

УДК 633.521:581.169

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРОРОСТКОВ, ПЛОДА И СЕМЯН У ЛЬНА (*LINUM USITATISSIMUM* L.)

© 2012 г. Е.А. Пороховинова

ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова
Россельхозакадемии, С.-Петербург, Россия, e-mail: e.porohovinova@mail.ru

Поступила в редакцию 9 июля 2012 г. Принята к публикации 2 августа 2012 г.

С использованием менделевского генетического анализа изучено наследование 14 генов. Из 6 генов, влияющих на окраску hypocotyle, 5 имеют плеiotропное действие на другие морфологические признаки: *s1* – желтые или зеленые (*s1-2*) семена, цветок белый звездчатый, пыльники желтые; *sfb1* – белый слабозвездчатый венчик, желтые пыльники; *pbc3* – белый с голубым оттенком звездчатый цветок, оранжевые пыльники; *pbc1* – белый с голубым оттенком гофрированный венчик, желтые пыльники; *f^e* – пятнистые семена, светло-голубой венчик, серые пыльники. Ген *sgh1* действует только в hypocotyle. Ген *pfl* (аллели *pfl* и *pfl-a^d*) меняет цвет семян с красно-коричневого на различные оттенки желто-коричневого, контролирует розовый цвет лепестков и оранжевые пыльники. Ген *uspfl* работает только в гомозиготе по гену *pfl-a^d*, меняя цвет семян на желтый. Ген *oral* контролирует крапчатость семян и имеет плеiotропный эффект на оранжевую окраску пыльников. Ген *SPS1* ингибирует крапчатость семян генотипа *oral/oral*. Неаллельные гены *YSED1* и *used2* определяют желтую окраску семян, а ген *rs1* – светло-желто-коричневую. Ген *CSB1* контролирует образование ресничек на ложной перегородке коробочки. Изучено взаимодействие между большинством из этих генов. Обнаружено сцепление в 35cM между генами *pfl* и *CSB1*.

Ключевые слова: *Linum usitatissimum*, лен, генетическая коллекция, генетический анализ, гены морфологических признаков, окраска семян.

ВВЕДЕНИЕ

Культурный лен имеет незначительное разнообразие по морфологическим признакам. Первым из них в онтогенезе проявляется окраска hypocotyle, которая бывает фиолетовой (дикий тип), светло-фиолетовой или зеленой. Почти всегда зеленый цвет hypocotyle бывает следствием плеiotропного действия гена ингибитора антоциановой окраски. Этот признак очень удобен для селекции, так как позволяет отбирать нужные фенотипы на стадии проростков. Окраска семян – наиболее хорошо изученный морфологический признак льна. Она варьирует от различных оттенков желтого, желто- и красно-коричневого, до черного, может быть однородной, пятнистой и/или крапчатой.

Для технических и медицинских целей применяют масло с высоким содержанием

линоленовой кислоты (до 70 %) из коричнево-семянного льна. Оно быстро окисляется и обладает асептическими свойствами. Желтосемянный лен используется в пищевой промышленности, так как содержит меньше антипитательных веществ (Bhatty, 1995). Одно из активно развивающихся направлений селекции льна – создание низколиноленовых сортов, масло которых дольше не окисляется. Они маркированы доминантным геном желтосемянности *YSED18* (Rowland, Wilen, 1998). Другие гены желтосемянности – *b1* и *d* – влияют на повышение йодного числа (Arny, 1936; Comstock *et al.*, 1969). Желтые и коричневые семена различаются соотношением полисахаридов слизи (Cui *et al.*, 1996).

Самым простым морфологическим признаком, с точки зрения наследования, является наличие ресничек на ложной перегородке

коробочки. Этот признак определяется одним доминантным геном (Kejzer, Metz, 1993) и используется для контроля сортовой чистоты по требованиям Госсортоиспытания в России и Европе (Protocol ..., 2007).

Первые работы по изучению генетического контроля окраски гипокотыля и семян были опубликованы на заре развития генетики Т. Таммес (Tammes, 1928). Самое полное изучение наследования окрасок было сделано в работах F. Plonka (1956, 1971), J. Dubois с соавт. (1979). Генетический анализ 6 генов окраски семян был проведен в лаборатории Г. Ровланда (Mittapali, Rowland, 2003).

Генетическая коллекция ВИР формируется сотрудниками нашего отдела (отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР) с 1970-х годов из линий, полученных в результате индивидуального отбора с инбридингом из образцов мировой коллекции ВИР. С начала 1990-х годов она пополнилась как создаваемыми нами, так и полученными другими генетиками, 217 линиями льна, контрастными по морфологическим признакам (Брач и др., 2005; Пороховинова, 2011).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работу проводили в период с 1993 г. по 2011 г. на полях Пушкинских лабораторий ВИР в Ленинградской области. Для скрещиваний использовали 17 линий 6-го поколения инбридинга из генетической коллекции, созданной в отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР (табл. 1).

