

Амплитуда изменчивости фотопериодической реакции генотипов гуара (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) разного географического происхождения

С.Б. Теплякова¹✉, В.А. Волков¹, Е.А. Дзюбенко¹, Е.К. Потокина^{1, 2}

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

² Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

✉ e-mail: serafima.teplyakova@mail.ru

Интродукция новой бобовой культуры гуар на территорию Российской Федерации имеет большое практическое значение, так как обеспечивает импортозамещение гуаровой камеди – растительного сырья, используемого для целей пищевой, газо- и нефтедобывающей промышленности. Основная проблема при возделывании гуара в южных регионах РФ – потребность культуры в коротком фотопериоде. Увеличенная продолжительность светового дня препятствует своевременному переходу гуара к цветению, что резко сказывается на его продуктивности. В проведенном исследовании 192 генотипа гуара из коллекции ВИР испытывались на скорость перехода к цветению на экстремально длинном для культуры гуара фотопериоде (18.2–18.9 ч) в условиях теплицы Пушкинского филиала ВИР (Санкт-Петербург). Параллельно оценивалась скороспелость этих же генотипов в условиях поля Кубанского филиала ВИР (Краснодарский край). Среди испытываемой выборки были выявлены как генотипы со слабой фотопериодической чувствительностью (они же и более скороспелые в условиях Краснодарского края), так и сильно чувствительные к фотопериоду. Установлено, что у одного и того же растения гуара пороговый фотопериод, инициирующий образование бутонов, может не совпадать с критическим фотопериодом, необходимым для их распускания (собственно цветения). Наблюдаемый факт подтверждает выдвинутую ранее гипотезу о двуступенчатом запуске программы цветения у гуара, согласно которой бутонизация и собственно цветение контролируются независимыми генными системами. По результатам экспериментов, в успешной селекции гуара на скороспелость решающую роль играет именно первая генная система, контролирующая запуск бутонизации в ответ на критический фотопериод. На отсрочку даты начала цветения у гуара может влиять еще одна гипотетическая генная система, которая определяет скорость вегетативного развития конкретного генотипа, измеряемую как количество дней от всходов до появления первого настоящего листа, и не зависит от фотопериода. Таким образом, фотопериодическая чувствительность у гуара является лишь одним из факторов, определяющих скорость перехода растения к цветению, и ее не следует оценивать по признаку «всходы–цветение», распространенному в растениеводческой практике. Результаты проведенного исследования показывают, что, хотя фотопериодическая чувствительность гуара ограничивает диапазон географических широт, в котором эта культура может успешно выращиваться, есть реальная возможность преодолеть указанное ограничение, отбирая и размножая соответствующие генотипы из имеющегося огромного генетического разнообразия культуры. Ключевые слова: *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.; гуар; фотопериодическая чувствительность; сроки бутонизации; сроки цветения.

Для цитирования: Теплякова С.Б., Волков В.А., Дзюбенко Е.А., Потокина Е.К. Амплитуда изменчивости фотопериодической реакции генотипов гуара (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) разного географического происхождения. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(6):730-737. DOI 10.18699/VJ19.547

Variability of the photoperiod response in guar (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) genotypes of different geographic origin

S.B. Teplyakova¹✉, V.A. Volkov¹, E.A. Dzyubenko¹, E.K. Potokina^{1, 2}

¹ Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

² St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

✉ e-mail: serafima.teplyakova@mail.ru

The introduction of the new legume crop guar is of great practical importance for Russia, since it serves as a source of valuable vegetable raw material, guar gum, used for the food, gas and oil industry. The main problem with guar cultivation in the southern regions of the Russian Federation is that this plant should be grown under a short photoperiod. Prolonged daylight exposure is an obstacle to the timely transition of guar to flowering, which dramatically

