

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ФОРМИРОВАНИЯ ОКРАСКИ КОРНЕПЛОДА У КОРМОВОЙ СВЕКЛЫ

А.В. Мглинец, З.А. Осипова

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: mglin@bionet.nsc.ru

Изучены формирование и наследование желтой (желто-оранжевой) окраски корнеплода кормовой свеклы. Показано, что данный тип окраски определяется одним ядерным фактором, находящимся на расстоянии $4,26 \pm 2,08$ % единиц рекомбинации от гена *R*, определяющего красный цвет гипокотилия. На основании полученных данных делается предположение, что данный тип окраски корнеплода определяется аллелем гена *Y*, который ранее не был описан в литературе и который предлагается обозначить *Y^e*. Полученные результаты позволяют предположить, что ген *Y* отвечает за распределение пигментов окраски в тканях корнеплода, а ген *R* определяет их качественный и количественный состав.

Ключевые слова: *Beta vulgaris*, свекла кормовая, окраска корнеплода, генетический контроль, беталаины.

Введение

Первые исследования генетики окраски корня у культурной свеклы были выполнены Б. Каянусом в начале XX в. (Kajanus, 1917). Он использовал гибридизацию кормовой свеклы (Баррес и Эккендорфская) с сахарной и выделял три окраски корнеплода: белую, желтую и красную. На основании полученных данных Каянус предположил, что желтая окраска корнеплода, характерная для кормовой свеклы, определяется доминантным фактором, который он обозначил *G* (от *Gelb*), а красная окраска корнеплода определяется комбинацией данного фактора и дополнительного, который он обозначил *R* (от *red*). По мнению Каянуса, эти два фактора наследуются независимо.

Следующим шагом в изучении окраски у культурной свеклы можно считать работу В. Келлера, опубликованную в 1936 г. (Keller, 1936). Он выделял 9 типов окраски: учитывалась не только окраска корнеплода, но и окраска гипокотилия. В качестве окрашенной формы Келлер использовал столовую свеклу сорта Детройт темно-красный, а в качестве формы без окраски – свеклу сахарную. Данные генетического анализа

демонстрировали, что окраска, характерная для столовой свеклы (окраска кожицы корнеплода, мякоти и надземной части), определяется взаимодействием всего двух генов, расположенных в одной группе сцепления. Значение коэффициента рекомбинации, рассчитанное на основании суммарных данных, составило около 7,5 %. Эти гены были обозначены как *R* (red) и *Y* (yellow), а их аллели как *R* и *r*, *Y* и *y* соответственно. Обозначение генов, которое использовал Келлер, соответствует обозначению, предложенному ранее Каянусом. Ген *R* Келлера соответствует гену *R*, предложенному Каянусом, а ген *Y* соответствует гену *G*.

Согласно Келлеру, растения генотипа *r/r y/y* имеют зеленый или бледно-желтый гипокотиль (в зависимости от условий выращивания), корнеплод и надземную часть без всяких признаков окраски. Растения генотипа *R/_ y/y* имеют красный (или розовый) гипокотиль, корнеплод без окраски, однако его головка может быть окрашена в розовый цвет. Растения генотипа *r/r Y/_* имеют желтые гипокотиль и мякоть корнеплода. Растения генотипа *R/_ Y/_* имеют красный (малиновый) гипокотиль, корнеплод (мякоть и кожицу), окрашенный в красно-фи-

олетовый цвет, и такого же цвета надземную часть.

Кроме того, Келлер изучил наследование красно-полосатой окраски корнеплода и показал, что она также определяется парой ядерных генов, коэффициент рекомбинации между которыми составляет около 7,5 %. Отсюда он сделал вывод, что данный тип окраски определяется генами R и Y , но с другими аллелями – R^t и Y^r . Позднее было показано, что аллель R доминирует над R^t , который, в свою очередь, доминирует над r (Wolyn, Gabelman, 1989). Наличием серии аллелей по генам R и Y можно объяснить большое разнообразие окрасок корнеплода и ботвы у столовой свеклы. Позднее данные Келлера были подтверждены другими исследователями (Wolyn, Gabelman, 1989; Goldman, Austin, 2000).