Скрещивания проводили по стандартной методике ВИР. Гибриды F_1 изолировали и обмолачивали индивидуально по растениям. Семьи F_2 выращивали рядом с родительскими линиями и гибридами F_1 . В качестве эталона дикого типа использовали линию льна-долгунца гк-2. Для индивидуальной оценки гибриды F_2 выращивали в луночном питомнике $2,5 \times 2,5$ см, где каждое растение имело свой номер. В других случаях гибриды высевали на делянки (ширина 40 см, междурядья 20 см, 50 растений на рядке). Для изучения признаков на разных стадиях развития растения контрастные фенотипы во время всходов отмечали проволокой разных цветов, в период цветения — нитками

разных цветов и фактуры, а после созревания описывали коробочки и семена.

Сравнение аллелей генов, обуславливающих сходные фенотипы, проводилось с помощью классического теста на аллелизм (данные не приведены).

Обработку данных проводили методом χ^2 (Тихомирова, 1990) с применением макросов, написанных автором в среде МО Excel 2002. Различий между расщеплениями в реципрокных скрещиваниях не выявлено, что позволило объединить их результаты.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Лен «дикого типа» имеет фиолетовый гипокотиль и красно-коричневые семена, коробочки без ресничек на ложной перегородке. Цветок и пыльники голубые недеформированные. Для удобства восприятия мы разделили все изученные нами гены по стадиям онтогенеза.

Гены, влияющие на окраску гипокотыля (табл. 2)

Ген *s1* (*star 1*) отвечает за зеленый гипокотиль и желтые семена. Цветок белый звездчатый, пыльники желтые. Другой аллель гена *s1-s1-2* определяет зеленую, а не желтую окраску семян. Этот аллель доминантен по отношению к аллелю *s1* (*S1* > *s1-2* > *s1*). Гомозиготы по гену *s1* имеют пониженную жизнеспособность. Ген *s1* аллелен генам *b1* и *p^{b1}* по классификациям Т. Таммес и Ф. Плонка, но отличается от последних меньшим влиянием на жизнеспособность. По данным Ж. Дюбуа с соавторами, этот ген полностью ингибирует синтез антоцианов в растении (Dubois *et al.*, 1979). Действие гена *s1-2* аналогично гену *b1^{vg}*, по классификации О. Миттапали и Г. Ровланда (Mittapali, Rowland, 2003).

Ген *sfbs1* (*star flower brown seeds 1*) определяет зеленый гипокотиль, но цвет семян остается коричневым. Венчик белый слабозвездчатый, пыльники желтые. Ген *sfbs1* имеет действие, аналогичное гену *f^{an}*, по классификации Ф. Плонка.

Ген *pbc3* (*pale blue crimped 3*) контролирует зеленый гипокотиль. Окраска семян не меняется. Цветок белый с голубым оттенком, звездчатый, пыльники светло-оранжевые. Ген *pbc3*

Таблица 1

Характеристика линий льна, включенных в гибридизацию

Линия, родословная, гены	Фенотип
Зеленый гипокотиль	
гк-136 , л-1 из к-6634 (Mermilloid, Чехия), <i>s1</i>	Ресничек нет, семена желтые. Белый звездчатый цветок, желтые пыльники
гк-137 , л-1 из к-6645 (Modzuron, Чехия), <i>s1-2</i>	Реснички есть, семена зеленые. Белый звездчатый цветок, желтые пыльники
гк-132 , л-1 из к-6608 (Cuprong, Австралия), <i>sfs1</i>	Ресничек нет, семена красно-коричневые. Цветок белый, слабозвездчатый, желтые пыльники
гк-391 , л-1-2 из и-606179 (Euge, Австралия), <i>sfs1</i> , <i>YSED1</i> , <i>CSB1</i>	Реснички есть, семена желтые. Цветок белый, слабозвездчатый, желтые пыльники
гк-392 , л-1 (гк-132 × гк-103) (ВИР, Россия), <i>sfs1</i> , <i>s1</i>	Ресничек нет, семена желтые. Белый звездчатый цветок, желтые пыльники
гк-176 , л-1 (гк-141 × гк-103) (ВИР, Россия), <i>s1</i> , <i>pfl</i>	Ресничек нет, семена темно-желто-коричневые. Цветок белый, желтые пыльники
гк-53 , л-1-4 из к-1044 (Витебский кряж), <i>pbc3</i>	Ресничек нет, семена красно-коричневые. Цветок почти белый, звездчатый, оранжевые пыльники
гк-173 , л-1 из и-548145 (Ottawa 2152), <i>sgh1</i> , <i>CSB1</i> , <i>ysed2</i>	Реснички есть, семена желтые
Светло-фиолетовый гипокотиль	
гк-208 , л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США), <i>pbc1</i>	Ресничек нет, семена красно-коричневые. Цветок почти белый, гофрированный, желтые пыльники
гк-124 , л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Сев. Ирландия), <i>f^e</i>	Ресничек нет, семена красно-коричневые с желтым пятном Цветок очень светло-голубой, серые пыльники
Фиолетовый гипокотиль	
гк-2 , л-1 из к-48 (сел. Альт-гаузена, Россия)	Дикий тип. Ресничек нет, семена красно-коричневые Цветок и пыльники голубые
гк-159 , л-1-1 к-7659 (Bionda, Германия), <i>CSB1</i> , <i>YSED1</i>	Реснички есть, семена желтые
гк-65 , л-3 из к-3178 (местный, Тверская губ.), <i>oral</i> , <i>sps1</i>	Ресничек нет, семена красно-коричневые с желтой крапчатостью. Оранжевые пыльники
гк-121 , л-1-1 из к-6272 (L. Dominion), <i>rs1</i> , <i>SPS1</i>	Ресничек нет, семена светло-желто-коричневые
гк-141 , л-1 из к-6815 (К-6, Россия), <i>pfl</i>	Ресничек нет, семена темно-желто-коричневые. Розовый цветок, оранжевые пыльники
гк-255 , л-3 (гк-121 × гк-141) (ВИР, Россия), <i>pfl</i> , <i>rs1</i>	Ресничек нет, семена темно-желто-коричневые. Розовый цветок, оранжевые пыльники
гк-129 , л-2 из к-6392 (Bolley Golden, США), <i>pfl-a^d</i> , <i>yspfl</i> , <i>CSB1</i>	Реснички есть, семена желтые. Розовый цветок, оранжевые пыльники

