

С.Г. ХАБЛАК¹, Т.Н. ЧЕЧЕНЕВА²

¹ Луганский национальный аграрный университет
E-mail: serhab_211981@rambler.ru;

² Национальный университет биоресурсов и природопользования
Украины,
Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, Киев
E-mail: tchgen@rambler.ru

ПЕРСПЕКТИВА ГЕНЕТИЧЕСКОГО УЛУЧШЕНИЯ СТРУКТУРЫ СОЦВЕТИЙ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE*



На примере генов арабидопсиса *AP1*, *BP1* и *TFL1* приведено теоретическое обоснование возможности генетического конструирования хозяйственно ценной структуры соцветий адаптированных к механизированной уборке семян масличных культур семейства *Brassicaceae* путем уменьшения неравномерного созревания плодов соцветия. Показано, что у *A. thaliana* под влиянием рецессивных аллелей *ap1-1*, *bp-1* и *tfl1-2* вместо типичной кисти формируются соцветия с новыми комбинациями признаков, не характерными для *Brassicaceae*.

© С.Г. ХАБЛАК, Т.Н. ЧЕЧЕНЕВА, 2009

Введение. К семейству Крестоцветных (*Brassicaceae*) относится много видов растений, культивируемых в Украине и во всем мире. В качестве масличных культур возделывают рапс (*Brassica napus*), горчицу сарептскую (*Brassica juncea*), рыжик посевной (*Camelina sativa*) и сурепицу (*Brassica rapa*) [1, 2]. Одной из главных проблем выращивания названных культур является неравномерное созревание плодов соцветия, приводящее к значительным колебаниям массы, влажности, размеров семян, к преждевременному их осыпанию в результате растрескивания плодов, что затрудняет выбор сроков начала механизированной уборки, работу и регулировку машин. Поэтому решение проблемы неравномерного созревания плодов соцветия масличных растений сем. *Brassicaceae* – важнейший резерв повышения урожайности этих культур и улучшения эффективности механизированной уборки семян. Обоснованию возможности решения этой актуальной проблемы и посвящена настоящая работа.

Материалы и методика. Материалом для исследований послужила исходная гомозиготная мутантная линия N20 – *Landsberg erecta* – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и полученные на ее генетической основе димутантные линии: NW28 – безлепестковый цветок, эректоидный стебель (*ap1-lap1-1 er-1er-1*), NW30 – короткая цветоножка, эректоидный стебель (*bp-lbp-1 er-1er-1*) и NW30911 – закрытое соцветие, эректоидный стебель (*tfl1-2tfl1-2 er-1er-1*). Семена указанных линий были любезно предоставлены Ноттингемским центром по сохранению генетической коллекции арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre, UK). Тримутантные рецессивные линии по генам *ap1-1*, *bp-1*, *er-1* (Lug 215); *ap1-1*, *tfl1-2*, *er-1* (Lug 217) и *bp-1*, *tfl1-2*, *er-1* (Lug 218) получены в Луганском национальном аграрном университете путем искусственного скрещивания димутантных линий с последующим отбором в F₂ родоначальников тримутантных линий и дальнейшего их размножения при самоопылении [3, 4].

Растения выращивали в лаборатории светокультуры Луганского НАУ при круглосуточном освещении в почвенной культуре [5]. Индивидуальные проявления и эффекты взаимодействия генов оценивали непосредственно путем сравнения и описания внешних особенностей морфологии соцветий тримутант-

ных линий с димутантными, а также с исходной (базовой) линией *Landsberg erecta*, принимаемой за контроль, подобно тому как это сделано по другим парам генов в работах [6–8]. Морфологические особенности растений фотографировали цифровым фотоаппаратом Fine Pix S-7000.

Результаты исследований и их обсуждение.

Одним из перспективных источников генов в селекции масличных культур сем. *Brassicaceae* на уменьшение склонности к неравномерному созреванию плодов соцветия является модельное растение арабидопсис Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.). К настоящему времени у *A. thaliana* определены главные гены, контролирующие основные структурные признаки соцветий: длина главной оси (междоузлия), длина боковых осей (цветоножки), наличие или отсутствие верхушечного цветка на главной оси, степень ветвления боковых осей [9–11].