Изучение генетического контроля окраски корнеплода было выполнено и на листовой свекле (Linde-Laursen, 1972). Полученные в этом исследовании данные не укладывались в дигенную схему, предложенную Келлером, поэтому был сделан вывод, что существует еще один ген, влияющий на окраску корня.

Окраска растения свеклы (гипокотиль, корнеплод, мякоть корнеплода, кожица корнеплода и т. д.) определяется пигментами, принадлежащими к классу беталаинов. Беталаины делятся на две группы: фиолетовые (красно-фиолетовые, фиолетово-красные, пурпурные) – бетацианины и желтые – бетаксантины (Wylter, Dreiding, 1961; Mabry, Dreiding, 1968). Различие в цвете обусловлено различиями в их химической структуре. По этой причине они достаточно четко различаются не только спектрофотометрически, но и визуально.

Американские исследователи Д. Волин и В. Габельман, изучая отношение бетацианинов к бетаксантинам у растений второго гибридного поколения, полученного с использованием столовой свеклы, пришли к выводу, что ген R определяет синтез бетацианинов, а ген Y – бетаксантинов, при этом доминантные аллели гена R подавляют синтез бетаксантинов (Wolyn, Gabelman, 1989). Однако некоторые экспериментальные данные не подтверждают данное предположение. В частности, на продольном срезе культуры «бородатого корня», полученной на основе свеклы желтого цвета сорта «Golden Beet», под микроскопом видно,

что клетки эпидермиса имеют разную окраску. Наружный слой клеток имеет красно-фиолетовую, что говорит о том, что в них идет синтез бетацианинов. Далее идут клетки, окрашенные в оранжевый цвет, что свидетельствует о том, что их окраска определяется бетацианинами и бетаксантинами. И внутренний слой имеет желтый цвет, что обусловлено бетаксантинами (Strack *et al.*, 2003).

Поэтому целью данной работы было проведение наблюдений за формированием желтой (желто-оранжевой) окраски корнеплода у кормовой свеклы в ходе онтогенеза, а также выяснение ее генетического контроля.

Материалы и методы

Семена кормовой свеклы сортов Голиат ад урсус и Эккендорфская желтая были куплены в магазине. Растения кормовой свеклы, использованные в генетическом анализе, имели бледно-желтый гипокотиль и желтую окраску кожицы корня. Методика получения гибридного поколения F_1 путем контролируемых скрещиваний подробно описана ранее (Мглинец, Осипова, 2005). При получении гибридного поколения F_2 путем принудительного самоопыления растений F_1 использовали пергаментные изоляторы.

В качестве образца, имеющего красный гипокотиль и корнеплод без признаков окраски, генотип которого можно записать как R/R y/y , были использованы дикорастущая свекла (*Beta vulgaris ssp. maritima*), полученная из Всероссийского НИИ сахарной свеклы и сахара (ВНИИСС, г. Рамонь, Россия), и образец ИЦГ-1 (к-3680 коллекции ВИР, г. Санкт-Петербург, Россия). Данный образец был получен в результате гибридизации дикорастущей свеклы, полученной из ВНИИСС, и свеклы сахарной, а также последующих нескольких циклов отбора по ряду маркерных признаков, характерных для дикорастущей свеклы (тип развития, окраска гипокотилия, окраска стебля). Поскольку гены, контролирующие эти признаки, находятся в одной группе сцепления и расположены достаточно близко друг от друга, то можно считать, что эти два образца имеют одинаковый аллельный состав по генам X и Y , определяющим окраску корня (Мглинец, Осипова, 2006).

Для выполнения анализирующего скрещивания была использована мужскостерильная форма (sp 85320-01) сахарной свеклы, имеющая зеленый гипокотиль, корнеплод и ботву без признаков окраски. Генотип данной формы по генам, определяющим окраску корня, можно записать как $r/r y/y$.

Растение с желтым гипокотилем и желтой мякотью корнеплода было получено следующим образом. Одно растение столовой свеклы сорта Бордо было скрещено с линией SLC 03, которая по генам, определяющим окраску корнеплода, имеет генотип $r/r y/y$. Во втором гибридном поколении было отобрано одно растение с желтым гипокотилем, которое и было использовано для получения гибридов, гетерозиготных по генам X и Y . Данное растение также было самоопылено, а его потомство было использовано для наблюдения за развитием окраски корнеплода в ходе онтогенеза.