Таблица 2

Генетический контроль окраски гипокотили и семян

Скрещивание		Теоретическое / практическое расщепление и фенотипы гибридов, повторяющие фенотипы				n	χ^2
Линии	Гены	F ₁	P ₁	P ₂	новые		
гк-2 × гк-136	<i>s1</i>	3 / 210 (Г)* фиолетовый (С) красно-коричневые		1 / 57 (Г) зеленый (С) желтые		4 / 267	3,84 / 1,90
гк-137 × гк-136	<i>s1-2</i> <i>s1</i>	3 / 53 (С) зеленые		1 / 17 (С) желтые		4 / 70	3,84 / 0,02
гк-2 × гк-132	<i>sfbs1</i>	3 / 180 (Г) фиолетовый		1 / 61 (Г) зеленый		4 / 241	3,84 / 0,01
гк-132 × гк-103	<i>sfbs1</i> <i>s1</i>	9 / 236 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	3 / 63 (Г) зеленый (С) красно-коричневые	4 / 89 (Г) зеленый (С) желтые		16 / 388	3,84 / 3,41
гк-2 × гк-208	<i>pbc1</i>	3 / 530 (Г) фиолетовый		1 / 189 (Г) зеленый		4 / 719	3,84 / 0,63
гк-208 × гк-136	<i>pbc1</i> <i>s1</i>	9 / 202 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые (Ц) голубой	3 / 61 (Г) зеленый (С) красно-коричневые (Ц) почти белый	4 / 73 (Г) зеленый (С) желтые (Ц) белый		16 / 336	5,99 / 2,40
гк-208 × гк-132	<i>pbc1</i> <i>sfbs1</i>	9 / 239 (Г) фиолетовый (Ц) голубой	3 / 72 (Г) зеленый (Ц) почти белый	4 / 114 (Г) зеленый (Ц) белый		16 / 425	5,99 / 1,31
гк-2 × гк-53	<i>pbc3</i>	3 / 71 (Г) фиолетовый		1 / 24 (Г) зеленый		4 / 95	3,84 / 0,00
гк-208 × гк-53	<i>pbc1</i> <i>pbc3</i>	9 / 169 (Г) фиолетовый (Ц) плоский	4 / 82 (Г) зеленый (Ц) гофрированный	3 / 57 (Г) зеленый (Ц) звездчатый		16 / 308	5,99 / 0,44
гк-2 × гк-124	<i>f^e</i>	3 / 108 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые		1 / 48 (Г) светло-фиолетовый (С) пятнистые		4 / 156	3,84 / 0,00
гк-2 × гк-141	<i>pfl</i>	3 / 429 (С) красно-коричневые		1 / 45 (С) темно-желто-коричневые		4 / 574	3,84 / 0,02
гк-141 × гк-136	<i>pfl</i> <i>s1</i>	9 / 373 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	3 / 139 (Г) фиолетовый (С) темно-желто-коричневые	3 / 99 (Г) зеленый (С) желтые	1 / 40 (Г) зеленый (С) темно-желто-коричневые	16 / 651	7,81 / 6,85
гк-141 × гк-132	<i>pfl</i> <i>sfbs1</i>	9 / 235 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	3 / 66 (Г) фиолетовый (С) темно-желто-коричневые	3 / 81 (Г) зеленый (С) красно-коричневые	1 / 25 (Г) зеленый (С) темно-желто-коричневые	16 / 407	7,81 / 1,85
гк-141 × гк-124	<i>pfl</i> <i>f^e</i>	39 / 179 (Г) фиолетовый (С) красно-коричневые	13 / 74 (Г) фиолетовый (С) темно-желто-коричневые	9 / 33 (Г) светло-фиолетовый (С) пятнистые	3 / 10 (Г) светло-фиолетовый (С) темно-желто-коричневые	64 / 296	7,81 / 6,08