Так, длина междоузлий, цветоножек и ориентация плодов в пространстве определяется геном *BPI* (хромосома 4 сайт 15), формирование и степень ветвления структурных флоральных единиц обеспечивается геном *API* (хромосома 1 сайт 99), раннее образование верхушечного цветка или комплекса сближенных цветков с укороченными цветоножками и междоузлиями – геном *TFL1* (хромосома 5 сайт 2) (рисунок, 1–4).

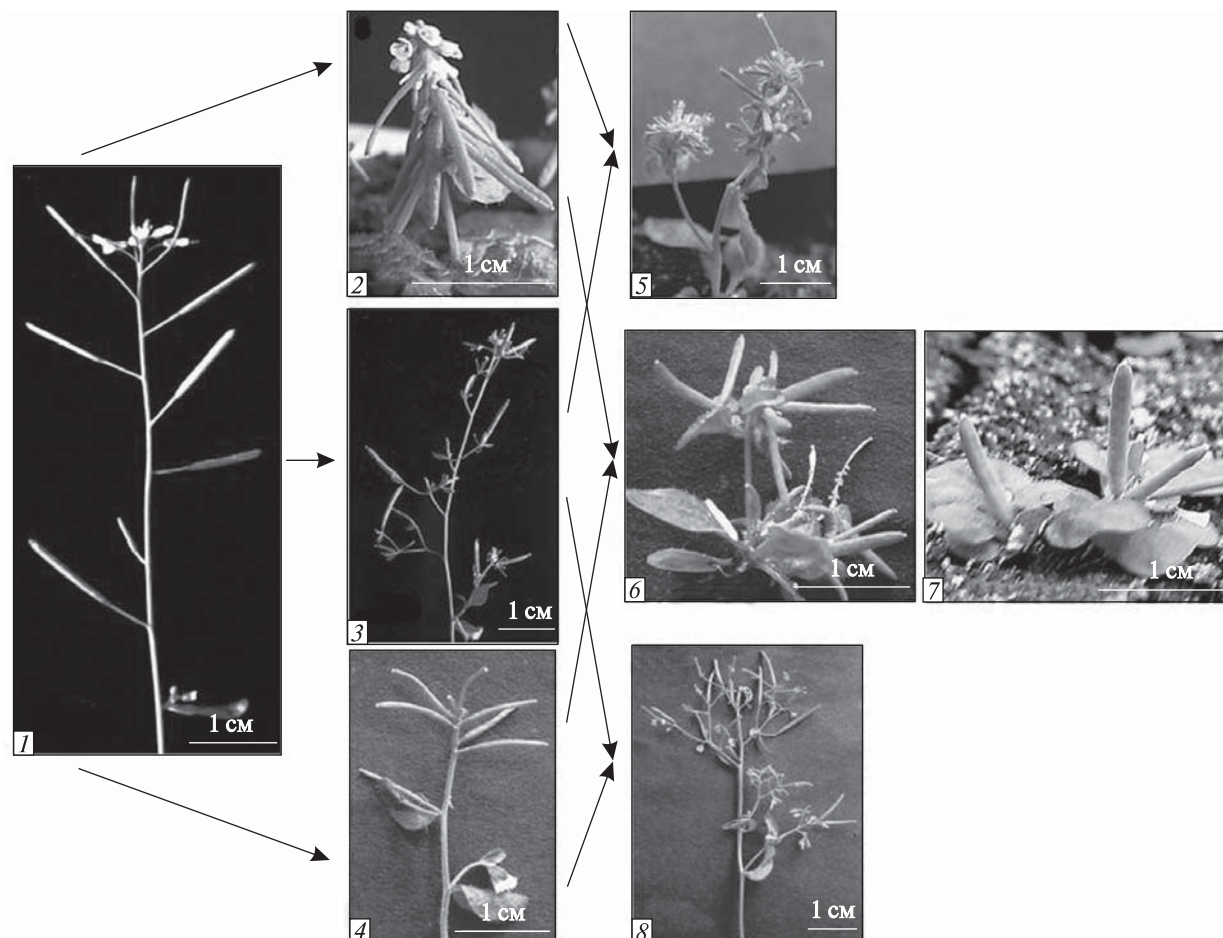
Изменение функционирования указанных генов является определяющим при формировании различных типов соцветий. Гомологи (ортологи) упомянутых генов встречаются у разных видов растений, включая табак, петунию, рис, кукурузу и ряд других [6]. Наличие гомологии генов, определяющих тип соцветия, у видов совершенно разных систематических групп открывает перспективу для целенаправленного генетического изменения структуры соцветий путем создания новых комбинаций аллелей. Имеется возможность, с одной стороны, переноса в растения генов, сообщающих им улучшенные хозяйственно ценные признаки структуры соцветия с помощью методов генетической инженерии или соматической гибридизации, а с другой – перспектива объединения мутантных аллелей определенных генов в одном генотипе для решения задач функциональной геномики видов.

