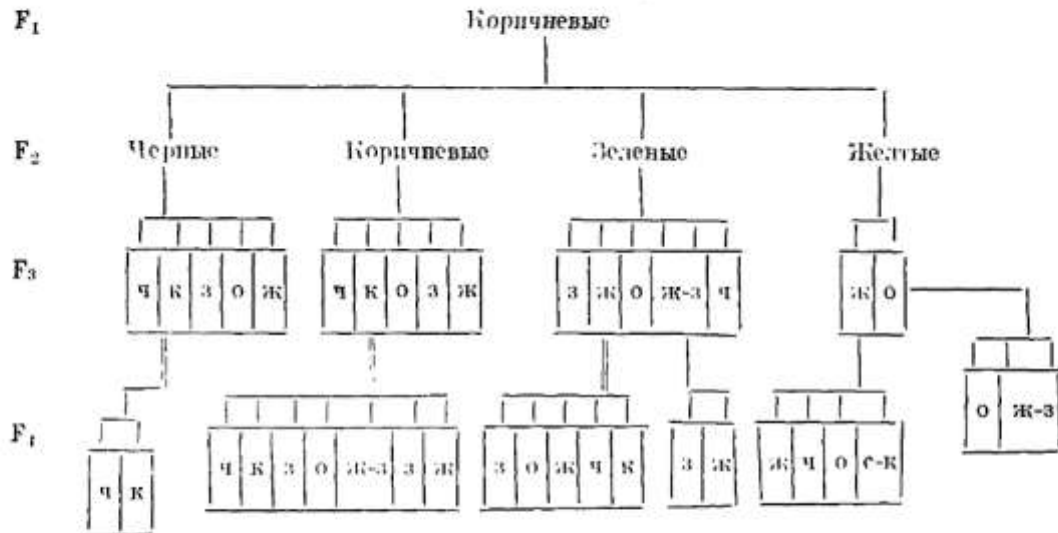


Схема предлагается для конкретной комбинации межвидовых гибридов сои (♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская). В следующих работах она будет дополнена за счет анализа наследования этого признака в F_3 — F_6 и анализа расщеплений в других комбинациях межвидовых гибридов.

В результате анализа наследования окраски семян выявился четкий доминантно-рецессивный характер наследования окраски еще одной пары признаков — наличие и отсутствие блеска семенной кожуры при доминировании гена матовой поверхности Gl. Как в F_2 , так и в F_3 получено достоверное расщепление по этому признаку в отношении 3:1 (см. табл. 2 и 4).

Растения с глянцевыми семенами дают в последующих поколениях только глянцевые. Матовая поверхность семян наследуется при этом почти всегда сцепленно с филогенетически «старыми» признаками — черной и коричневой окрасками семян. В свою очередь филогенетически «молодые» признаки зеленой и желтой окрасок семян сочетаются, как правило, с глянцевой их поверхностью. Эти факты являются свидетельством сцепления генов, детерминирующих эти признаки. По предварительным данным, частота их перекреста составляет 3—4%.

Анализ полученных данных доказывает весьма сложную наследственную обусловленность признака окраски семенной кожуры. Обнаружена значимость учета окраски семян при отборе из популяции межвидовых гибридов форм с определенным фенотипом по общему габитусу. Как правило, по общему габитусу растения с черными семенами были близки к дикому типу. Группа растений с коричневыми семенами состояла из весьма различных (по габитусу) форм: близких к дикому виду, форм с всевозможными комбинациями признаков дикого и культурного видов, а также растений, близких к культурному виду. Однако культурные формы с прямостоячей формой стебля выделены нами лишь начиная с F_4 среди гибридов, имеющих желтую и светло-

Таблица 5

Расщепление по окраске кожуры семян в F_4 межвидовых гибридов сои
(♀ Бельцкая 636 × ♂ дикая уссурийская) *

Фенотип	Спектр расщепления F_4	Предполагаемый генотип
Черные матовые мозаичные	Черные мозаичные матовые Черные мозаичные глянцевые Коричневые матовые	$T-R-ssG-Ci(Gl)$ $T-R-ssG-Ci(gl)$ $T-R-S-G-Ci-(Gl)$
Черные глянцевые	Черные мозаичные глянцевые Коричневые глянцевые	$T-R-ssG-Ci-(gl)$ $T-R-S-G-Ci-(gl)$
Коричневые матовые (потомство коричневых)	Черные матовые и глянцевые Коричневые различных оттенков (матовые и глянцевые) Зеленые глянцевые Оливковые матовые и глянцевые Желто-зеленые глянцевые и матовые Желтые матовые и глянцевые Светло-коричневые	$T-R-ssG-Ci-(Gl-gl)$ $T-R-S-G-Ci-(Gl-gl)$ $ttrrS-G-cici(gl)$ $ttrrS-G-cici(G_1G_2)$ $ttrrS-G-Ci-(Gl-gl)$ $ttrrS-ggcici(Gl-gl)$ $ttrrS-ggCi-(B_1-B_2-B_3)$
Коричневые матовые (потомство черных)	Черные матовые и глянцевые Коричневые различных оттенков (матовые и глянцевые) Оливковые Желтые Зеленые	$T-R-ssG-Ci-(Gl-gl)$ $T-R-S-G-Ci-(Gl-gl)$ $ttrrS-G-cici(G_1-G_2)$ $ttrrS-S-ggcici$ $ttrrS-G-cici$
Зеленые	Черные Зеленые разных оттенков Оливковые Желтые Светло-коричневые	$T-R-ssG-Ci-$ $ttrrS-G-Ci-(b_1-b_2-b_3)$ $ttrrS-G-cici(G_1-G_2)$ $ttrrS-gg-cici$ $ttrrS-ggCi-(B_1-B_2-B_3)$
Желтые глянцевые	Черные Желтые Оливковые (ярко-зеленые) Светло-коричневые	$T-R-ssG-Ci-$ $ttrrS-ggcici$ $ttrrS-G-cici(G_1-G_2)$ $ttrrS-ggCi-(B_1-B_2-B_3)$
Оливковые	Оливковые (ярко-зеленые) Желто-зеленые	$ttrrS-G-cici(G_1-G_2)$ $ttrrS-Ci-(B_1B_2B_3)$
Желто-зеленые	Зеленые разных оттенков Желтые разных оттенков	$ttrrS-G-cici(B_1-B_2-B_3)$ $ttrrS-ggCi-(b_1-b_2-b_3)$