Окончание таблицы 2

Скрещивание		Теоретическое / практическое расщепление и фенотипы гибридов, повторяющие фенотипы				n	χ^2
Линии	Гены	F ₁	P ₁	P ₂	новые		
гк-2 × гк-65	<i>ora1</i>	3 / 63 (C) красно-коричневые		1 / 20 (C) крапчатые		4 / 83	3,84 / 0,04
гк-65 × гк-136	<i>ora1</i> <i>sl</i>	9 / 214 (C) красно-коричневые	3 / 68 (C) крапчатые	4 / 73 (C) желтые		16 / 355	5,99 / 3,85
гк-65 × гк-124	<i>ora1</i> <i>fe</i>	9 / 147 (C) красно-коричневые	3 / 55 (C) крапчатые	3 / 42 (C) пятнистые	1 / 16 (C) пятнистые и крапчатые	16 / 260	7,81 / 1,74
гк-141 × гк-65	<i>pfl</i> <i>ora1</i>	9 / 462 (C) красно-коричневые	4 / 177 (C) темно-желто-коричневые	3 / 180 (C) крапчатые		16 / 819	5,99 / 8,32
гк-2 × гк-121	<i>rs1</i>	3 / 334 (C) красно-коричневые		1 / 114 (C) светло-желто-коричневые		4 / 448	3,84 / 0,05
гк-121 × гк-136	<i>rs1</i> <i>sl</i>	9 / 428 (Г) фиолетовый (C) красно-коричневые	3 / 152 (Г) фиолетовый (C) светло-желто-коричневые	4 / 168 (Г) зеленый (C) желтые		16 / 748	5,99 / 3,04
гк-121 × гк-132	<i>rs1</i> <i>sfbs1</i>	9 / 310 (Г) фиолетовый (C) красно-коричневые	3 / 90 (Г) фиолетовый (C) светло-желто-коричневые	3 / 104 (Г) зеленый (C) красно-коричневые	1 / 34 (Г) зеленый (C) светло-желто-коричневые	16 / 538	7,81 / 1,45
гк-124 × гк-121	<i>fe</i> <i>rs1</i>	9 / 224 (Г) фиолетовый (C) красно-коричневые	3 / 74 (Г) светло-фиолетовый (C) пятнистые	3 / 81 (Г) фиолетовый (C) светло-желто-коричневые	1 / 24 (Г) светло-фиолетовый (C) светло-желто-коричневые	16 / 403	7,81 / 0,51
гк-121 × гк-141	<i>rs1</i> <i>pfl</i>	9 / 612 (C) красно-коричневые	3 / 202 (C) светло-желто-коричневые	4 / 273 (C) темно-желто-коричневые		16 / 1087	5,99 / 0,02
гк-65 × гк-121	<i>ora1</i> <i>sps1, rs1</i>	45 / 501 (C) красно-коричневые	3 / 34 (C) крапчатые	16 / 192 (C) светло-желто-коричневые		64 / 727	5,99 / 0,78
гк-159 × гк-173	<i>YSED1</i> <i>ysed2</i>	13 / 218 (C) желтые			3 / 57 (C) красно-коричневые	16 / 275	3,81 / 0,71
гк-391 × гк-392	<i>YSED1</i> <i>sl</i>	9 / 127 (C) желтые (Ц) слабозвездчатый		3 / 53 (C) желтые (Ц) звездчатый	4 / 43 (C) красно-коричневые (Ц) слабо-звездчатый	64 / 223	5,99 / 5,93
гк-159 × гк-121	<i>YSED1</i> <i>rs1</i>	12 / 200 (C) желтые		1 / 9 (C) светло-желто-коричневые	3 / 43 (C) красно-коричневые	26 / 252	5,99 / 3,92

* Здесь и далее: (Г) – гипокотиль, (C) – семена, (Ц) – цветок, (Р) – реснички.

имеет действие на цветок, аналогичное гену *f^{dl}*, по классификации Ф. Плонка, но окраска гипокотилия им не обсуждалась.

Ген *pbc1* (pale blue crimped 1) обуславливает светло-фиолетовый гипокотиль, темнеющий до фиолетового через несколько дней после всходов. Цветок белый с голубым оттенком, гофрированный, пыльники желтые. Ген *pbc1* имеет действие на цветок, аналогичное гену *p^{b2}*, по классификации Ф. Плонка, но окраска гипокотилия им не обсуждалась.