Выращивание растений проводили в условиях тепличного комплекса – при естественном освещении в светлое время суток и искусственном – в темное, в качестве питательного раствора использовали однократный раствор Кноппа; в полевых условиях растения выращивались в почве при естественном освещении (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия).

Для сравнения соответствия экспериментальных и теоретически ожидаемых данных использовался статистический критерий χ^2 . Для расчета коэффициента рекомбинации и его ошибки был использован метод максимального правдоподобия, предложенный Фишером (Fisher, Balmukand, 1928).

Результаты

Формирование окраски корнеплода у кормовой свеклы. Наши наблюдения показали, что у проростков сорта Голиад ад урсус гипокотиль имеет розовую окраску. У только что появившихся всходов часть гипокотиля, находящаяся в грунте, имеет бледно-розовый цвет. Через несколько дней после появления всходов данная окраска исчезает. Окраска же надземной части гипокотиля зависит от условий выращивания.

При выращивании в гидропонной теплице при искусственном освещении в отсутствие прямого солнечного света всходы сорта Го-

лиат ад урсус имеют практически зеленый гипокотиль. У одних растений цвет надземной части подсемядольного колена начиная со второй–третьей пары настоящих листьев приобретает желтоватый цвет. У других растений эта часть гипокотиля продолжает оставаться зеленоватой. Однако через 2–2,5 месяца желтая или желто-зеленая окраска надземной части корнеплодов присутствует у всех растений. Окраска подземной части корнеплода колеблется от бледно-желтой до желтой. Мякоть корня окраски не имеет.

При выращивании в гидропонной теплице на прямом солнечном освещении у всходов сорта Голиат ад урсус цвет гипокотиля колеблется от зеленого–желто-зеленого до почти желтого. Через несколько дней после появления всходов желтый цвет гипокотиля начинает усиливаться. Через 2–2,5 месяца у большинства растений надземная и подземная части корнеплода имеют хорошо выраженный желтый или желто-оранжевый цвет.

В полевых условиях у всходов сорта Голиат ад урсус цвет гипокотиля колеблется от зеленого до оранжевого. На стадии 2–3-й пары настоящих листьев у всех растений цвет гипокотиля желтый. У взрослых растений верхняя часть корнеплода имеет зеленый (зелено-желтый) цвет, а нижняя часть (в том числе и находящаяся в почве) – ярко-оранжевый. Мякоть корнеплода окраски не имеет.

Наши наблюдения показали, что у проростков сорта Эккендорфская желтая, как и у сорта Голиад ад урсус, гипокотиль имеет розовую окраску. Через несколько дней после появления всходов розовая окраска подземной части гипокотиля исчезает. У всходов окраска надземной части гипокотиля зависит от условий выращивания.

При выращивании в гидропонной теплице на искусственном освещении и в отсутствие прямого солнечного света всходы и растения сорта Эккендорфская желтая имеют такую же окраску, как и у сорта Голиат ад урсус. При выращивании в гидропонной теплице при наличии прямого солнечного света у всходов цвет надземной части гипокотиля колеблется от зеленого до бледно-розового. Через несколько дней после появления всходов надземная часть гипокотиля приобретает желтый цвет.

В полевых условиях у всходов сорта Экендорфская желтая цвет гипокотили варьирует от бледно-желтого до бледно-розового. Через несколько дней цвет гипокотили у всех растений становится желтым (от бледно-желтого до ярко-желтого). Через 2,5–3 месяца у растений верхняя часть корнеплода имеет зеленый (зелено-желтый) цвет, а нижняя часть (в том числе и находящаяся в почве) – желтый. Мякоть корнеплода окраски не имеет.