У тримутантных линий *ap1-lap1-1 bp-1bp-1 er-1er-1*, *ap1-lap1-1 tfl1-2tfl1-2 er-1er-1* и *bp-1bp-1 tfl1-2tfl1-2 er-1er-1* особенности строения соцветий определяются комбинациями мутантных аллелей генов *API*, *BPI* и *TFL1*. При формировании соцветий арабидопсиса рецессивные аллели *ap1-1*, *bp-1* и *tfl1-2* либо влияют на визуально обнаруживаемые признаки практически независимо, либо выявляется их взаимодействие. Независимое проявление генов в первом случае возможно потому, что они действуют на различные признаки соцветия. Когда аллели влияют на один и тот же признак, наблюдается взаимодействие генов.

На рисунке, 5 представлено типичное растение тримутантной линии по рецессивным генам *ap1-1*, *bp-1*, *er-1* – соцветие тирс (проявление действия аллеля *ap1-1*), междоузлия, цветоножки и плодоножки укорочены (результат экспрессии аллеля *bp-1*). С формальной точки зрения о некотором взаимодействии генов можно говорить лишь имея в виду расположение цветков и плодов во флоральных единицах (не косо вниз направленные, как у димутантной линии по генам *bp-1*, *er-1*, а направленные преимущественно вбок).

Рисунок, 8 иллюстрирует строение соцветия тримутантной линии по рецессивным генам *ap1-1*, *tfl1-2*, *er-1*. Четко видно проявление действия аллеля *ap1-1* – соцветие тирс, но обнаруживается и экспрессия аллеля *tfl1-2* – цветонос рано заканчивается верхушечным цветком или комплексом сближенных, почти лишенных цветоножек цветков.

Для тримутантной линии Lug 218 по рецессивным генам *bp-1*, *tfl1-2*, *er-1* характерен уникальный фенотип с одиночными верхушечными цветками и верхушечными соцветиями (моно-, ди- и плеихазия) (рисунок, 6, 7). Аллель *tfl1-2* детерминирует формирование на верхушке цветоноса одного или нескольких сближенных вообще или почти без цветоножек цветков. В результате действия аллеля *bp-1* нижние цветки у соцветий имеют заметную, хотя и короткую, повернутую вниз цветоножку. При совместном действии рецессивных аллелей *bp-1* и *tfl1-2* наблюдается сильное укорочение стебля и цветоножек (вплоть до полного их отсутствия). Это неудивительно – обе



Изменение структуры соцветия *A. thaliana*: 1 – типичная кисть исходной мутантной линии *er-1er-1*; 2 – плотная кисть, приближающаяся к колосу, димутантной линии *bp-1bp-1er-1er-1*; 3 – растение димутантной линии *ap1-1ap1-1er-1er-1* с соцветием тирс; 4 – растение димутантной линии *tf11-2tf11-2,er-1er-1* с тремя сближенными плодами на верхушке; 5 – соцветие тримутантной линии *ap1-1ap1-1bp-1bp-1er-1er-1*; 6, 7 – карликовые растения тримутантной линии *bp-1bp-1tf11-2tf11-2er-1er-1*; 8 – соцветие тримутантной линии *ap1-1ap1-1tf11-2tf11-2er-1er-1*

обсуждаемые здесь мутации относятся к мутациям короткостебельности.