Ген *f^e* определяет светло-фиолетовый гипокотиль, семена красно-коричневые с желтым пятном. Цветок очень светло-голубой, пыльники серые. Образец, несущий этот ген, получен из коллекции Ф. Плонка (INRA, Франция).

Ген *sgl1* (sunburn green hypocotyle 1) определяет зеленую окраску гипокотилия, темнеющую до фиолетовой через несколько дней после всходов, не влияет на другие части растения. Этот ген был идентифицирован нами впервые.

Гены с плейотропным действием и гены модификаторы (табл. 2, 3)

Ген *pfl* (pink flower 1) определяет желтый оттенок семян, розовый венчик и оранжевые пыльники. Этот ген имеет несколько аллелей. Один из них – *pfl* – контролирует всегда только темно-желто-коричневые семена, другой – *pfl-a^d* (ген *a^d*, по классификации Ф. Плонка), в зависимости от гена модификатора определяет окраску семян от желтой до темно-желто-коричневой.

Ген *yspfl* (yellow seeds after pink flower) не имеет самостоятельного действия. Обуславливает желтую или темно-желтую окраску семян у рецессивных гомозигот по гену *pfl-a^d*. Ген имеет варьирующую экспрессивность, т. е. семена могут быть желтыми, темно-желтыми (*yspfl*) или пятнистыми, желто-коричневыми и темно-желто-коричневыми (*YSPF1*). Действие гена *yspfl* аналогично работе гена *x*, по классификации F. Shaw с соавт. (1931).

Ген *oral* (orange anthers 1) обуславливает желтую крапчатость у красно-коричневых семян с плейотропным действием на оранжевые пыльники. Этот ген был идентифицирован нами впервые.

Ген *SPS1* (speckled seeds 1) ингибирует крапчатость семян в гомозиготе по гену *oral*.

Этот ген также был идентифицирован нами впервые.

Гены, отвечающие за окраску семян, и ген наличия ресничек (табл. 2–4)

Доминантный ген *YSED1* (Yellow Seeds 1) ответственен за желтую окраску семян. Он был идентифицирован нами в линии из сорта Bionda независимо от Ф. Попеску и И. Маринеску (ген *Y1* (Popescu, Marinescu, 1996)). Тесты на аллелизм, проведенные независимо нами и Г. Ровландом и Р. Вилленом, доказали аллельность этого гена с геном *YSED18* (Rowland, Willen, 1998; Пороховинова, 2010).

Рецессивный ген *ysed2* (yellow seeds 2) также определяет желтую окраску семян, но более темную, чем в *YSED1*. Ген *ysed2* имеет действие, аналогичное гену *r^m* или *ysed22*, по классификации Ф. Плонка или Ж. Ровланда и Р. Виллена.

Ген *rs1* (reduced (color of) seeds 1) определяет светло-желто-коричневую окраску семян. Ген *rs1* имеет действие, аналогичное гену *r^m*, по классификации Ф. Плонка.

Ген *CSB1* (Ciliated Septa of the Boll 1) контролирует образование ресничек на ложной перегородке коробочки. Его действие аналогично гену *Ha*, по систематике П. Кейзера и П. Метца (Keijzer, Metz, 1993).

Совместное действие генов (табл. 2–4)

Гены *s1*, *sfbs1* и *pbc1* не аллельны. Они обладают кумулятивным действием на окраску гипокотилия. С учетом плейотропного эффекта на окраски других частей растения действие гена *s1* маскирует проявление генов *sfbs1* и *pbc1*, а действие гена *sfbs1* – проявление гена *pbc1* (*s1* > *sfbs1* > *pbc1*). Действие гена *pbc1* маскирует проявление гена *pbc3*.

Действие каждого из генов, *s1*, *sfbs1*, *pbc3* и *f^e*, маскирует проявление гена *sgl1*.

У гомозигот по генам *pfl* и *s1* зеленый гипокотиль и темно-желто-коричневые семена. Такой же фенотип имеют и растения *pflsfbs1*. Ген *pfl* не действует на окраску гипокотилия у растений *f^e*, но изменяет цвет их семян на темно-желто-коричневый.

