

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ В F₃- И F₄- ПОКОЛЕНИЯХ НУТА (*CICER ARIETINUM* L.)

Дмитрий КУРШУНЖИ, Анатолий ГАНЯ

Институт генетики и физиологии растений АН Молдовы

VARIABILITATEA ȘI EREDITATEA UNOR CARACTERE ÎN GENERAȚIILE F₃ ȘI F₄ DE NĂUT (*CICER ARIETINUM* L.)

Au fost studiate ereditatea și variabilitatea unor caractere în generațiile F₃ (11 familii) și F₄ (47 de familii) din combinația hibridă ♀MDI0432×♂MDI02419. În ambele generații numărul familiilor segregante după pigmentația semințelor era superior celor ce n-au segregat. Segregarea după caracterul *tipul semințelor* s-a depistat, mai ales, în generația F₃. S-a evidențiat o variabilitate mai pronunțată a indicelui *masa 100 de boabe* în familiile pigmentate, iar ereditatea lui s-a caracterizat printr-un gradient spre forma parentală cu o valoare mai redusă a caracterului. A fost depistată ereditatea intermediară a caracterului *înălțimea plantei*. După indicele durată perioadei de vegetație, de rând cu variația lui în limitele formelor parentale, a fost stabilită o transgresiune negativă.

Cuvinte-cheie: ereditate, variabilitate, năut, caractere, populații.

VARIABILITY AND INHERITANCE OF SOME TRAITS IN GENERATIONS F₃ AND F₄ OF CHICKPEA (*CICER ARIETINUM* L.)

Inheritance and variability of some traits have been studied in populations F₃ (11 families) and F₄ (47 families) of chickpea from intraspecies hybrid combination of ♀MDI0432×♂MDI02419. In both generations the number of families segregated by seed pigmentation prevailed over those with no segregation. Segregation by *type of seeds* trait was observed mostly in F₃ generation. The higher variability of such trait as *weight of 100 seeds* was revealed in pigmented families and its inheritance was characterized by gradient with regard to parental form with lower value of said trait. Intermediate inheritance of *plant height* trait was observed. Negative transgression was noted by such parameter as duration of vegetation period along with its variability within parental forms.

Keywords: inheritance, variability, chickpea, traits, populations.

Сокращения и пояснения: с/с – светлосемянные; с/п – субпопуляция; desi-тип – пигментированные, мелкие или среднего размера, угловатые семена; kabuli-тип – светлосемянные, среднего или крупного размера семена; gulabi-тип – гороховидные семена различного размера и пигментации.

Введение

Нут (*Cicer arietinum* L.) является важнейшей зернобобовой культурой в мировом сельскохозяйственном производстве. Его выращивают не менее чем в 37 странах Азии, Африки, Европы, Америки и Австралии на общей площади 11,55 млн. га [13]. Общее производство семян составляет 10,46 млн. тонн. Особую ценность в качестве пищевого продукта данная культура приобретает в регионах с недостаточным увлажнением [14,21].

Несмотря на то, что история целенаправленной исследовательской работы по нуту насчитывает многие десятилетия, ряд вопросов, касающихся повышения его продуктивности и устойчивости в условиях расширения зон его возделывания, а также новых требований рынка, находятся на стадии активных поисков и новых решений. Для получения значительного спектра доступной генотипической изменчивости используют различные подходы: межвидовую гибридизацию с дикими родичами нута, индуцированный физический и химический мутагенез, внутривидовые скрещивания с привлечением географически отдаленных генотипов. При селекции на высокую продуктивность, устойчивость к абиотическим и биотическим стрессам, большое значение имеет создание разнообразия исходного материала [24,25].

Изучению наследования **пигментации семян** нута посвящены ряд работ [2,4,6,7,15,17]. На основании результатов расщепления в F₂ поколениях сделан вывод о вовлечении от 1 до 5 генов в формирование признака. Ряд авторов отмечают, что факт обнаружения разного количества генов может быть связан с использованием родительских форм с различной генетической структурой.

Ряд исследователей [5,9,11,16,18] указывают на то, что в наследовании признака **типа (формы) семян** выявлен 2-генный контроль признака. Cowda C.L.L. и др. [8] отмечают широкий диапазон расщепления по форме, размеру и пигментации семян в *desi-kabuli* комбинациях в F₂ и F₃ поколениях.

В их работе говорится о формировании промежуточного (*gulabi*) типа семян, и в серии комбинаций в количественном отношении он был на 2-м месте после *desi*-типа семян, а соотношение может варьировать в зависимости от комбинации скрещивания.

