

БАТУРИН С.О.

Институт цитологии и генетики СО РАН,

Россия, 630090, Новосибирск, пр-т Лаверентьева, 10, e-mail: baturin@bionet.nsc.ru

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ТИПА ПОЛА ЦВЕТКОВ У *FRAGARIA* × *ANANASSA DUCH.*

В роду Земляника (*Fragaria*) все диплоидные виды имеют обоеполый тип цветков, а все полиплоидные виды ($2n = 28, 42, 56$) двудомны, т.е. в популяции встречаются растения, несущие только пестичные цветки, или только тычиночные. Тем не менее, в популяциях полиплоидных видов земляник можно встретить с низкой частотой и обоеполые растения (Сухарева, 1965; Staudt, 1989). Основная модель наследования пола у представителей рода *Fragaria* была предложена С. Correns, (1928), в дальнейшем она была дополнена Е. Kuhn (1930) и G. Staudt (1967). Так, в соответствии с представлениями Корренса, пол цветков у многих видов растений контролируется АG комплексом генов в аутосомах. А - комплекс генов, ответственный за формирование признаков андроеца, G - комплекс генов, ответственный за формирование признаков гинецея. Каждая клетка имеет возможность развиваться в любом из двух направлений, а выбор направления развития зависит от специфических генов М и F, обозначаемых термином «реализаторами пола». Гены реализаторы пола «решают», какая из двух потенциальных («бисексуальных») возможностей развития АG комплекса реализуются в клетках.

У крупноплодной земляники *Fragaria* × *ananassa* Duch. ($2n=8x=56$) в норме соотношение частот семян с пестичными и обоеполыми цветками в семенном потомстве соответствует как 0,4500 : 0,5500, соответственно (Малецкий и др., 1994), т.е. близко к 1:1. Растения с обоеполым типом цветков являются гомозиготными по рецессивному фактору, определяющему обоеполость цветков на растении (Staudt, 1967). При самоопылении обоеполых растений, как правило, в потомстве наблюдается единообразие по половому статусу семян, т.е. они все обоеполые. Однако как по опубликованным сведениям, так и по собственным результатам среди обоеполых семян *F. × ananassa* изредка встречаются растения несущие доминантный фенотип - пестичный тип цветков (Клипка, 1982; Сухарева, Клипка, 1982). Изучение случаев наследования полового статуса растений не соответствующих ожидаемому менделеевскому типу сегрегации признака является целью данной работы.

Материал и методы

В качестве материала исследования использованы гибриды и сорта крупноплодной земляники *Fragaria* × *ananassa* ($2n=8x=56$) коллекции земляник лаборатории популяционной генетики растений ИЦиГ СО РАН. Из обоеполых представителей *F. × ananassa* использовали ремонтантный сорт Elin и гибриды № В2-38-5, № 02/5-1-5, а из образцов с пестичными цветками – гибриды № 96/10-78-4 и № 02/5-3-6. Сеянцы сорта «Сариан F1» были выращены из семян приобретенных в розничной торговле. Скрещивания образцов проводили в условиях экспериментального участка. У обоеполых цветков материнских родительских форм пыльники предварительно были удалены пинцетом. Соцветия после кастрации помещались в изолятор из прозрачного упаковочного целлофана. Опыление проводили однократно смесью пыльцы обоеполых гибридов и сортов при помощи мягкой кисточки.

Для генетического анализа использована модель полисомического моногенного расщепления по фактору пола, основанная на гипергеометрическом распределении частот гамет у автополиплоидов, в частности, у октоплоидной земляники (Малецкий и др., 1994). При использовании этой модели в эксперименте были приняты следующие условия: а) признак «тип пола цветка» контролируется двумя аллелями одного гена – *A* и *a*, при этом доминантный ген *A* определяет женский тип пола цветка, *a* – обоеполость; б) экспрессия альтернативных фенотипов (пестичный тип пола цветка –

обоеполость) регулируется соотношением доминантных и рецессивных аллелей в генотипе, что обуславливает пол цветка. Для проверки гипотезы соответствия опытных данных теоретически ожидаемой сегрегации по типу пола в потомстве использовали критерий соответствия G (Малецкий, 2000).