На основе изложенного можно сделать следующий вывод: под влиянием рецессивных аллелей *ap1-1*, *bp-1* и *tf11-2* у *A. thaliana* вместо типичной кисти формируются иные типы соцветий с новыми комбинациями признаков, не характерными для сем. *Brassicaceae*.

Арабидопсис не имеет большой хозяйственной ценности, но благодаря своим уникальным особенностям является идеальной живой биологической моделью для исследования практически всех жизненных программ растений. Исключительно высокое сходство генных на-

боров и нуклеотидных последовательностей ДНК у разных видов растений позволяет без особых опасений переносить полученные на *A. thaliana* сведения и выводы на другие виды растений.

Указанные факты возможного конструирования формы соцветий на примере генов арабидопсиса *API*, *BPI* и *TFL1* открывают новые перспективы для генетического изменения хозяйственно ценной структуры соцветий культурных растений сем. *Brassicaceae*, сорта которых имеют существенный недостаток – резко выраженную неравномерность развития и созревания плодов соцветия. Это связано с тем,

что у масличных растений сем. *Brassicaceae* соцветие представляет собой прямостоячую, многоцветковую, рыхлую кисть. Вдоль длинной центральной оси кисти на достаточно больших расстояниях друг от друга располагаются цветки, раскрывающиеся в акропетальной последовательности, т.е. снизу вверх. В том же направлении созревают и плоды.

В этой связи создание сортов с более плотным расположением, а значит и с более дружным созреванием плодов соцветия у культурных масличных растений сем. *Brassicaceae* обещает повышение их урожайности. Пригодность той или иной культуры к машинной уборке определяется физико-механическими свойствами и биологическими особенностями самих растений. Поэтому при механизированной уборке необходимы сорта с почти одновременным формированием и равномерным созреванием всех плодов соцветия. Вряд ли случайно то, что наибольшие площади среди культурных растений занимают высокопродуктивные зерновые из семейства *Poaceae* (злаки), плоды которых располагаются в колосьях и початках весьма плотно и созревают в пределах соцветий практически одновременно. Крайний случай – это кукуруза (*Zea mays* L.), наиболее продуктивная зерновая культура с плотно расположенными в початках плодами.

Кроме того, компактные соцветия обеспечивают более целесообразное распределение продуктов фотосинтеза между растущими зонами, т.е. преимущественное использование на образование плодов и семян, а не стеблей и плодоножек. К настоящему времени возможности повышения аттракции подробно изучены в онтогенезе растений, особенно злаковых, и широко используются в селекционно-генетическом процессе с помощью генетического перестраивания архитектоники растений [4].

Выводы. Отмеченные факты возможного генетического изменения формы соцветий открывают новые перспективы для решения важнейшей проблемы масличных культур сем. *Brassicaceae* – резко выраженной неравномерности развития и созревания плодов соцветия. Введение методами прямой или опосредованной трансформации в геном культурных растений сем. *Brassicaceae* единичных генов или группы генов, кодирующих компактное соцветие

и отвечающих за хорошо скоординированные процессы созревания плодов, позволит создать соцветие, близкое к идеальной форме и имеющее высокие технологические качества.

