

# Генетический контроль ремонтантности в популяциях *Fragaria vesca* L. (Rosaceae) в Западной Сибири

С.О. Батурин

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

В Западной Сибири активное цветение *Fragaria vesca* приходится на первую декаду июня, а плодоношение – на конец июня – начало июля. Во время экспедиционных обследований 2002–2013 гг. дикорастущих популяций *Fragaria vesca* L. в Западной Сибири нами выявлены случаи вторичного цветения растений в августе – октябре. Цель настоящей работы – изучить генетический контроль проявления ремонтантности в дикорастущих популяциях *Fragaria vesca*. Материалом для исследования служили образцы *F. vesca* из экспедиционных сборов, а также сеянцы, выращенные из семян, собранных в августе – октябре в естественных местах произрастания лесной земляники. Кроме того, проводился генетический анализ сеянцев, полученных из семян от самоопыления образцов экспедиционных сборов. Повторное цветение и плодоношение было изучено у 1 486 сеянцев, полученных от растений с однократным типом плодоношения. В анализе участвовали представители 32 популяций из Западной Сибири и 856 сеянцев из 10 популяций. Генетический анализ повторно цветущих растений *Fragaria vesca*, произрастающих в природных условиях, показал, что они, как правило, являются гомозиготными по доминантному аллелю – однократное плодоношение. Проявление повторного цветения *F. vesca* в Западной Сибири рассматривается как временная реакция генотипа растения на конкретные для сезона вегетации условия произрастания. Лишь в одной популяции лесной земляники, расположенной в предгорье Кузнецкого Алатау, выявлены гетерозиготные растения по типу плодоношения. Характер сегрегации в потомстве от самоопыления растений этой популяции свидетельствует о том, что ремонтантность контролируется монофакториально с рецессивным типом наследования и имеет такую же природу происхождения, как и в альпийских популяциях *F. vesca*.

Ключевые слова: лесная земляника, *Fragaria vesca*, генетический анализ, генетика репродуктивных признаков, однократное плодоношение, ремонтантность, тип плодоношения, популяция.

## КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Батурин С.О. Генетический контроль ремонтантности в популяциях *Fragaria vesca* L. (Rosaceae) в Западной Сибири. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(1):69-73.

## HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Baturin S.O. The genetic control of the day-neutral habit in populations of *Fragaria vesca* (Rosaceae) in Western Siberia. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(1):69-73.

УДК 575.165+581.151

Поступила в редакцию 19.11.2014 г.

Принята к публикации 28.01.2015 г.

© АВТОР, 2015

## The genetic control of the day-neutral habit in populations of *Fragaria vesca* (Rosaceae) in Western Siberia

S.O. Baturin

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

In Western Siberia, intense flowering of *Fragaria vesca* occurs in the first ten days of June and fruiting takes place from the end of June till early July. During our expeditions investigating natural *Fragaria vesca* L. populations of Western Siberia in 2002–2013, we registered cases of reflowering, or repeated flowering in August–October. The paper concerns the genetic control of re-flowering in natural populations of *Fragaria vesca*. The study was conducted with accessions collected in the expeditions and seedlings grown from seeds taken in August–October from natural populations of woodland strawberry reflowering. Genetic analysis of seedlings obtained by self-pollination of collected accessions was also made. It involved 1486 seedlings from plants with seasonal fruiting (representing 32 Western Siberian populations) and 856 seedlings from 10 populations showing reflowering and refruiting. Genetic analysis of reflowering *Fragaria vesca* plants growing in natural conditions showed that they were usually homozygous for the dominant allele of seasonal fruiting. Reflowering in *Fragaria vesca* in Western Siberia is considered to be a provisional response of the genotype to certain growth conditions specific for a particular vegetation season. The only woodland strawberry population in the foothills of Kuznetsk Alatau displayed plants heterozygous for fruiting habit. Segregation in the progeny of self-fertilized plants from this population evidences monogenic control of day neutrality with a recessive type of inheritance. Its nature is similar to that in Alpine *Fragaria vesca* populations.