Результаты и обсуждение

Поскольку принято считать, что все обоеполые образцы *F. × ananassa* являются гомозиготами по рецессивному фактору – обоеполости, то, как при открытом варианте опыления, так и при искусственном опылении смесью пыльцы или пыльцой лишь одного генотипа, растения *F. × ananassa* с пестичным типом цветков в своем семенном потомстве всегда демонстрируют сегрегацию на сеянцы с пестичными или обоеполыми цветками близкую к соотношению 1:1. В нашем эксперименте это соотношение подтверждалось в многочисленных скрещиваниях, в том числе и для образцов с пестичными цветками - гибридов № 96/10-78-4 и № 02/5-3-6 (табл. 1). При открытом опылении обоеполых образцов, как правило, выращенные сеянцы имеют обоеполющий статус цветков. Тем не менее, некоторые исходные обоеполые образцы (рецессивный фенотип) формируют в своем семенном потомстве с частотой до 5% сеянцы с пестичными цветками (доминантный фенотип) (табл. 1). Так, у гибрида № 02/5-1-5, имеющего обоеполющий статус цветков, в семенном потомстве обнаружена сегрегация на сеянцы с пестичным типом цветков - 13 (4,7%) растений и с обоеполыми цветками – 261 растение, а у сорта Elin – 1 (2,1%) растение и 47, соответственно. Появление растений в F1 с доминантным (пестичным) типом цветков от рецессивного, гомозиготного (обоеполого) исходного фенотипа невозможно объяснить с позиций классического менделеевского наследования доминантного фенотипа.

Таблица 1

Сегрегация фенотипов по признаку «тип пола цветков» в гибридном потомстве *Fragaria × ananassa*

Материнская форма		Сегрегация фенотипов у сеянцев по типу пола цветков				Критерий соответствия G
регистрационный номер, название сорта	пол цветков	в опыте		теоретически ожидаемые		
		пестичный	обоеполющий	пестичный	обоеполющий	
				0,4500	0,5500	
Распределение фенотипов согласно менделеевским законам сегрегации признака						
96/10-78-4	пестичный	95	124	98,55	120,45	0,23
02/5-3-6	пестичный	15	16	13,95	17,05	0,14
Проявление эпигенетического контроля наследования признака						
		пестичный	обоеполющий	пестичный	обоеполющий	
				0,4500	0,5500	
02/5-1-5	обоеполющий	13 (4,7%)	261	0,0	274,0	-
Elin	обоеполющий	1 (2,1%)	47	0,0	48,0	-

$$G_{0,05} = 3,84$$

Несоответствие сегрегации по типу пола сеянцев в зиготическом потомстве ожидаемому при менделеевском типе наследования можно объяснить, приняв эпигенетическую модель контроля наследования типа пола цветков у крупноплодной земляники. Согласно этой модели при семенном воспроизводстве происходит метилирование генома обоеполых растений и, в частности, комплекса генов ответственных за развитие микроспорангиев. В результате растения имеют пестичный тип цветков.

Мы провели изучение проявление признака «пестичный тип пола цветков» во втором гибридном поколении. Результаты изучения представлены в таблице 2.

Таблица 2.

**Сегрегация фенотипов по признаку «тип пола цветков» в гибридном потомстве F2
Fragaria ananassa (8x)**

Исходная форма и ее пол F1	Происхождение исходной формы	Сегрегация фенотипов у семян по типу пола цветков				Критерий G
		в опыте		теоретически ожидаемые		
		пестичный	обоепо- лый	пестичный 0,4500	обоепо- лый 0,5500	
94-26 ♀	02/5-1-5 × Elin	1	34	15,75	19,25	25,11
94-17 ♀	02/5-1-5 × Elin	17	149	74,7	91,3	81,0
82-12 ♀	Elin × B2-38-5	0	21	9,45	11,55	-
89-17 ♀	02/5-1-5 × Elin	0	10	4,5	5,5	-
3-2 ♀	сорт «Сариан» F1	0	20	9,0	11,0	-

$G_{0,05}=3,84$

Из таблицы следует, что часть гибридов F1 - № 94-26 и № 94-17 хотя и с невысокой частотой, но наследуют новый доминантный фенотип - пестичный статус цветков на растении. Другая часть растений, гибриды № 82-12, № 89-17 и № 3-2 не сохраняют в семенном потомстве новый фенотип – все растения обоеполые. Следуя логике наследования признаков согласно менделевским законам, от вышеуказанных гибридов мы вправе ожидать сегрегацию половых фенотипов близкую к соотношению 1:1. Однако в нашем эксперименте этого не произошло, о чем убедительно свидетельствуют значения G - критерия. У исследованных гибридов с новым пестичным половым фенотипом, очевидно, вновь произошло деметилирование генома при их семенном воспроизводстве.

Эпигенетический контроль хорошо описан для гендерных признаков – половой структуры цветка (Лавров, Мавродиев, 2003; Freeman et al., 1980; Janousek et al., 1996). Показано, что у двудомного тетраплоидного вида *Fragaria orientalis* Loz. ($2n=4x=28$) обработка семян раствором 5-азациитидина - ингибитора реакции метилирования ДНК (Сингер, Берг, 1998), привела к появлению в семенном потомстве нового, по сравнению с контролем, фенотипа - семян с обоеполыми цветками (Батулин, 2004). Появление обоеполых семян произошло за счет уменьшения выборки семян с тычиночными цветками, так называемых «мужских» растений. Имеются сведения, что уникальное сочетание факторов среды могут вызывать изменение полового статуса растений. Среди таких факторов называются длина дня, высокие температуры воздуха, интенсивность солнечного излучения, богатые калием почвы, высокое содержание в почве органического удобрения (навоза), высокое содержание гиббериллинов в растении, травма от ростовой обрезки, удаления листьев, цветков (Freeman et. al., 1980). Кроме того, смена способа семенного размножения с зиготического на апозиготический (агамоспермный), также может быть причиной появления неожиданных половых фенотипов в семенном потомстве (Батулин, 2007).