На примере генов *pfl* и *s1*, *sfbs1*, *f^e* нами был доказан неописанный ранее эффект различного

Таблица 3

Генетический анализ наследования наличия ресничек на ложной перегородке коробочки (ген *CSB1*), окраски гипокотила (ген *sgH1*) и семян (гены *sl*, *pfl*, *uspf1*, *rs1*, *used2*) при сцеплении генов *CSB1* и *pfl*

Скрещивание		Теоретическое (независимое / сцепленное ($\nu = 35 \text{ cM}$) / практическое расщепление. Фенотипы гибридов, повторяющиеся фенотипы							n	χ^2
Линии	Гены	F ₁	P ₁	P ₂	новые					
гк-2 × гк-129	<i>pfl</i> <i>uspf1</i> <i>CSB1</i>	36 / 34,0 / 142 (P) есть (C) красно-коричневые	12 / 14,0 / 65 (P) нет (C) красно-коричневые	3 / 3,5 / 10 (P) есть (C) желтые (гк-129) – темно-желтые	9 / 10,5 / 43 (P) есть (C) желто-коричневые – темно-желто-коричневые	3 / 1,5 / 2 (P) нет (C) желто-коричневые – темно-желто-коричневые	1 / 0,5 / 4 (P) нет (C) желтые – темно-желтые		64 / 64 / 266	12,59 / 15,10 / 6,88
		108 / 102 / 109 (P) есть (C) красно-коричневые	12/ 14 / 14 (P) нет (C) светло-желто-коричневые	12 / 14 / 18 (P) есть (C) темно-желтые – желтые (гк-129)	36 / 42 / 50 (P) нет (C) красно-коричневые	36 / 34 / 35 (P) есть (C) светло-желто-коричневые	36 / 42 / 36 (P) есть (C) желто-коричневые – темно-желто-коричневые	12 / 6 / 6 (P) нет (C) желто-коричневые – темно-желто-коричневые	4 / 2 / 1 (P) нет (C) темно-желтые – желтые	256 / 256 / 269
гк-159 × гк-255	<i>YSED1</i> <i>CSB1</i> <i>pfl-ad</i> <i>rs1</i>	108 / 116 / 135 (P) есть (C) желтые (Ц) нерозовые		4 / 7 / 7 (P) нет (C) темно-желто-коричневые (Ц) розовые	36 / 28 / 29 (P) нет (C) желтые (Ц) не розовые	27 / 29 / 35 (P) есть (C) красно-коричневые (Ц) не розовые	9 / 7 / 7 (P) нет (C) красно-коричневые	9 / 10 / 17 (P) есть (C) светло-желто-коричневые (Ц) не розовые	256 / 256 / 305	16,92 / 31,49 / 6,69
					3 / 2 / 5 (P) нет (C) светло-желто-коричневые (Ц) не розовые	36 / 28 / 32 (P) есть (C) желтые (Ц) розовые	12 / 20 / 29 (P) нет (C) желтые (Ц) розовые	108 / 116 / 135 (P) есть (C) темно-желто-коричневые (Ц) розовые		

Окончание таблицы 3

Скрещивание		Теоретическое (независимое / сцепленное (v = 35 cM) / практическое расщепление. Фенотипы гибридов, повторяющиеся фенотипы						n	χ²
Линии	Гены	F ₁	P ₁	P ₂	новые				
гк-173 × гк-176	<i>sgl1</i> <i>CSB1</i> <i>ysed2</i> <i>sl</i> <i>pf1</i>	243 / 264 / 69 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) красно-коричневые	27 / 29 / 2 (Г) зеленый (Р) есть (С) желтые	16 / 27 / 4 (Г) зеленый (Р) нет (С) темно-желто-коричневые	81 / 87 / 22 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) желтые	81 / 62 / 9 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) красно-коричневые	27 / 21 / 7 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) желтые	108 / 83 / 13 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) темно-желто-коричневые	
					36 / 61 / 16 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) темно-желто-коричневые	144 / 155 / 27 (Г) зеленый (Р) есть (С) желтые	48 / 37 / 6 (Г) зеленый (Р) нет (С) желтые	81 / 87 / 26 (Г) зеленый (Р) есть (С) красно-коричневые	
					27 / 21 / 7 (Г) зеленый (Р) нет (С) красно-коричневые	9 / 7 / 2 (Г) зеленый (Р) нет (С) желтые	36 / 28 / 8 (Г) зеленый (Р) есть (С) темно-желто-коричневые	12 / 20 / 4 (Г) зеленый (Р) нет (С) темно-желто-коричневые	
									48 / 37 / 7 (Г) зеленый (Р) есть (С) темно-желто-коричневые
								1024 / 1024 / 229	25,00 / 33,74 / 17,21