S.G. Hablak, T.N. Checheneva

PROSPECT FOR GENETIC IMPROVEMENT OF INFLORESCENCES STRUCTURE IN OIL CROPS OF *BRASSICACEAE* FAMILY

The theoretical substantiation and new scientific decision of ability to genetic construction of agriculturally valuable inflorescence structure in oil crops of *Brassicaceae* family are proposed on the examples of *A. thaliana* genes *API*, *BPI* and *TFL1*. New types of plants are more suitable to machine seed harvesting as a result of decreasing non-simultaneous ripeness of seeds within inflorescences. It has been determined that *A. thaliana* forms inflorescences with new combinations of untypical for family *Brassicaceae* features by the effects of recessive alleles *ap1-1*, *bp-1* and *tf11-2* expression.

С.Г. Хаблак, Т.Н. Чеченева

ПЕРСПЕКТИВА ГЕНЕТИЧНОГО ПОКРАЩАННЯ СТРУКТУРИ СУЦВІТЬ ОЛІЙНИХ КУЛЬТУР РОДИНИ *BRASSICACEAE*

На прикладі ефектів генів арабідопсиса *API*, *BPI* і *TFL1* наведено теоретичне обґрунтування і нове наукове вирішення можливості генетичного конструювання господарсько цінної структури суцвіть олійних культур родини *Brassicaceae*, більш пристосованої до механізованого збирання насіння, шляхом зменшення схильності до нерівномірного дозрівання плодів суцвіття. Встановлено, що під впливом рецесивних алелів *ap1-1*, *bp-1* і *tf11-2* у *A. thaliana* замість типової китиці формуються суцвіття з новими комбінаціями ознак, не характерними для родини *Brassicaceae*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Вавилов П.П. Растениеводство. – М.: Колос, 1979. – 519 с.
2. Державний реєстр сортів рослин, придатних для поширення в Україні у 2006 році (витяг). – К.: Державна служба з охорони прав на сорти, 2006. – 232 с.
3. Сигидиненко Л.И. Получение рекомбинантных линий арабидопсиса *bp-1*, *tf11-2*; *cp2-1*, *tf11-2*; *cp2-1*, *gl1-1* // 36. наук. пр. Луган. НАУ. Сер. біол. наук. – 2005. – № 52(75). – С. 48–50.
4. Сигидиненко Л.И., Чеченева Т.Н. Создание новых рекомбинантных линий арабидопсиса и их применение // 36. наук. пр. Луган. НАУ. Сер. біол. наук. – 2006. – № 6(89). – С. 53–55.

5. *Генетика*. Практикум / И.Д. Соколов, П.В. Шеліхов, Т.І. Соколова та ін. – К.: Арістей, 2003. – 176 с.
6. Пенин А.А. Анализ генетического контроля и моделирование развития структуры соцветия у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. : Дис. ...канд. биол. наук. – М., 2003. – 136 с.
7. Douglas S.J., Chuch G., Dengler R.E. *KNAT1* and *ERECTA* regulate inflorescence architecture in *Arabidopsis* // *Plant Cell*. – 2002. – **14**. – P. 547–558.
8. Hofer J., Turner L., Hellens R. *UNIFOLIATA* regulates leaf and flower morphogenesis in pea // *Curr. Biol*. – 1997. – **7**. – P. 581–587.
9. Соколов И.Д., Сова Т.В., Сигидиненко Л.И., Наумов С.Ю., Харченко В.Е. и др. Строение соцветий гомозиготной линии *ap1-1* арабидопсиса Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) // *Зб. наук. пр. Луган. НАУ. Сер. біол. наук.* – 2005. – № 48(71). – С. 78–82.
10. Соколов И.Д., Хаблак С.Г., Сыч Е.И., Сигидиненко Л.И. Совместное влияние мутантных аллелей *ap1-1* и *bp-1* на архитектуру соцветия арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) // *Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів*. – 2005. – **3**, № 1/2. – С. 48.
11. Хаблак С.Г., Медведь О.М., Соколов И.Д. Исследование формирования элементарных структурных флоральных единиц в соцветии мутантной линии *ap1-1* арабидопсиса Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) // *Зб. наук. пр. Луган. НАУ. Сер. біол. наук.* – 2006. – № 66(89). – С. 79–85.

Поступила 28.05.08