Формирование окраски у растений с желтым гипокотилем и желтой мякотью. Наши наблюдения показали, что на стадии проростков у таких растений гипокотиль имеет желтый цвет. У всходов часть гипокотили, находящаяся в грунте, также имеет желтую окраску, которая исчезает через несколько дней. Надземная часть гипокотили имеет бледно-желтый или ярко-желтый цвет в зависимости от условий выращивания. Бледно-желтая окраска наблюдается при отсутствии прямого солнечного света, а ярко-желтая – при его наличии. Взрослые растения имеют желтую мякоть корнеплода и оранжевый цвет кожицы.

Генетический анализ. Растение с желтым гипокотилем и желтой мякотью корнеплода было скрещено с дикорастущей свеклой (*Beta vulgaris ssp. maritima*), имеющей генотип $R/R y/y$ по генам, определяющим окраску корнеплода. В первом гибридном поколении было получено 7 растений. Все они имели красный гипокотиль. В условиях открытого грунта 5 растений имели красно-фиолетовую окраску мякоти и кожицы, у остальных 2 растений корнеплод не имел никаких признаков окраски. Эти наблюдения указывают на то, что растение, взятое в скрещивание, было гетерозиготно по гену Y . А генотип гибридов первого поколения с красно-фиолетовой окраской мякоти и кожицы корнеплода можно записать как $R/r Y/y$ (рис. 1).

Гибрид первого поколения между растением кормовой свеклы сорта Голиат ад урсус и растениями образца ИЦГ-1 был получен с помощью контролируемого скрещивания. Наблюдения показали, что все всходы имеют красный гипокотиль. В условиях открытого грунта и при естественном освещении у данных растений местами на жилках листа появилась красная окраска, листовая пластинка других признаков окраски не имела.

Если сравнить распределение окраски мякоти корнеплода у гибридов первого поколения Голиат ад урсус \times ИЦГ-1 и растений генотипа $R/r Y/y$, то видна существенная разница (рис. 1). Растения генотипа $R/r Y/y$ имеют темно-малиновую окраску кожицы корнеплода. Мякоть корнеплода также вся окрашена, но не столь равномерно, как у обычной столовой свеклы. Гибриды первого поколения (Голиат ад урсус \times ИЦГ-1) имеют малиновую окраску кожицы. Мякоть корнеплода имеет малиновую окраску только в базальной части, а в остальной части окраски нет.

Одно растение из F_1 гибридной комбинации Голиат ад урсус \times ИЦГ-1 было использовано для получения гибридов второго поколения. При выращивании в грунте при естественном освещении всходы по цвету гипокотили отчетливо разделились на две группы: с желтым (желто-оранжевым) и красным (от бледно-розового до ярко-красного) гипокотилем (табл. 1). В дальнейшем все растения с желтым гипокотилем приобрели желтую или желто-оранжевую кожицу корнеплода. Наблюдаемое число таких растений составило 15 шт. Растения с крас-



Рис. 1. Распределение окраски на поперечном разрезе корнеплода у растения, гетерозиготного по генам R и Y (слева), и гибрида Голиат ад урсус \times ИЦГ-1 (справа).

Стрелкой показано наличие малиновой окраски в базальной части корнеплода гибрида.

Таблица 1

Распределение растений по классам окраски гипокотила и кожицы корнеплода в родительских и гибридных поколениях

Поколение	Число растений			$\chi^2 (1 : 2 : 1)$ Корнеплод: без окраски : малиновый : желтый
	с красным гипокотилем		с желтым гипокотилем	
	с неокрашенным корнеплодом	с малиновым корнеплодом	с желтым, оранжевым корнеплодом	
P1			1	
P2	8			
F ₁ (P1 × P2)		4		
F ₂	27	32	15	5,42

P1 – растение сорта Голиат ад урсус; P2 – растения ИЦГ-1; $\chi^2_{0,05} (d.f. = 2) = 5,99$.