affects its productivity. In the study, 192 guar genotypes from the VIR collection were tested for the speed of transition to flowering on an extremely long photoperiod (18.2–18.9 h) in the greenhouse of the Pushkin experimental station of VIR (St. Petersburg). At the same time, the earliness of maturation of the same genotypes was estimated under the field conditions in the Kuban experimental station of VIR (Krasnodar area). Among the samples tested, genotypes with weak photoperiodic sensitivity (which were also early matured under the conditions of Krasnodar), as well as the highly photoperiod-sensitive genotypes were identified. It has been established that, for the same guar plant, the critical photoperiod initiating the formation of buds may not coincide with the critical photoperiod required for their flushing (i. e. flowering *per se*). The observed fact confirms the hypothesis reported earlier about a two-stage launch of the flowering program in guar, according to which budding and flowering itself are controlled by independent gene systems. According to our results, the successful breeding of early mature guar varieties ultimately depends on the first gene system that controls the initiation of budding in response to a critical photoperiod. According to the results obtained, another still hypothetical gene system can influence the dates of guar flowering, which determines the speed of vegetative development of a specific genotype, measured as the number of days from germination to the appearance of the first true leaf. Thus, sensitivity to photoperiod in guar is only one of several factors that determine the speed of a plant's transition to flowering, and it should not be assessed on the basis of the length of the period from germination to flowering, which is common in breeding practice. The results of the study show that, although the photoperiod sensitivity of guar limits the range of geographic latitudes in which the legume crop can be successfully grown, there is a real opportunity to overcome this limitation by selecting and propagating photoperiod-insensitive genotypes from the enormous genetic diversity of this species.

Key words: *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.; guar; photoperiod; bud formation; initiation of flowering.

For citation: Teplyakova S.B., Volkov V.A., Dzyubenko E.A., Potokina E.K. Variability of the photoperiod response in guar (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) genotypes of different geographic origin. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(6):730-737. DOI 10.18699/VJ19.547 (in Russian)

Введение

Гуар *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub. – однолетнее бобовое растение, традиционно возделывается в Индии и Пакистане как кормовая и овощная культура, а также используется как зеленое удобрение (Kuravadi et al., 2012). Повышенный интерес к гуару во всем мире в последние годы объясняется высоким содержанием в его семенах полисахарида галактоманнана, способного при низких концентрациях гидратироваться в холодной воде с образованием вязкого коллоидного раствора – гуаровой камеди, которая применяется в качестве загустителя и стабилизатора в пищевой, газовой и нефтяной промышленности. Различные отрасли экономики России ежегодно испытывают потребность не менее чем в 15 тыс. т гуаровой камеди. В настоящее время она восполняется исключительно за счет импорта. В этой связи интродукция сельскохозяйственной культуры гуара, создание новых сортов, биологическое испытание их в разных регионах Российской Федерации являются актуальной и востребованной темой (Старцев и др., 2017).

Несмотря на то что экологический оптимум гуара соответствует условиям аридной климатической зоны северо-запада Индии (~27° с. ш.), не раз предпринимались попытки интродуцировать эту культуру в более высокие широты: в южные штаты США – Техас (~29° с. ш.), Аризону (~34° с. ш.), Оклахому (~35° с. ш.) (Lubbers, 1987), в южные районы Италии (~39° с. ш.) (Gresta et al., 2018). Главное препятствие для успешного возделывания гуара в странах умеренных широт – слишком растянутый период вегетации растений, из-за чего уборка затягивается до наступления осенних дождей, что негативно сказывается на урожае. Так, сравнительное изучение длины вегетационного периода у 68 генотипов гуара разного географического происхождения (Индия, Пакистан, США, Австралия) в условиях южной Италии показало, что этот признак варьировал от 155–163 дней у самых скороспелых сортов

до 175–184 дней у самых позднеспелых. Генотипы гуара заканчивали вегетацию с середины октября до начала ноября, из чего был сделан вывод о том, что скороспелость является ключевым селекционным признаком для гуара при возделывании в европейских странах Средиземноморского региона (Gresta et al., 2018).

Продолжительность вегетационного периода и, следовательно, скороспелость в первую очередь определяются фотопериодической чувствительностью (ФПЧ) растения. Гуар – растение короткого фотопериода (Lubbers, 1987). Длина светового дня в период его вегетации в провинции массового возделывания этой культуры Джодхпур (Индия) варьирует от 12.7 до 13.8 ч. В Краснодарском крае, куда предпринимается попытки интродуцировать гуар, длина светового дня в мае–июне варьирует в пределах 14.3–15.6 ч. Между тем критическая длина фотопериода у разных сортов гуара меняется от 12–13 до 13–15 ч. При более длинном световом дне растения переходят к цветению с сильной задержкой, хотя встречаются и генотипы, слабочувствительные к фотопериоду (Lubbers, 1987). Отбор таких генотипов из всего доступного для селекции генетического разнообразия может решить проблему успешной интродукции гуара в умеренные широты, подобно тому как отбор генотипов сои (*Glycine max* (L.) Merrill) со слабой ФПЧ позволил расширить ареал этой короткодневной бобовой культуры от тропиков до 50-й параллели северной широты (Watanabe et al., 2012).