Salimath P.M. и Patil S.S. [20] изучали наследование и варьирование 5-ти признаков (высоты растений, количества семян в бобе, количества бобов на растении, массы 100 семян, массы семян на растении) в F₃ и F₄ поколениях. Авторы отмечают высокие и средние значения наследования для массы 100 семян и количества семян в бобе соответственно и низкие значения в наследовании остальных признаков. Варьирование (коэффициент вариации) признака *высота растений* – 12,2 и 11,3, массы 100 семян – 25,0 и 21,6 в F₃- и F₄- поколениях соответственно. Средние значения высоты растений (31,2 и 35,5 см) и массы 100 семян (15,8 и 15,7 г) существенно не различаются между поколениями.

Генетические изучения 2-х скрещиваний [3] показали, что мелкие семена частично доминируют над крупными и признак определяют несколько факторов – 12 и 15, для 1-ой и 2-ой гибридной комбинации соответственно. В диаллельном анализе с включением 5 генотипов нута выявлено, что гены, контролируемые мелкие семена, доминируют над генами, контролирующими крупные семена [19]. В работе [12] исследовали 2 рекомбинантные инбредные линии, отобранные из популяций, полученных при скрещивании *kabuli*-типа генотипа S95362 и 2-х образцов *desi*-типа – Howzat и ICC3996, которые были испытаны в 2-х природных условиях. Показано, что размер семян контролируется 2-мя комплексными генами и линии с семенами малых размеров доминируют над крупными. Sharma и др. [22] отмечают возможность влияния материнского эффекта на размер семян в *desi*×*kabuli* скрещиваниях; в F₂ поколении не выявлено расщепления по главным генам, а непрерывная вариация указывает на количественный характер наследования. У нута время до цветения контролируется 2-мя главными генами наряду с другими полигенами. Позднее цветение доминирует над ранним цветением для обоих главных генов с взаимодействиями в большинстве случаев по аддитивно-аддитивному типу [1]. Доминирование и аддитивно-аддитивные генные взаимодействия в 1 комбинации, аддитивные и аддитивно-аддитивные эффекты генов во 2-ой комбинации были определены для вегетационного периода, а гены, определяющие раннее созревание, доминируют над поздним [10].

Материал и методы

В 2012 г. были изучены 11 и 47 семей F₃ и F₄ поколений гибридной комбинации ♀MDI0432×♂MDI02419 по ряду признаков – пигментации и типу семян, массе 100 семян и высоте растений, периоду цветения и созреванию. В результате проведенных оценок отмечены наиболее продуктивные семьи. Опыт осуществлялся в одном блоке, согласно методам полевого опыта [23]. Посев проводили 24-25 марта по схеме 60×10 см. Для отборов с пигментированными семенами через каждые 7 рядов размещали родительскую форму MDI 02432 и сорт *Botna*, для светлосемянных отборов – родительскую форму MDI 02419 и сорт *Ichel* для сравнительного анализа и контроля продуктивности. Для признака *высота растений* проанализировано 34-36 растений, для массы 100 семян использовали 6-8 повторений для каждого варианта обоих признаков.

Результаты и обсуждение

Родительские формы MDI0432 и MDI02419 различались по ряду признаков, основные из которых представлены в таблице 1.

Таблица 1

Различия по основным (маркерным) признакам между родительскими формами

Признаки	P ₁ MDI 02432	P ₂ MDI 02419
Пигментация семян	чёрные	светлые
Пигментация цветка	пурпурный	белый
Тип семян	<i>desi</i>	<i>kabuli</i>
Высота растений	средние	высокие
Тип куста	полуштамбовый	штамбовый
Период вегетации	среднеспелый	позднеспелый

Пигментация семян. В поколении F_3 из 9-и пигментированных семей в 8-и (C41, C45, C48, C53, C54, C55, C66, C67) отмечены расщепления с формированием чёрного, коричневого, комбинированного и светлого пигментов. В семье C59 расщепление не отмечено, все семена были коричневыми (рис.1). В популяции F_4 из 24-х пигментированных семей в 14-ти отмечены расщепления на пигменты предыдущего поколения, а также выявлены светло-жёлтые, оранжевые и коричневые пигменты с красным оттенком. У остальных 10-ти семей расщепления не обнаружены – семена коричневые с оттенком или без него (рис.2). В обоих поколениях расщепление по пигменту разделялось на 2 или 3 класса в различных соотношениях. Во всех семьях преобладали пигментированные семена, при наличии или отсутствии светлых семян. Таким образом, в F_4 -поколении увеличивается число семей, гомозиготных по пигменту.



Рис.1. Расщепление по пигментации семян в популяции F_3 нута.