ным гипокотилем разделились на две группы: 1) растения, которые не имели окраски корня, окраски жилок листа. По данным признакам они соответствовали родительской форме ИЦГ-1. Число таких растений составило 27 шт. (табл. 1); 2) растения, которые имели малиновую окраску корнеплода и наличие окраски на жилках листа, по фенотипу данные растения напоминали гибриды первого поколения. Число таких растений составило 27 шт. Однако появилось 5 растений, которые имели бледно-розовую окраску кожицы корня, малиновую окраску мякоти корня и красную окраску жилок листа, как гибриды F₁. Поэтому данные растения по совокупности признаков были отнесены в класс растений с малиновой окраской корня. Статистический анализ полученных данных показывает, что они не противоречат гипотезе моногенной кодоминантной схемы наследования окраски кожицы корня. Рассчитанное значение критерия $\chi^2 (5,42)$ меньше табличного значения (5,99) для 5 %-го уровня значимости при двух степенях свободы.

Генетический контроль окраски корнеплода у растений сорта Эккендорфская желтая выяснялся по следующей схеме: были получены гибриды первого поколения, затем второго, а также было выполнено анализирующее скрещивание. При

проведении гибридизации между сортом Эккендорфская желтая и дикорастущей свеклой (*B. vulgaris ssp. maritima*) были высажены по одному растению каждой формы на изолированном участке для свободного переопыления. Семена были убраны индивидуально с каждого растения. Выращивание гибридов первого поколения проводили в открытом грунте при естественном освещении. Наблюдение за потомством растения сорта Эккендорфская желтая показало, что 16 растений являются гибридами первого поколения: всходы имеют красный гипокотиль, малиновую окраску кожицы корня, окраску мякоти корнеплода в базальной части (табл. 2). При этом окраска жилок листа у некоторых растений отсутствовала. 5 растений имели все признаки, характерные для кормовой свеклы, что говорит об их негибридном происхождении (поэтому они не были включены в табл. 2). Потомство дикорастущей свеклы было представлено только растениями, имеющими признаки, характерные для гибридов первого поколения (табл. 2).

Для получения следующего гибридного поколения 3 растения из гибридной комбинации, в которой дикорастущая свекла выступала в качестве матери, были переопылены друг с другом. Для получения анализирующего скрещивания эти растения свободно опыляли одно мужскостерильное. Семена были убраны индивидуально с каждого растения. Следует подчеркнуть, что цветение растений не было одновременным. Только окончание цветения растения № 1 совпало с цветением других растений. Цветение растений № 2 и 3 в основном совпало. Время цветения стерильной формы частично пришлось на конец цветения растения № 1 и отчасти на цветение растений № 2 и 3.

Семена были убраны индивидуально с каждого растения и посеяны в грунт при естественном освещении. Растения, представляющие собой результат анализирующего скрещивания, четко разделились на два класса: растения с красным гипокотилем и растения с желтым–желто-оранжевым гипокотилем (табл. 2). Растения с красным гипокотилем четко разделились на две группы: 3 растения, имеющие малиновый корнеплод, и 44 растения, не имеющие никакой окраски корня. 5 растений имели бледно-розовую окраску корня, однако мякоть корня была не окрашена. Поэтому они

Таблица 2

Распределение растений по классам окраски гипокотыля и корнеплода у родительских форм в первом гибридном поколении и анализирующем скрещивании

Поколение	Число растений				$\chi^2(1:1)$ гипокотиль (красный : желтый)	$\chi^2(1:1:1:1)$	Коэффициент реком- бинации, %
	с красным гипокотилем		с желтым гипокотилем				
	с мали- новым корне- плодом	с неокра- шенным корне- плодом	с желтым, оранже- вым кор- неплодом	с неокра- шенным корне- плодом			
P1		1					
P2			1				
F ₁ (P2 × P1)	16						
F ₁ (P1 × P2)	20						
St × F ₁ (P1 × P2)	3	49	41	1	1,06383*	80,1**	4,26 ± 2,08

* Экспериментальные данные не отличаются от теоретически ожидаемых при 5 %-м уровне значимости;
** экспериментально полученные данные отличаются от теоретически ожидаемых при 1 %-м уровне значимости.
 $\chi^2_{0,05}(d.f. = 1) = 3,84$; $\chi^2_{0,01}(d.f. = 3) = 11,34$; P1 – *B. vulgaris ssp maritima*; P2 – растение сорта Эккендорфская желтая.