Таким образом, у *Fragaria* × *ananassa* наследование типа пола цветков контролируется эпигенетически. Новый фенотип - «пестичный тип пола цветков», возникший в потомстве обоеполюх образцов, наследуется во втором поколении. Появление неожиданных половых фенотипов происходит довольно редко, но, как в случае развития пестичного типа цветков, уровень гетерогенности популяции при этом существенно увеличивается.

Литература

1. Батури́н С.О. Влияние 5-азациитидина на сегрегацию половых фенотипов в потомстве *Fragaria orientalis* loz. // Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук пр. Т. 2 / За ред. М.В. Роїка. – К.: КВІЦ, 2004. С. 11-16.
2. Батури́н С.О. Эпигенетический контроль типа пола цветков в роде *Fragaria* // / Сб. докл. и сообщ. X генетико-селекционной школы, посвящённой 120-летию Н.И.Вавилова. - Новосибирск. - 2007. - С. 33-37.
3. Кли́нко В.П. Изучение самоопыленного потомства у гибридов *Fragaria*. – В кн.: Генетические основы селекции. - Новосибирск: Наука. - 1982.- С. 219-224.
4. Лавров С.А., Мавроди́ев Е.В. Эпигенетическое наследование признаков и его возможная роль в микроэволюции растений. // Журнал общей биологии. – 2003. - Т. 64. - № 5. - С. 403-420.
5. Малецки́й С.И. Биномиальные распределения в генетических и популяционно-генетических исследованиях на растениях. – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. - 2000. - С. 28-30.
6. Малецки́й С.И., Сухарева Н.Б., Батури́н С.О. Наследование пола у апомиктических сеянцев Земляники крупноплодной (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) // Генетика. - 1994. - Т.30. - № 2. - С. 237-243.
7. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир. 1998. С. 140-148.
8. Сухарева Н.Б. Значение метода посредника в связи с использованием отдаленной гибридизации в селекции земляники. - Дисс. уч. ст. к.б.н., 1965.- Новосибирск. -196 с.
9. Сухарева Н.Б., Кли́нко В.П. О возможности использования для селекции земляники гибридов *Fragaria virginiana* ssp. *glauca* × *F. ananassa*. – В кн.: Генетические основы селекции. - Новосибирск: Наука. - 1982. - С. 198-205.
10. Correns C. Bestimmung, Vererbund und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. – Handb. Vererbungs – wissenschaft. – 1928. - Bd. 2. - S. 138.
11. Freeman D.C., Harper K.T., Charnov E.L. Sex change in plants: old and new observation and new hypothesis // Oecologia. – 1980. - V. 47. - P. 222-232.
12. Janousek B., Siroky J., Vyskot B. Epigenetic control of sexual phenotype in a dioecious plant, *Melandrium album* // Mol Gen Genet. - 1996. - V. 250. - P. 483-490.
13. Kuhn E. Geschlechtsformen dei *Fragaria* und ihre Vererbung. – Zuchter. – 1930. - Bd. 4. - S.2-11.
14. Staudt G. 1968. Die Genetik und Evolution der Heterozie in der Gattung *Fragaria*. III. Untersuchungen in Hexa- und Oktoploidan Arten. // Z. Pflanzenzuchtg. - Bd. 59. - S. 83-102.
15. Staudt G. The species of *Fragaria*, their taxonomy and geographical distribution. / Inter. Strawberry Symp., // Acta Hort. - 1989. - Vol. 1. - № 265. - P. 23-33.

Резюме

Некоторые обоеполюе образцы *Fragaria* × *ananassa* Duch. (рецессивный фенотип) формируют в своем семенном потомстве с частотой до 5% сеянцы с пестичными цветками (доминантный фенотип). Неожиданный фенотип - «пестичный тип пола цветков», наследуется во втором поколении с частотой до 10%. Отклонение сегрегации по типу пола рассматривается с позиции эпигенетической модели контроля наследования половой структуры цветков у крупноплодной земляники.

Several hermaphrodites specimens of *Fragaria × ananassa* Duch. (recessive phenotype) form seedlings with pistillate type of flowers (dominate phenotype) with frequency 5%. Unexpected phenotype – «pistillate type of flowers» is inherited with frequency before 10 % at F₂. Segregation rejection by the type of sex is viewed in case of epigenetic model of control the inheritance sexual dimorphism in cultivated strawberry.