Окончание таблицы 4

Скрещивание		Теоретическое / практическое расщепление. Фенотипы гибридов, повторяющиеся фенотипы						n	χ²
Линии	Гены	F ₁	P ₁	P ₂	новые				
гк-173 × гк-391	<i>sgl1</i> <i>ysed2</i> <i>sfs1</i> <i>YSED1</i>	117 / 127 (Г) фиолетовый (С) желтые (Ц) окрашены	39 / 29 (Г) зеленый (С) желтые (Ц) окрашены	52 / 60 (Г) зеленый (С) желтые (Ц) белые	27 / 27 (Г) фиолетовый	9 / 16 (Г) зеленый		12 / 10 (Г) зеленый	256 / 11,07 / 9,30
					(С) красно-коричневые (Ц) окрашены	(С) красно-коричневые (Ц) окрашены	(С) красно-коричневые (Ц) белые		
гк-124 × гк-173	<i>f^e</i> <i>sgl1</i> <i>CSB1</i> <i>ysed2</i>	81 / 123 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) красно-коричневые	12 / 11 (Г) светло-фиолетовый (Р) нет (С) пятнистые	9 / 10 (Г) зеленый (Р) есть (С) желтые	27 / 45 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) желтые	27 / 38 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) красно-коричневые	9 / 12 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) желтые	27 / 35 (Г) зеленый (Р) есть (С) красно-коричневые	9 / 9 (Г) зеленый (Р) нет (С) красно-коричневые
					3 / 1 (Г) зеленый (Р) нет (С) желтые	36 / 43 (Г) светло-фиолетовый (Р) есть (С) пятнистые	12 / 16 (Г) светло-фиолетовый (Р) есть (С) желтые	4 / 5 (Г) светло-фиолетовый (Р) нет (С) желтые	256 / 19,68 / 9,59
гк-173 × гк-53	<i>sgl1</i> <i>ysed2</i> <i>pbc3</i>	81 / 123 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) красно-коричневые (Ц) окрашены	9 / 7 (Г) зеленый (Р) есть (С) желтые (Ц) окрашены	12 / 4 (Г) зеленый (Р) нет (С) красно-коричневые (Ц) белые	27 / 8 (Г) фиолетовый (Р) есть (С) желтые (Ц) окрашены	27 / 15 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) красно-коричневые (Ц) окрашены	9 / 2 (Г) фиолетовый (Р) нет (С) желтые (Ц) окрашены	27 / 14 (Г) зеленый (Р) есть (С) красно-коричневые (Ц) окрашены	9 / 7 (Г) зеленый (Р) нет (С) красно-коричневые (Ц) окрашены
					3 / 2 (Г) зеленый (Р) нет (С) желтые (Ц) окрашены	36 / 14 (Г) зеленый (Р) есть (С) красно-коричневые (Ц) белые	12 / 3 (Г) зеленый (Р) есть (С) желтые (Ц) белые	4 / 0 (Г) зеленый (Р) нет (С) желтые (Ц) белые	256 / 19,68 / 10,71

влияния одного гена с плейотропным эффектом на проявление плейотропного эффекта другого гена. Также можно сделать вывод о том, что окраска семян *pfl* не определяется антоцианами, и ген *pfl* ингибирует (маскирует) действие этих генов в семенах.

В генотипе *s1s1* действие генов *oral* и *rs1* не проявляется. Действие генов *s1* с *YSED1* и *used2* в семенах неразличимо.

Действие генов *sfs1* и генов окраски семян *YSED1*, *used2* и *rs1*, а также *pbc3* с *used2* независимо.

Действие гена *sgh1* не зависит от генов *pfl*, *YSED1* и *used2*, так как они работают на разных стадиях онтогенеза.

Гены *YSED1*, *used2* и *rs1* не аллельны. Действие гена *YSED1* маскирует проявление генов *oral*, *used2* и *rs1*, а гена *used2* – проявление гена *rs1*.

Ген *YSED1* маскирует проявление гена *pfl* в семенах, а тот в свою очередь – генов *oral*, *used2* и *rs1*.

В семенах действие гена *f^e* маскируется любым из генов желтосемянности (*YSED1* > *pfl* > *used2* > *rs1* > *f^e*), гипокотиль при этом остается слабоокрашенным.

Нами было выявлено комплементарное действие генов *oral* и *f^e* в семенах, которые становятся пятнистыми и крапчатыми.

В светло-желто-коричневых семенах *oralrs1* действие гена *oral* маскируется геном *rs1*, в темно-желто-коричневых *pfloral* – геном *pfl*, а в желтых семенах *YSED1oral* – геном *YSED1* (*YSED1* > *pfl* > *rs1* > *oral* > *f^e*).

Ген *CSB1* работает независимо от генов *s1*, *sfs1*, *pbc3*, *f^e*, *sgh1*, *pfl*, *yspfl*, *oral*, *YSED1*, *used2* и *rs1*.

Во всех, кроме 4, скрещиваниях наследование генов было независимым. Нами было обнаружено только одно сцепление между генами *pfl* (аллели *pfl* и *pfl-a^d*) и *CSB1*, которое составляет 35 М (табл. 4). В первых двух скрещиваниях гены находились в цис-положении (избыток растений дикого типа и с семенами желтого оттенка с ресничками у коробочек), а у других двух – в транс-положении.

Всего нами было изучено наследование 14 генов. Два гена (*f^e* и *YSED1* = *Y1*) идентичны описанным в литературе, так как были идентифицированы в одних и тех же образцах

(линиях), для двух других (*s1*, *pfl*) доказан аллелизм с аналогичными генами, описанными ранее. Семь генов имеют действие, сходное с известными ранее, но линии, несущие их, не сохранились или недоступны. Три гена (*sgh1*, *oral* и *sps1*) идентифицированы нами впервые. Для двух генов (*s1* / *s1-2* и *pfl/pfl-a^d*) доказан множественный аллелизм.