были отнесены в группу растений, не имеющих окраски корня. Растения с желтым–желто-оранжевым гипокотилем разделились на две группы: растения без всяких признаков окраски (1 растение) и растения с желтой окраской корня. В последнюю группу были отнесены 41 растение, которые имели желтый или желто-оранжевый корнеплод (табл. 2). Статистический анализ полученных результатов показывает, что наблюдаемое число растений с красным и желтым гипокотилем очень хорошо соответствует соотношению 1 : 1. Рассчитанное значение критерия χ^2 меньше табличного для 5 %-го уровня значимости и одной степени свободы. В то же время распределение растений по классам: красный гипокотиль–малиновый корнеплод; красный гипокотиль–корнеплод без окраски; желтый гипокотиль–желтый корнеплод; желтый гипокотиль–корнеплод без окраски статистически значимо отличается от соотношения 1 : 1 : 1 : 1. Полученные данные могут быть объяснены гипотезой дигенного контроля окраски корнеплода, когда эти гены сцеплены. На основании полученных данных можно оценить коэффициент рекомбинации между этими генами. Полученное значение составляет 4,26 ± 2,08 %. Среднее значение коэффициента рекомбинации для генов R и Y, определяющих окраску корнеплода у столовой свеклы, составляет 7,5 % по одним данным и

7,4 ± 1,7 % по другим (Keller, 1936; Goldman, Austin, 2000). Как видим, коэффициент рекомбинации, рассчитанный на основании наших данных, близок к приводимому в литературе.

Помимо анализирующего скрещивания был проведен анализ расщепления по окраске гипокотыля и корнеплода у гибридов второго поколения. Растения F₂ выращивались в грунте при естественном освещении. Во втором гибридном поколении по окраске гипокотыля наблюдалось распределение растений на два класса: растения с красным и желтым гипокотилем. Поскольку растения генотипа *yy rr* и *Y_ rr* не всегда возможно различить по цвету гипокотыля, то их следует объединить в один класс. Поэтому ожидаемое соотношение растений с красным гипокотилем к растениям с желтым гипокотилем должно быть 3 : 1. Использование критерия χ^2 показывает, что в двух потомствах растений, цветение которых в основном совпало, наблюдается хорошее соответствие экспериментальных данных и теоретически ожидаемых (табл. 3).

Растения с красным гипокотилем, в свою очередь, разделились на две группы: растения с малиновым корнем и неокрашенным. Кроме того, появились растения с бледно-розовой окраской кожицы корня. В потомстве растения № 1 их насчитывалось 10 шт.: 5 из них не имели окраски мякоти в базальной части корнеплода,

Таблица 3

Распределение растений по классам окраски гипокотыля и корнеплода во втором гибридном поколении

Потомство растений	Число растений				χ^2 (3 : 1) гипокотыль (красный : желтый)	χ^2 для сцепленного наследования генов <i>R</i> и <i>Y</i> , $r = 4\%$
	с красным гипокотылем		с желтым гипокотылем			
	с неокрашенным корнеплодом	с малиновым корнеплодом	с желтым, оранжевым корнеплодом	с неокрашенным корнеплодом		
1	42	130	77		4,66**	10,41*
2	32	85	43		0,3*	2,18*
3	40	97	48		0,09*	1,18*
Сумма	114	312	168		3,41*	11,52***

* Экспериментально полученные данные не отличаются от теоретически ожидаемых при 5 %-м уровне значимости; ** экспериментально полученные данные отличаются от теоретически ожидаемых при 5 %-м, но не отличаются при 1 %-м уровне значимости; *** экспериментально полученные данные отличаются от теоретически ожидаемых при 1 %-м уровне значимости. $\chi^2_{0,05}$ (d.f. = 1) = 3,84; $\chi^2_{0,01}$ (d.f. = 1) = 6,63; $\chi^2_{0,05}$ (d.f. = 3) = 7,81; $\chi^2_{0,01}$ (d.f. = 3) = 11,3.