Key words: woodland strawberry, *Fragaria vesca*, genetic analysis, genetics of reproductive traits, seasonal flowering, day neutrality, flowering duration, population.

Земляника лесная, *Fragaria vesca* L. ( $2n = 2x = 14$ ), наиболее широко распространенный вид земляники Северного полушария, включает многочисленные разновидности и экотипы. Их возникновение обусловлено обширным ареалом вида (евразийско-американский гипарктическо-бореальный ареал) и разнообразием почвенно-климатических условий в местах произрастания растений лесной земляники (Лозина-Лозинская, 1926; Юзепчук, 1941; Сухарева, 1976; Staudt, 1989). Для вида характерен однократный тип плодоношения в течение одного вегетативного периода (Ведерникова, Дубровная, 1997). Тем не менее в дикорастущих популяциях лесной земляники альпийского горного массива, помимо однократного характера плодоношения, выявлено повторное плодоношение – ремонтантность (Richardson, 1914). В Западной Европе это свойство легло в основу селекции мелкоплодных ремонтантных сортов земляники (Darrow, 1966).

Ремонтантное плодоношение у земляник является следствием преобразования ростовой и генеративной функций, обуславливающих усиление энергии ветвления и интенсивности репродуктивного процесса. Это преобразование является результатом изменения фотосинтетической активности и повышения эффективности работы листового аппарата, которые вызваны переключением растения на фотопериодическую нейтральность (независимость от длины дня) и отсутствием реакции на низкие температуры во время периода покоя (Sønsteby, Heide, 2008). С физиологической точки зрения, признак «однократность – многократность плодоношения» напоминает «триггерное» приспособление, переключающее развитие растения с режима чувствительности к фотопериоду и низким температурам в состоянии покоя на альтернативный – фотопериодическую нейтральность и отсутствие реакции на низкие температуры. Ремонтантность представляет собой одно из двух альтернативных состояний признака «тип плодоношения». Характер наследования признака «тип плодоношения» показан как монофакториальный, при котором однократное цветение и плодоношение в течение одного вегетационного периода контролируются доминантным аллелем (*S*), а многократное плодоношение (ремонтантность) контролируется рецессивным аллелем (*s*) (Richardson, 1914; Brown, Wareing, 1965; Фадеева, 1975).

В Западной Сибири активное цветение *F. vesca* приходится на первую декаду июня, а плодоношение – на конец июня – начало июля. Во время экспедиционных обследований в 2002–2013 гг. дикорастущих популяций *Fragaria vesca* L. в Западной Сибири нами выявлены случаи вторичного цветения растений в августе–октябре (Жмылев и др., 2009). Такие растения чаще выявлялись в горных лесных массивах Горной Шории, предгорьях Кузнецкого Алатау и Салаира, хребтов Саяно-Алтайского нагорья и Алтая. Цель настоящей работы – изучить генетический контроль проявления ремонтантности в дикорастущих популяциях *Fragaria vesca*, а также

обсудить возможные причины возникновения вторичного цветения в популяциях, приуроченных к горным массивам Западной Сибири.

## Материалы и методы

Материалом для исследования служили образцы *F. vesca* из экспедиционных сборов (табл. 1), а также семена, выращенные из семян, собранных в августе–октябре в естественных местах произрастания лесной земляники. Кроме того, проводился генетический анализ семян, полученных из семян от самоопыления образцов экспедиционных сборов. Всего было изучено 1486 семян, полученных от растений с однократным типом плодоношения – представителей 32 популяций из Западной Сибири и 856 семян из 10 популяций, проявляющих повторное цветение и плодоношение. За эталон ремонтантности взяли коммерческие сорта *F. vesca* альпийского происхождения Alexandria, Baron Solemacher и Yellow miracle.