* См. примечание к табл. 3.

зеленую окраску семян. Таким образом, окраску семян можно использовать в качестве диагностического признака при отборе форм культурного типа из популяции межвидовых гибридов ($F_4 - F_5$).

ВЫВОДЫ

Результаты, полученные нами при изучении наследования окраски семенной кожуры у межвидовых гибридов сои в $F_1 - F_4$, и анализ работ других исследователей позволяют сделать заключение о том, что этот признак находится под контролем по крайней мере семи пар аллелей основного действия ($Tt, Rr, Ss, Gg, G_1g_1, G_2g_2, Cici$), нескольких генов-модификаторов и комплементарных генов B_1-, B_2-, B_3- .

В результате генетического анализа выявлено присутствие в генотипе культурного вида сои гена-ингибитора, препятствующего в до-

минантном состоянии проявлению гена черной окраски семенной кожуры. Носителем этого гена, в частности, оказался сорт сои Бельцкая 636.

Обнаружена значимость учета признака окраски семян при отборе форм с определенным фенотипом (по общему габитусу) из популяции межвидовых гибридов.

Таблиц — 5, иллюстраций — 1, библиография — 14 назв.

Поступила в редакцию
7 декабря 1976 г.

Литература

1. В. Б. Енкен. Соя. М., Сельхозгиз, 1959, стр. 45.
2. F. V. Owen, J. Merchant. The influence of environmental factors on pigment patterns in varieties of common beans. *J. Agric. Research*, v. 37, № 7, 1, 1928.
3. C. M. Woodworth. Genetics and breeding in the improvement of the soybean. *Illinois Univ. Agric. Experim. Statist. Bull.*, v. 384, p. 257, 1932.
4. J. Nagai. A genetical-physiological study on the formation of anthocyanin and brown pigments in plants. *J. Cold. Agric. Imp.*, Tokyo Univ., v. 8, № 1, 1, 1921.
5. L. F. Williams. The inheritance of certain black and brown pigments in the soybeans. *Genetics*, v. 37, № 2, 208, 1952.
6. А. Г. Норман. Соя. М., «Колос», 1970, стр. 19.
7. H. Terao. Maternal inheritance in the soybean. *Amer. Naturalist*, v. 52, № 613, 51, 1918.
8. E. Kawahara. Studies on the gene analysis of soybeans. *Bull. of the tohoku National agricultural experiment station Morioka, Japan*, № 26, 79, 1963.
9. C. L. Ting. Genetic studies on the wild and cultivated soybeans. *J. Amer. Soc. Agron.*, v. 38, № 5, 381, 1946.
10. М. Ф. Козак. Наследование анатомических особенностей строения стебля у межвидовых гибридов сои. В сб. *Растительный и животный мир Дальнего Востока*. Хабаровск. гос. пед. ин-т, 1973, стр. 132.
11. М. Ф. Козак. Характер наследования признаков у межвидовых гибридов сои. В сб. *Вопросы биологии*. Хабаровск. гос. пед. ин-т, 1974, стр. 73.
12. В. Л. Комаров, Е. Н. Клобукова-Алисова. *Определитель растений Дальневосточного края*, т. 2. Л., Изд-во АН СССР, 1932, стр. 634.
13. В. А. Золотницкий. Соя на Дальнем Востоке. Хабаровское книжное изд-во, 1962, стр. 19.
14. Д. И. Воробьев, В. И. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. *Определитель растений Приморья и Приамурья*. М.—Л., «Наука», 1966, стр. 250.

INHERITANCE OF SEED COLOUR BY INTERSPECIFIC SOYBEAN HYBRID

M. F. KOZAK

R. M. Kirov Astrakhan State Pedagogical Institute

Summary

Genetic determination of soybean seed-coat colour has been studied by means of analysis of the formation process of interspecific hybrids $F_1 - F_4$ (*Glycine hispida* (Moench) Max. × *Glycine ussuriensis* Regl et Maack.). The analysis of splitting in $F_1 - F_4$ according to phenotype and genotype is carried out.

It is shown that the feature studied is under the control of at least seven pairs of genes of primary action.

The presence of inhibitor genes in cultivated soybeans genotype has been revealed, which prevents the manifestation of dark colour seed-coat factor in a dominant state.

The significance of considering the seed colour when choosing the forms of certain phenotype (according to general habitus) from interspecific hybrid populations is found. Beginning with F_4 , cultivated forms with straight stem were selected from hybrids having bronze and light bronze seed colour.