На сегодняшний день в коллекции генетических ресурсов ВИР представлены 115 жизнеспособных образцов гуара различного происхождения, эта коллекция единственная в России. По репрезентативности генетического разнообразия гуара она сравнима с коллекциями США и Индии. Большинство образцов родом из Индии, 4 образца из Пакистана, 6 образцов из Австралии, 4 из США, 1 образец был получен из Великобритании. В коллекции

имеются как селекционные сорта, так и местные стародавние, возделываемые фермерами Индии. Присутствуют сорта гуара овощного, кормового и зернового назначения. Пятнадцать образцов гуара – новые селекционные сорта и линии отечественной селекции последних лет, созданные в ответ на запросы российской нефтегазовой отрасли для решения проблем импортозамещения гуаровой камеди, используемой при нефте- и газодобыче.

Располагая коллекционным материалом генетических ресурсов гуара, мы провели исследование амплитуды изменчивости фотопериодической реакции этой новой культуры на материале образцов разного географического происхождения, выращивая их на провокационно длинном фотопериоде, с целью получить представление об изменчивости скорости развития и сроков перехода к цветению гуара на длинном дне.

Материалы и методы

Объектом исследования послужили 192 генотипа, отобранных в ходе изучения коллекции гуара в Кубанском филиале ВИР в 2017 г. Генотипы выделяли по принципу наиболее контрастного проявления морфологических признаков (дата начала цветения, дата созревания бобов, высота растений, число базальных побегов, устойчивость к болезням), а также происхождения образца. В выборке представлены как местные сорта из Индии, так и хорошо известные сорта американской селекции (Kinman, Lewis, Santa Cruse). Отобранные 192 растения отмечали этикетками, семена с каждого из растений собирали индивидуально. Часть семян потомства каждого растения использовали для полевого эксперимента следующего года в Кубанском филиале ВИР (Краснодарский край), другую часть – для вегетационного эксперимента в условиях теплицы Пушкинского филиала ВИР (Ленинградская область).

Согласно опубликованным данным (Lubbers, 1987), чем более провокационным является фон, на котором изучают фотопериодическую реакцию сортов гуара, тем более широкую амплитуду изменчивости ФПЧ можно наблюдать среди исследуемых генотипов и тем больше вероятность разделить выборку на группы, контрастно различающиеся по ФПЧ. Испытания ФПЧ 192 линий гуара проводили в 2018 г. в условиях теплицы в Пушкинском филиале ВИР, на естественном для широты Ленинградской области и экстремально длинном для культуры гуара фотопериоде – 18,2–18,9 ч (май–июнь), при средней дневной температуре +27 °С и ночной температуре +18,0 °С. Каждую из 192 линий гуара высевали в эксперименте в двух сосудах, по 4 растения в каждом (т. е. 8 растений на линию). Для всех растений в эксперименте индивидуально отмечали дату появления всходов, дату появления первого настоящего листа, дату появления первого бутона, дату распускания первого бутона (собственно цветение).

Поскольку для каждой линии гуара, представленной в эксперименте с ФПЧ, фенотипические данные были получены в нескольких независимых повторностях, представлялась возможность оценить долю генотипической изменчивости в наблюдаемой изменчивости признаков и рассчитать коэффициент наследуемости в широком смысле (broad sense heritability, h^2). Коэффициент наследуемости рассчитывали с использованием результатов

однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), как предложено в работе (See et al., 2002):

$$h^2 = \frac{(\text{entry MS} - \text{error MS})/\tau}{\text{error MS} + (\text{entry MS} - \text{error MS})/\tau}$$

где entry MS – усредненная дисперсия, обусловленная генотипом линий; error MS – случайная дисперсия; τ – число независимых повторов эксперимента.

Дисперсионный анализ (ANOVA) и иную статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica 12.