В опытах по самоопылению растений соцветия изолировали прозрачным упаковочным целлофаном. В случае использования направленных скрещиваний цветки кастрировали пинцетом и изолировали также прозрачным упаковочным целлофаном<sup>1</sup>, при этом соцветия помещали в изолятор, вокруг основания цветоноса прокладывалась вата для предотвращения попадания насекомых (возможных переносчиков пыльцы), сверху изолятор завязывали тонким шпагатом с этикеткой. Семена проращивались при комнатной температуре в чашках Петри после двухмесячной стратификации при температуре 3–5 °С. В августе семена в возрасте 5–6 мес. переносились в открытый грунт. Сеянцы выращивались на стандартном агрофоне без полива и дополнительного внесения удобрений. Для математической обработки результатов использовали стандартные статистические методы (Зайцев, 1973).

## Результаты и обсуждение

Изучение 1486 семян, полученных от самоопыления растений с однократным типом плодоношения различных популяций, не выявило среди них ремонтантных фенотипов. Результаты генетического анализа семян по признаку «тип плодоношения», полученных от повторно плодоносящих растений в естественных условиях произрастания, представлены в табл. 2. Большинство анализируемых образцов в семенном потомстве не проявляют ремонтантный характер плодоношения, следовательно, не имеют аллеля *s*, отвечающего за проявление ремонтантности. Лишь у образцов № 99-1, 04-27 и 05-12 из Кемеровской области в семенном потомстве отмечены

<sup>1</sup> Многолетний опыт применения прозрачного упаковочного целлофана для изготовления изоляторов показал его эффективность благодаря наличию газообмена через материал – внутренние стенки изоляторов не отпотевают и температурный режим внутри изолятора существенно не меняется, а также благодаря прозрачности стенок, что позволяет наблюдать развитие плодов.

**Таблица 1.** Исходный материал *Fragaria vesca* L.

Регистрационный номер	Происхождение образца
97-1	Алтайский край, окрестности пос. Усть-Уба, горный склон в долине р. Катунь
99-1	Кемеровская область, Кемеровский р-н, окрестности с. Барановка, юго-западный склон горы, на скальных обнажениях, предгорье Кузнецкого Алатау
02-19	Новосибирская область, Маслянинский р-н, окрестности с. Дубровка, Присалаирье, юго-восточный склон прибрежной скалы в долине р. Бердь, разнотравье с редкими березами и осинами
02-26	Кемеровская область, г. Таштагол, северная окраина города, вершина заросшей луговой растительностью горы, юго-западный склон, луговое пастбищное разнотравье, Горная Шория
02-43	Кемеровская область, окрестности г. Таштагол, дно рудного карьера, каменистая россыпь, Горная Шория
03-13	Новосибирская область, Искитимский р-н, окрестности с. Бурмистрово, сосновый бор
03-15	Окрестности г. Горно-Алтайска. Распадок между отрогами, Алтай
04-26	Республика Хакасия, окрестности г. Абаза, Саяно-Алтайское нагорье, левый берег р. Абакан, сосновый бор
04-27	Кемеровская область, Кемеровский р-н, окрестности с. Барановка, юго-западный склон каменистого холма, полог пихтового леса, на скальных обнажениях, предгорье Кузнецкого Алатау
05-12	
06-14	Республика Хакасия, окрестности г. Абаза, Саяно-Алтайское нагорье, правый берег р. Абакан, смешанный лес
08-5	Новосибирская область, Болотнинский р-н, ленточный сосновый бор на берегу р. Обь, 11 км на северо-восток от с. Новобибеево
13-04	Кемеровская область, г. Кемерово, окрестности п.г.т. Кедровка, юго-восточный склон вскрышных пород угольного отвала

Образцы № 99-1, 04-27 и 05-12 представляют собой отдельные растения из одной популяции, произрастающей в окрестностях с. Барановка Кемеровского района, Кемеровской области.