Рис.2. Характер расщепления по пигментации семян в популяции F_4 .

Все семьи в поколении F_4 , полученные от светлосемянных отборов, образованных при расщеплении F_2 -поколения, являются светлосемянными. Семьи, полученные от светлосемянных отборов, при расщеплении в F_3 -поколении были светлыми или светлыми с оранжевым оттенком.

Тип семян. В пигментированных семьях F_3 -поколения преобладали типы *desi* и *gulabi*. Так, по этим типам обнаружены расщепления в семьях C41, C48, C55, C59, C69, в то время как в семьях C45, C53, C54, C66, C67 расщепления не выявлены либо они проходили по типу *desi* или *gulabi*. В F_4 поколении все с/с семьи, включительно с оранжевым оттенком, были *gulabi*- или *kabuli*-типа и не расщеплялись. Две семьи со светло-кофейными семенами характеризовались гороховидным типом, в третьей – выявлено расщепление в соотношении 12 *gulabi*:1 *desi*. В пигментированных семьях F_4 -поколения преобладал гороховидный тип, в семье C155 отмечен *desi*-тип, в семьях C188 и C189 – промежуточный между *gulabi*- и *kabuli*-типом. В F_4 -поколении преобладал промежуточный (*gulabi*) тип семян. В данном случае наследование и изменчивость по пигментации и типу семян согласуются с данными, опубликованными Cowda C.L.L. и др. [8].

Размер семян (масса 100 семян) является одним из немногих количественных признаков, который отличается низкой вариабельностью и имеет качественный характер (мелкие, средние, крупные семена). Анализ гибридного материала семей показал, что изменчивость признака в пигментированных семьях более высокая, чем в светлосемянных (табл.2), из чего следует полагать, что гетерозиготность по пигментации семян прямо или косвенно сопряжена с изменчивостью признака *масса 100 семян*. Учитывая, что опыт проводился в одинаковых условиях, варьирование признака обусловлено в значительной степени наследственными факторами. Анализ средних значений в 4-х группах не выявил существенных различий между ними (табл.2), и они близки к размеру семян родительской формы MDI 02432 с меньшим значением признака.

Таблица 2

Варьирование признака *масса 100 семян* в F₃ и F₄ популяциях*

Популяция	Диапазон варьирования	Ср. значение	CV,%
F ₃ (9 пигмент., 2 с/с.)	23,2 - 30,6	26,9	7,7
F ₄ с/п. (с/с.)	25,9 - 29,6	27,4	3,8
F ₄ с/п. (с/с. /ор.)	26,0 - 28,9	27,4	3,9
F ₄ с/п. (пигмент.)	23,4 - 32,2	27,6	9,5

*масса 100 семян у родительских форм MDI0432 27,5±0,5 г; MDI02419 30,5±0,6 г

Высота растений – количественный признак, на проявление которого в значительной степени влияют условия окружающей среды. Однако признак имеет и качественную составляющую. Так, в коллекционном материале нута, состоящем из 96-ти генотипов, высота растений в оптимальных условиях изменялась в пределах от 20 до 70 см. По результатам анализа (табл.3) отмечено более высокое варьирование этого признака в 3-х группах гибридного материала по отношению к родительским генотипам. Варьирование признака в светлосемянных семьях соразмерно с его показателями у родительских форм (табл.3). Средние значения признака в обоих поколениях характеризовались как промежуточные между родительскими формами. В F₃-популяции отмечен уклон к родительской форме MDI 02432, а в F₄-субпопуляции (с/с.) – к родительской форме MDI 02419.

Таблица 3

Варьирование признака *высота растений* в F₃ и F₄ популяциях

Родительские формы F-популяции	Диапазон варьирования	Среднее значение	CV,%
MDI 02432	30,0 - 34,8	31,8	5,3
MDI 02419	38,5 - 43,1	40,7	4,8
F ₃ (9 пигмент., 2 с/с.)	29,5 - 40,9	34,4	12,0
F ₄ с/п. (с/с.)	33,5 - 41,0	37,9	5,7
F ₄ с/п. (с/с. /ор.)	30,5 - 43,7	36,3	12,2
F ₄ с/п. (пигмент.)	29,5 - 45,6	35,4	13,3

Средние значения признаков *масса 100 семян* и *высота растений*, а также вариабельность последнего согласуются с данными Salimath P.M., Patil S.S. [20], однако в наших исследованиях наблюдалась более низкая изменчивость значений параметра *масса 100 семян*. Данные о наследовании этого показателя согласуются с результатами, полученными другими авторами [3,12,19,22].