поэтому были отнесены в группу растений с неокрашенным корнем, а 5 имели окраску мякоти, поэтому были отнесены в группу с малиновым корнем. В потомстве растения № 2 было обнаружено 8 растений с бледно-розовой окраской кожицы. Все они не имели окраски мякоти корнеплода в базальной части и были отнесены в группу растений с неокрашенным корнеплодом. В потомстве растения № 3 насчитывалось 15 растений с бледно-розовой кожицей корня, 4 из них не имели окраски мякоти и были отнесены в группу растений с неокрашенным корнеплодом, а 11 имели окраску мякоти в базальной части, поэтому были отнесены в группу с малиновым корнеплодом. Все растения с желтым гипокотылем имели желтую или оранжевую кожицу корнеплода, но не имели окраски мякоти.

Полученные нами данные о расщеплении по фенотипическим классам в анализирующем скрещивании соответствуют модели наследования, предложенной Келлером. Значение коэффициента рекомбинации, рассчитанное на основании наших данных, равно 4,26 %. Поэтому для второго гибридного поколения можно сравнить экспериментально полученные данные с теоретически ожидаемыми при данном коэффициенте рекомбинации. Как видно из табл. 3, для потомств, в которых расщепление по окраске гипокотыля соответствовало теоретически ожидаемому, также наблюдается

соответствие экспериментальных данных и теоретически ожидаемых.

На основании полученных данных можно предположить, что за развитие окраски кожицы корня кормовой свеклы отвечает ген *Y*. Только он представлен аллелем, который определяет развитие окраски кожицы и не влияет на развитие окраски мякоти. Этот аллель предлагается обозначить *Y^e* (Yellow – Eckendorf). Поскольку гипокотыль у проростков, а также его нижняя часть, находящаяся в грунте, у всходов имеет бледно-розовую окраску, можно предположить, что у кормовой свеклы ген *R* так же, как и ген *Y*, представлен аллелем, не описанным в литературе.

Обсуждение

При изучении генетического контроля окраски корнеплода в качестве исходного материала использовались все возможные формы свеклы: кормовая, сахарная, столовая и листовая (или мангольд). Однако основные результаты были получены при использовании свеклы столовой и сахарной. Повторные эксперименты по изучению генетического контроля окраски корнеплода у столовой свеклы полностью подтвердили вывод, что окраска корнеплода у нее определяется всего двумя генами *R* и *Y*.

В настоящее время известно, что все многообразие окрасок культурной свеклы определяется

пигментами, принадлежащими к классу беталаинов, ранее они назывались азотсодержащими антоцианами. Беталаины в зависимости от химической структуры делятся на бетацианины, цвет которых варьирует от красного до почти фиолетового, и желтые – бетаксантины. Сейчас известно, что в синтезе бетаксантинов принимают участие три фермента, а в синтезе бетаксантинов – только два. Потому представляет интерес, как соотносятся генетический контроль окраски корнеплода у свеклы и процесс синтеза бетацианинов и бетаксантинов. Д. Волин и В. Габельман высказали предположение, что ген *R* определяет синтез бетацианинов, а ген *Y* – бетаксантинов, при этом доминантные аллели гена *R* подавляют синтез бетаксантинов (Wolyn, Gabelman, 1989).

Полученные нами экспериментальные данные в основном совпадают с данными литературы. Так, вывод о дигенном контроле окраски корнеплода у кормовой свеклы полностью совпадает со схемой наследования окраски корнеплода у столовой свеклы. Совпадает даже значение коэффициента рекомбинации, рассчитанное на основании наших данных. Если посмотреть на распределение желтой окраски корнеплода у кормовой свеклы и на окраску тех же частей корнеплода у гибридов первого и второго поколений, то создается впечатление, что наши данные подтверждают предположение Волина и Габельмана о том, что доминантный аллель гена *R* определяет синтез бетацианинов и подавляет синтез бетаксантинов, синтез которых определяется геном *Y*.

Однако другая часть наших данных – формирование окраски у проростков всходов и молодых растений кормовой свеклы – противоречит предположению о роли генов *R* и *Y* в синтезе бетацианинов и бетаксантинов. Нами установлено, что у кормовой свеклы на стадии проростков гипокотиль имеет розовую окраску, а такой цвет может быть получен только при наличии бетацианинов. Но у всходов и молодых растений гипокотиль имеет желтый цвет, а это возможно только при наличии бетаксантинов. Химический анализ гипокотыля 23-дневных проростков кормовой свеклы показал, что у них цвет гипокотыля обусловлен только бетацианинами (Schliemann *et al.*, 1999). Налицо изменения биосинтеза пигментов в ходе онтогенеза.