единичные сеянцы, повторно зацветающие и плодоносящие, т. е. в потомстве от самоопыления этих образцов наблюдается рецессивный фенотип – ремонтантное плодоношение. Наличие в потомстве этих образцов сегрегации по изучаемому признаку дает нам основание для проведения генетического анализа генотипической структуры исходных образцов. В связи с тем, что для применения критерия  $\chi^2$  соответствия эмпирических частот теоретическим необходимо наличие не менее пяти частот в каждом классе, мы не можем применить этот критерий для данных по образцам № 99-1 и 05-12. Однако для № 04-27 было проведено сравнение на соответствие модели моногенного наследования изучаемого признака. Нулевая гипотеза предполагает соответствие фактических данных теоретическому распределению 3 : 1 (3 сеянца с неремонтантным типом плодоношения и 1 сеянец с ремонтантным типом плодоношения) (Richardson, 1914; Brown, Wareing, 1965). Соотношение фенотипов в потомстве  $F_1$ , полученное при самоопылении образца № 04-27, составило 6,7 : 1. Рассчитанное значение критерия соответствия нулевой гипотезе (критерий  $G$ ) равно 3,51. Табличное значение критерия (при уровне значимости 0,05 и одной степени свободы) составляет 3,84. Поскольку полученное значение 3,51 < 3,84, то нулевая гипотеза принимается и данные соответствуют моногенному наследованию признака. Образец № 04-27 является гетерозиготным по признаку «тип плодоношения», а в популяции присутствует аллель  $s$ , отвечающий за ремонтантное плодоношение. Исходя из модели

моногенного наследования изучаемого признака, следует отметить, что при самоопылении образцов № 99-1, № 04-27 и № 05-12, представляющих одну популяцию, в потомстве от самоопыления имеется явный недостаток потомков с рецессивным ремонтантным фенотипом, особенно у образцов № 99-1 и № 05-12. Возможно, на ювенильном этапе развития сеянцев происходит избирательная гибель растений с ремонтантным фенотипом, причину которой предстоит выяснить в дополнительных экспериментах.

Генетически детерминированное ремонтантное плодоношение обнаружено лишь в популяции, расположенной в окрестностях с. Барановка Кемеровской области. В ней выявлены растения (образцы № 99-1, 04-27 и 05-12), которые при выращивании на экспериментальном участке не проявляют ремонтантность, но при самоопылении в семенном потомстве образуют ремонтантные сеянцы, т. е. являются гетерозиготными по типу цветения и плодоношения. Поскольку, согласно опубликованным данным, ремонтантное цветение и плодоношение у *F. vesca* осуществляются рецессивными гомозиготами (Richardson, 1914; Brown, Wareing, 1965), мы проанализировали один из таких ремонтантных сеянцев, № 01/7-9-4, полученный от образца № 99-1, на гомозиготность по рецессивному фенотипу путем его самоопыления. Полученное от него потомство  $I_2$  (223 растения) имело ремонтантный фенотип, т. е. все сеянцы повторно цвели и плодоносили. Таким образом, ремонтантный сеянец № 01/7-9-4 является гомозиготным по рецессивному при-

**Таблица 2.** Распределение сеянцев по признаку «тип плодоношения» у дикорастущих повторно цветущих образцов *Fragaria vesca* при их самоопылении (2003–2013 гг.)

Номер образца	Тип плодоношения		Всего сеянцев, шт.
	однократный	ремонтантный	
97-1	34	0	34
99-1	14	1	15
02-26	136	0	136
02-43	78	0	78
03-15	44	0	44
04-26	29	0	29
04-27	40	6	46
02-19	144	0	144
05-12	38	2	40
06-14	11	0	11
08-5	139	0	139
13-04	140	0	140

**Таблица 3.** Сегрегация по признаку «тип плодоношения» в потомствах *Fragaria vesca* с участием ремонтантного образца № 01/7-9-4 (2010 г.)