Анализ продуктивности выявил значительную ее вариабельность, которая была также сопряжена с варьированием всхожести и количеством продуктивных растений к этапу созревания. В F₃-поколении наиболее продуктивными семьями оказались C45, C48, C53 (расщепляющиеся по пигменту), в поколении F₄ – C72, C80, C105 (светлосемянные), которые существенно не отличались от сортов *Botna* или *Ichel* в плане высокой всхожести и количества растений к уборочной. Кроме того, 15 семей (C76, C90, C92, C94, C103, C118, C119, C127, C129, C132, C138, C152, C156, C185, C187) характеризовались высокой продуктивностью, но имели более низкую всхожесть, чем отмеченные выше сорта.

Период цветения. Установлено, что популяции F_3 и F_4 отличались по степени вариации данного признака. В F_3 -популяции и F_4 -с/популяции (пигментированной) отмечено перекрытие родительских форм на 1-2 дня в начале и по окончании периода цветения (табл.4). В F_4 -с/популяции (с/с и с/с/ор.) обнаружено увеличение показателей признака на 5 дней (окончание цветения) по отношению к родительской форме MDI 02419 (табл.4). Характер наследования периода цветения исследованного материала согласуется с известным аддитивно-аддитивным типом [1].

Таблица 4

**Периоды цветения и созревания родительских форм
и гибридного материала F_3 - и F_4 -популяций**

Родительские формы F-популяции	Период цветения	Родительские формы F-популяции	Период созревания
MDI 02432	с 1-2 по 17-18.06	MDI 02432	13 - 14.07
MDI 02419	с 3 по 19-20.06	MDI 02419	19 - 21.07
F_3 (9 пигмент., 2 с/с.)	с 30.05-3.06 по 15-21.06	F_3	9 - 20.07
F_4 с/п. (с/с., с/с./ ор.)	с 3-4 по 20-25.06	F_4 с/п. (св. , св./ ор.)	18 - 22.07
F_4 с/п. (пигмент.)	с 30.05-4.06 по 16-22.06	F_4 с/п. (пигмент.)	8 - 20.07

Период созревания. Анализ данного показателя в гибридных популяциях выявил более высокое варьирование по сравнению с периодом цветения. В F_3 -популяции и F_4 -с/популяции (пигментированной) отмечен значительный диапазон изменчивости признака с 8-9 по 20 июля (табл.4) и несколько более сжатый по срокам в F_4 -с/популяции (св. и св./ор.) – 18-22 июля. При сравнении периода созревания пигментированного гибридного материала с родительскими формами определённый сдвиг наблюдался в направлении более раннего созревания. Необходимо также отметить, что продолжительность вегетационного периода у нута находится в прямой корреляции с размерами семян генотипов.

Так, в F_3 -популяции коэффициент корреляция (r) между указанными выше признаками составил 0,53, а в F_4 -с/популяции (пигментированной) – 0,66. Продолжительность вегетационного периода у родительских форм MDI 02432 равнялась 84 дням, MDI 02419 – 89 дням, а у гибридного материала варьировала от 76-77 дней у C181, C67, C68 и до 90 дней у C83, C101, C103. При анализе F_3 - и F_4 -поколений гибридной комбинации ♀MDI0432×♂MDI02419 по изученным признакам выявлена определённая изменчивость и гетерогенность гибридного материала.

Выводы

1. По признакам типа и пигментации семян в F_3 -поколении выявлена более высокая гетерогенность, чем в F_4 -поколении.
2. Отмечена более значительная вариабельность признака *масса 100 семян* в пигментированном гибридном материале, а характер наследования этого показателя приближался по значению к родительской форме.
3. Выявлен промежуточный характер наследования признака *высота растений* в обоих поколениях.
4. Период созревания в пигментированных семьях оказался более вариабельным, чем в светлосемянных, а наследование признака проходило в направлении более раннего созревания.
5. Установлена средняя корреляционная связь между признаками *масса 100 семян* и *продолжительность вегетационного периода*.

Библиография:

1. ANBESSA, Y., WARKENTIN, T., VANDERBERG, A. and BALL R. Inheritance of time to flowering in chickpea in a short-season temperature environment. In: *Heredity*. 2006, vol. 97, no.1, p.55-61.
2. ARGIKAR, G.P., D'CRUZ, R.D. Inheritance of foliage cotyledon and testa colour in Cicer. In: *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 1962, vol. 22, no.3, p.241-243.
3. ATHWAL, D.S., SANDRA, G.S. Inheritance of seed size and seed number per pod in Cicer. In: *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 1967, vol.27, p.21-33.