ЛИТЕРАТУРА

- Брач Н.Б., Пороховинова Е.А., Кутузова С.Н. Генетические коллекции важнейших сельскохозяйственных культур. Лен // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005. С. 303–330.
- Пороховинова Е.А. Генетический контроль морфологических признаков льна // Сб. тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 2011. Т. 167. С. 159–184
- Тихомирова М.М. Генетический анализ. Л.: ЛГУ, 1990. 280 с.
- Arny A.C. Breeding better flax varieties for Minnesota // Proc. of the Minnesota Academy of Science. 1936. P. 29–38.
- Bhatty R. Nutrient composition of whole flaxseed and flaxseed meal // Flaxseed in Human Nutrition / Ed. S. Cunnne, L. Thompson. Champaign, Illinois. 1995. P. 22–42.
- Comstock V.E., Ford J.H., Gimore E.C. Seed quality characters associated with the D-locus of flax, *Linum usitatissimum* L. // Crop Sci. 1969. V. 9. No. 4. P. 513–514.
- Cui W., E.Kenaschuk E., Mazza G. Influence of genotype on chemical composition and rheological properties of flaxseed gums // Food Hydroc. 1996. V. 10. P. 221–227.
- Dubois J., Harborne J., Bablom B., Plonka F. The inheritance of flower colors and anthocyanins in flax (*Linum usitatissimum* L.) // Ann. de L'amelioration de Plantes. INRA. 1979. V. 29. No. 3. P. 267–276.
- Keijzer P., Metz P. Breeding of flax for Fibre Production in Western Europe // The Biol. and Process. of Flax. 1993. P. 33–66.
- Mittapali O., Rowland G. Inheritance of seed color in flax // Crop. Sci. 2003. V. 43. P. 1945–1951.
- Plonka F. La competition polinique ches le Lin cultive // Ann. de L'amelioration de Plantes, INRA, 1971. V. 21. No. 2. P. 179–220.
- Plonka F., Anselme C. Les varietes de Lin et leur maladies // Paris: INRA, 1956. P. 8–139.
- Popescu F., Marinescu I. *Y1* – a dominant gene for yellow colour of oil flax seeds // Probleme de Genetica Teoretica si Aplicata. 1996. V. 28. No. 2. P. 99–106.
- Rowland G.G., Wilen R. New trends in linseed breeding // Processing of the Bast Fibrous. 1998. P. 32–35.
- Protocol for distinctness, uniformity and stability tests *Linum usitatissimum* L. UPOV // European Union Community Plant Variety Office. 2007. 23 p.
- Shaw F.J.F., Khan A.R., Alan M. Studies in Indian oil-seeds. The Inheritance of characters in Indian linseed // Indian J. of Agricult. Sci. 1931. V. 1. P. 1–57.
- Tammes T. The genetics of the genus *Linum* // Bull. Genet. 1928. V. 4. P. 1–36.

GENETIC CONTROL OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF SEEDLINGS, BOLLS, AND SEEDS IN FLAX (*LINUM USITATISSIMUM* L.)

E. Porokhovinova

N.I. Vavilov Research Institute of Plant Industry, St.-Petersburg, Russia,
e-mail: e.porokhovinova@mail.ru

Summary

The inheritance of 14 genes has been studied by Mendelian genetic analysis. Five genes of six influencing hypocotyl color exert pleiotropic effects on other morphological characters: *s1*, yellow or green (*s1-2*) seeds, star-shaped white flower, and yellow anthers; *sfs1*, white corolla of poorly pronounced star shape and yellow anthers; *pbc3*, star-shaped blue-tinged white flower and orange anthers; *pbc1*, blue-tinged white corrugated corolla and yellow anthers; *f^e*, spotted seeds, pale blue corolla, and gray anthers. The *sgl* gene acts only in the hypocotyl. The *pfl* gene (alleles *pfl* and *pfl-a^d*) changes seed color from red-brown to various shades of yellow brown, also determining pink petals and orange anthers; *yspfl* acts only in the homozygote for allele *pfl-a^d*, changing seed color to yellow; *ora1* determines speckled seeds and has a pleiotropic effect on the orange color of anthers; *SPS1* inhibits seed speckles in the *ora1/ora1* genotype. Nonallelic genes *YSED1* and *ysed2* determine yellow seeds, and *rs1*, light yellow-brown. *CSB1* controls the formation of cilia on boll septa. The interaction between most of these genes has been investigated. The *pfl* and *CSB1* genes demonstrate a 35-cM linkage.

Key words: *Linum usitatissimum*, flax genetic collection, genetic analysis, genes of morphological characters, seed color.