Комбинация опыления	Тип плодоношения	
	однократный	ремонтантный
Самоопыление		
Alexandria	0	61
Baron Solemacher	0	48
Yellow miracle	0	26
01/7-9-4	0	223
Гибридизация		
Yellow miracle × Alexandria	0	31
Alexandria × Baron Solemacher	0	10
Baron Solemacher × 01/7-9-4	0	205
Yellow miracle × 01/7-9-4	0	115
01/7-9-4 × Alexandria	0	124

знаку «ремонтантное плодоношение». В связи с тем что проявление ремонтантности следует считать мутацией гена, контролирующего характер плодоношения (Brown, Wareing, 1965), возникла необходимость проверки соответствия этой мутации, выявленной в сибирской популяции *F. vesca*, мутации, присутствующей в альпийских популяциях лесной земляники. Для этого использовали коммерческие ремонтантные сорта, созданные в Западной Европе на базе генофонда альпийских популяций лесной земляники. Результаты скрещиваний образца № 01/7-9-4 с сортами Alexandria, Baron Solemacher и Yellow miracle представлены в табл. 3.

Сорта альпийского происхождения, как и ожидалось, гомозиготны по типу плодоношения, что подтверждается их самоопылением, а также скрещиванием их

между собой. В потомстве отсутствует полиморфизм по анализируемому признаку, все растения ремонтантные. Ремонтантным было и потомство у анализируемого образца № 01/7-9-4. При использовании образца 01/7-9-4 в качестве как отцовского родителя, так и материнского получены потомства, в которых все сеянцы проявляли ремонтантность. Таким образом, мы можем утверждать, что мутация, вызывающая ремонтантность в популяции *F. vesca*, произрастающей в окрестностях с. Барановка Кемеровской области, предгорьях Кузнецкого Алатау, произошла в том же локусе, что и подобная мутация в альпийских популяциях лесной земляники, и наследуется согласно менделевским законам.

Таким образом, эксперимент с самоопылением растений *F. vesca*, имевших повторное цветение и плодоно-



шение в местах естественного произрастания, показал, что в семенных потомствах практически отсутствуют растения с ремонтантным типом плодоношения. Лишь в одной популяции из окрестностей с. Барановка Кемеровской области, имевшей отдельные вторично цветущие растения, в семенных потомствах были обнаружены семена с ремонтантным типом плодоношения. Генетический анализ по гену, контролирующему однократное плодоношение, показал, что у большинства обследованных популяций *F. vesca* повторно цветущие и плодоносящие растения являются гомозиготами по этому доминантному аллелю (*S*). Исключение составляет популяция из окрестностей с. Барановка, где повторно цветущими растениями могут быть как гомозиготы, так и гетерозиготы. По-видимому, повторное цветение и плодоношение отдельных растений в популяции следует рассматривать как реакцию особей на различные нарушения механизма контроля их сезонного развития (Жмылев и др., 2009), в том числе вызванные особыми микроклиматическими условиями конкретного сезона вегетации в местах естественного произрастания. Например, для *F. vesca* показано влияние спектрального состава света, длины дня и температуры воздуха на инициацию вторичного цветения и экспрессию ремонтантности (Sønsteby, Heide, 2008; Hytönen, 2009; Rantanen et al., 2014). По-видимому, неслучайно повторно цветущие и плодоносящие отдельные растения популяции были обнаружены в горных таежных массивах, где температурный и световой режимы, а также влажность воздуха имеют свои отличительные особенности относительно равнинной местности (Смагин и др., 1980). Таким образом, реализация повторного цветения в естественно произрастающих популяциях во многом может зависеть от действия климатических факторов среды, т. е. вторичное цветение может иметь эпигенетический контроль (Ausín et al., 2005; Dennis, Peacock, 2007). Этим можно объяснить то, что вторично цветущие растения, изъятые из естественной среды произрастания и помещенные в условия опытного участка, прекращали повторно цвести, поскольку изменились условия произрастания. Несмотря на низкую завязываемость семян у повторно плодоносящих растений (20–25 %), повторное плодоношение представляет собой дополнительный ресурс семенной репродукции в популяциях, тем самым внося вклад в конкуренцию за новые места обитания.