На основании наших наблюдений мы предлагаем иную схему участия генов *R* и *Y* в синтезе бетацианинов и бетаксантинов. По нашему мнению, ген *Y* – это ген-распределитель окраски. Он определяет, как окраска будет распределена в корнеплоде и представлен серией доминантных аллелей. Рецессивный аллель данного гена блокирует любое проявление окраски в корнеплоде, а доминантные аллели определяют характер распределения окраски в тканях корнеплода. Ген *R* отвечает собственно за развитие окраски или, другими словами, за синтез пигментов в растении, в частности, в корнеплоде. Рецессивный аллель данного гена определяет синтез бетаксантинов, а серия доминантных аллелей определяет различное соотношение бетацианинов и бетаксантинов. Другими словами, за синтез беталаинов отвечает ген *R*. Для экспериментальной проверки наших предположений относительно того, что определяют гены *R* и *Y*, необходимы дополнительные исследования с использованием форм свеклы, имеющей корнеплоды разной окраски.

Литература

- Мглинец А.В., Осипова З.А. *dw2* – новая мутация свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. 2005. Т. 41. № 5. С. 657–660.
- Мглинец А.В., Осипова З.А. Генетическое изучение новой окраски у свеклы *Beta vulgaris* L. // Генетика. 2006. Т. 42. № 7. С. 936–938.
- Fisher R.A., Balmukand B.B. The estimation of linkage from the offspring of selfed heterozygotes // J. Genet. 1928. V. 20. № . P. 79–92.
- Goldman I.L., Austin D. Linkage among the R, Y and BI loci in table beet // Theor. Appl. Genet. 2000. V. 100. № 3/4. P. 337–343.
- Kajanus B. Über die Farbvariation der Beta-Rüben // Z. Pflanzenzüchtg. 1917. Bd. 5. S. 357–372.
- Keller W. Inheritance of some major color types in beets // J. Agric. Res. 1936. V. 52. № 1. P. 27–38.
- Linde-Laursen I. A new locus for colour formation in beet, *Beta vulgaris* L. // Hereditas. 1972. V. 70. № 10. P. 105–112.
- Mabry T.J., Dreiding A.S. The betalains // Recent Advances in Phytochemistry / Ed. A.R.E. T.J. Mabry, V.C. Runeckler. N.Y.: Appleton Century Croft, 1968. P. 145–160.
- Schliemann W., Kobayashi N., Strack D. The decisive step in betaxanthin biosynthesis is a spontaneous reaction // Plant Physiol. 1999. V. 119. № 4. P. 1217–1232.

Strack D., Vogt T., Schliemann W. Recent advances in betalain research // *Phytochemistry*. 2003. V. 62. № 3. P. 247–269.

Wolyn D.J., Gabelman W.H. Inheritance of root and petiole pigmentation in red table beet // *J. Hered.*

1989. V. 80. № 1. P. 33–38.

Wylter H., Dreiding A.S. Über Betacyane, die stickstoffhaltigen Farbstoffe der Centrospermen. Vorläufige Mitteilung // *Experientia*. 1961. Bd. 17. S. 23–25.

FORMATION OF ROOT COLOR AND ITS GENETIC CONTROL IN FODDER BEET

A.V. Mglinets, Z.A. Osipova

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: mglin@bionet.nsc.ru

Summary

The formation and inheritance of yellow (yellow-orange) root color was studied in fodder beet. It was shown that this type of root color was determined by a single nuclear locus. This locus proved to be $4,26 \pm 2,08$ map units apart from the *R* gene, determining the red color of the hypocotyl. Our results suggest that this type of root color is defined by an allele of the gene, not described in the literature so far. We propose that this allele be denoted as *Y^e*. The results are interpreted in the context of the conjectured biochemical pathway of betalain pigments. We suggest that the *Y* gene is responsible for the distribution of pigments in the root tissue, whereas the *R* gene determines their range and quantities.

Key words: *Beta vulgaris*, fodder beet, beet root color, genetic control, betalain.