4. AZIZ, M.A., SHAH, S., ASGHAR, M. Inheritance studies in Pulses. I. Seed color inheritance in gram (*Cicer arietinum* L.). In: *Proc. Pak. Sci. Conf.* 1960, vol.12, p.72-73.
5. BALASUBRAMANIAN, R. Inheritance of characters in gram. Foliage colour and rough seed-coat. In: *Madras Agricultural Journal*. 1937, vol.25, p.207-208.
6. BALASUBRAMANIAN, R. Inheritance of seed-coat colour in gram. In: *Indian J. Agric. Sci.* 1952, vol. 21, p.239-243.
7. BRAR, H.S., ATHWAL, D.S. Identification of gene controlling seed colour in *Cicer arietinum* L. In: *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 1970, vol.30, no.3, p.690-703.
8. COWDA, C.L.L., RAO, B.V., CHOPRA, S. Utility of desi×kabuli crosses in chickpea improvement. In: *International Chickpea Newsletter*. 1987, vol.15, p.4-6.
9. D'CRUZ, R., TENDULKAR, A.V. Genetics studies in Bengal gram (*Cicer arietinum* L.) Double pod ×White flowered gram. II. In: *Research Journal of Mahatma Phule Krishi Vidyapeeth, Rahuri, India*. 1970, vol.1, p.121-127.
10. GIRASE, V.S. and DESHMUKH, R.B. Gene action for yield and its components in chickpea. In: *Indian J. Genetics and Plant Breeding*. 2000, v.60, no.2, p.185-189.
11. HOSSAIN, S., FORD, R., MCNEIL, D., PITTOCK, C., PANOZZO, J. F. Development of selection tool for seed shape and QTL analysis of seed shape with other morphological traits for selective breeding in chickpea. In: *Australian Journal Crop Science*. 2010, vol.4, no.4, p.278-288.
12. HOSSAIN, S., FORD, R., MCNEIL, D., PITTOCK, C., PANOZZO J. F. Inheritance of seed size in chickpea (*Cicer arietinum* L.) and identification of QTL based in 100-seed weight and seed size index. In: *Australian Journal Crop Science*. 2010, vol.4, nr.2, p.126-135.
13. <http://faostat.fao.org/default.aspx>
14. KATERJI, N., VAN HOORN, J.W., HAMDY, A. et al. Response to soil salinity of two chickpea varieties differing in drought tolerance. In: *Agricultural Water Management*. 2001, vol.50, no.2, p.83-96.
15. MEENA, H. S., KUMAR, J., YADAV, S.S. Inheritance of seed colour in chickpea (*Cicer arietinum*). In: *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2004, vol.62, no.2, p.151-152.
16. MORE, D. C., D'CRUZ, R. Genetics studies in Bengal gram (*Cicer arietinum* L.) V.D.-70-10 crossed with white flowered white grained-II. In: *Maharashtra Agric. Univ.* 1976, vol.1, p.11-14.
17. NIKNEJAD, M., KHOSH-KHUI, M. The relationship of seed color inheritance to flower color in chickpeas. In: *J. Heredity*. 1972, vol.63, p.155-156.
18. PHADNIS, B.A. Inheritance of evenness of seed surface in Bengal gram (*Cicer arietinum* L.). In: *Nagpur Agric. Coll. Mag.* 1977, vol.49, p.1-6.
19. RASTOGI, K.B. Genetic analysis of seed size in chickpea. In: *Ind. J. Agric. Sci.* 1979, vol.49, p.42-44.
20. SALIMATH, P.M., PATIL, S.S. Genetic study in F₃ and F₄ generations of chickpea. In: *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 1990, vol.50, no.4, p.378-381.
21. SAXENA, N.P. Status of chickpea in the Mediterranean basin. In: Present and future prospects of chickpea crop production and improvement in the Mediterranean countries. In: *Option Mediterraneennes*. 1990, vol.9, Ser.A, p.17-24.
22. SHARMA, S., UPADHYAYA, H.D., COWDA, C.L. L., KUMAR, S., SINGH, S. Genetic analysis for seed size in three crosses of chickpea (*Cicer arietinum* L.). In: *Can. J. Plant Sci.* 2013, vol.93, no.3, p.387-395.
23. ДОСПЕХОВ, Б.А. *Методика полевого опыта*. Москва: Колос, 1968. 335 с.
24. КРИВЧЕНКО, В.И., ФАДЕЕВА, Т.С., БУРЕНИН, В.И. *Генетика культурных растений: зернобобовые, овощные, бахчевые*. Л: Агропромиздат, 1990. 287 с.
25. СОБОЛЕВ, Н.А. *Генетика зерновых бобовых культур*. Орёл: Труд, 1972. 166 с.

Prezentat la 16.09.2013