В дикорастущих популяциях *F. vesca* Западной Сибири у некоторых растений наблюдаются повторное цветение и плодоношение. Такие случаи плодоношения мы относим к реакции генотипа растения на конкретные для сезона вегетации условия произрастания. Сибирские популяции *F. vesca* крайне редко имеют гетерозиготные растения по типу плодоношения. Растения преимущественно гомозиготны по доминантному аллелю *S* – однократный тип плодоношения. Нами обнаружена лишь одна популяция *F. vesca* в предгорье Кузнецкого Алатау,

имеющая гетерозиготные растения по типу плодоношения. Характер сегрегации в потомстве от самоопыления растений этой популяции свидетельствует о том, что ремонтантность контролируется монофакториально с рецессивным типом наследования и имеет природу происхождения, аналогичную таковой в альпийских популяциях *F. vesca*.

### Благодарности

Работа выполнена по бюджетному проекту VI.53.1.1. при финансовой поддержке экспедиционных грантов СО РАН 2008–2013 гг.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

### Список литературы

- Ведерникова О.П., Дубровная С.А. Онтогенез земляники лесной. Онтогенетический атлас лекарственных растений (Под ред. Л.А. Жуковой). Йошкар-Ола, 1997;196-202.
- Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1973.
- Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А., Жмылева А.П. Вторичное цветение: индукция и нарушения развития. Журн. общ. биологии. 2009;70(3):262-272.
- Лозина-Лозинская А.С. Обзор видов рода *Fragaria*. Изв. ГБС СССР. 1926;25:1:47-86.
- Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И., Новосельцева И.Ф., Чередникова Ю.С. Типы лесов Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980.
- Сухарева Н.Б. Сибирские и дальневосточные земляники. Апомиксис и его значение для эволюции и селекции. Новосибирск: Наука, 1976;165-175.
- Фадеева Т.С. Генетика земляники. Л., 1975.
- Юзепчук С.В. Подсемейство Rosoidaceae. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941;58-69.
- Ausín I., Alonso-Blanco C., Martínez-Zapater M. Environmental regulation of flowering. Int. J. Dev. Biol. 2005;49:689-705. DOI: 10.1387/ijdb.052022ia
- Brown T., Wareing P.E. The genetical control of the everbearing habit and three other characters in varieties of *Fragaria vesca*. Euphytica. 1965;14:97-112.
- Darrow G.M. The Strawberry History, Breeding and Physiology. N.Y.: Hort. Rinehart and Winston, 1966.
- Dennis E.S., Peacock W.J. Epigenetic regulation of flowering. Curr. Opin. Plant Biol. 2007;10:520-527. DOI:10.1016/j.pbi.2007.06.009
- Hytönen T. Regulation of Strawberry Growth and Development. Acad. Dissertation. Helsinki: Helsinki Univ. Print, 2009.
- Rantanen M., Kurokura T., Mouhu K., Pinho P., Tetri E., Halonen L., Palonen P., Elomaa P., Hytönen T. Light quality regulates flowering in FvFT1/FvTFL1 dependent manner in the woodland strawberry *Fragaria vesca*. Frontiers in Plant Sci. 2014;5:271. Available at: <http://journal.frontiersin.org/Journal/10.3389/fpls.2014.00271/pdf>. DOI: 10.3389/fpls.2014.00271
- Richardson C.W. A preliminary note on the genetics of *Fragaria*. J. Genet. 1914;3:171-177.
- Sønsteby A., Heide O.M. Long-day rather than autonomous control of flowering in the diploid everbearing strawberry *Fragaria vesca* ssp. *semperflorens*. J. Hort. Sci. Biotech. 2008;83:360-366.
- Staudt G. The species of *Fragaria*, their taxonomy and geographical distribution. Inter. Strawberry Symp. Acta Hort. 1989;1(265): 23-33.