Для сопоставления изменчивости ФПЧ исследуемых генотипов с их скороспелостью в полевых условиях, в Кубанском филиале ВИР были высеяны семена тех же 192 линий. Каждую линию высевали рядками длиной 2 м, по 50 семян на линию. По окончании вегетации (спустя 147 дней после даты посева) с каждой линии было отобрано по 10 растений, для которых подсчитано общее число бобов на растении и процентное содержание созревших бобов, которое рассматривалось как показатель скороспелости конкретной линии.

Результаты

В мае 2018 г. 192 испытываемые линии гуара были высеяны в условиях теплицы в Пушкинском филиале ВИР при длине светового дня 18,2 ч и одновременно высеяны в поле в Кубанском филиале ВИР, длина светового дня 15,4 ч. Единичные растения в условиях эксперимента в Пушкинском филиале ВИР завязали бобы, не образовав ни одного зрелого семени. Со всех растений, выращенных в условиях Кубанского филиала, была получена полноценная семенная репродукция.

В Пушкинском филиале ВИР 14 из 192 линий были исключены из эксперимента по причине сильного заражения фузариозом уже на стадии всходов. Двенадцать из оставшихся 178 линий гуара в условиях длинного фотопериода не перешли к генеративной стадии, не образовав даже бутонов. Остальные 166 линий были представлены 664 растениями, число растений на линию варьировало от 2 до 8, в среднем по 4 растения на линию, что объяснялось частичной гибелью всходов.

В более ранних исследованиях отмечается, что оценивать фотопериодическую реакцию гуара по признаку «продолжительность периода всходы – начало цветения» не вполне оправданно. Фотопериодическая чувствительность – лишь один из факторов, определяющих скорость перехода растения к цветению. Так, например, дата разворачивания первого настоящего листа у гуара может достоверно варьировать между генотипами, этот признак существенно влияет на сроки появления бутонов у разных генотипов, но никак не связан с их ФПЧ (Lubbers, 1987).

Установлено также, что генетический контроль перехода к генеративной фазе у гуара осуществляется двумя независимыми генными системами. Первая система генов запускает бутонизацию растения в ответ на достижение критического фотопериода, вторая – определяет продолжительность периода от бутонизации до собственно цветения. Эти две фазы развития гуара определяют, как быстро растение проходит стадии цветения, завязывания

бобов, созревания семян и завершения вегетации (Lubbers, 1987).

На основании ранее опубликованных данных в проведенном нами эксперименте была отдельно проанализирована изменчивость трех известных составляющих признака «продолжительность периода всходы – начало цветения», который потенциально может влиять на скорость созревания бобов (скороспелость) гуара. Конкретно: исследована продолжительность периодов: 1) от даты всходов до разворачивания первого настоящего листа; 2) от даты разворачивания первого настоящего листа до даты появления первого бутона (бутонизация) и 3) от даты появления первого бутона до даты распускания первого бутона (цветение).

Изменчивость периода

«всходы – первый настоящий лист»

Для большинства изученных линий продолжительность периода «всходы – первый настоящий лист» в выборке варьировала от 4 до 14 дней (рис. 1), хотя были обнаружены растения, развернувшие первый лист спустя 28–32 дня после всходов и затем благополучно перешедшие к фазе бутонизации и цветения. Для линий, представленных в эксперименте не менее чем тремя растениями, оценивали достоверность влияния генотипа на изменчивость анализируемого признака. По результатам дисперсионного анализа, влияние генотипа (линии) оказалось в высшей степени достоверным ($p < 10^{-6}$) (табл. 1).

Была предпринята также попытка рассчитать в исследуемой выборке долю изменчивости этого признака, обусловленной генетическими факторами (наследуемость в широком смысле). Для этого сравнивали величины дисперсии признака, обусловленной генотипом, и дисперсии ошибки (остаточная компонента) с учетом повторностей (See et al., 2002). Рассчитанный коэффициент наследуемости в широком смысле (h^2) составил 0.46. Таким образом, изменчивость продолжительности периода «всходы – первый настоящий лист» у гуара почти наполовину определяется генотипом.

Изменчивость периода «первый настоящий лист – бутонизация» и «бутонизация – собственно цветение»

Эксперимент по выращиванию гуара в теплице Пушкинского филиала ВИР проводился с мая по октябрь при фотопериоде, естественном для широты Ленинградской области. Была зафиксирована реакция разных генотипов этой короткодневной культуры на поступательное сокращение длины светового дня: от максимальной (~19 ч) в день летнего солнцестояния до относительно короткой

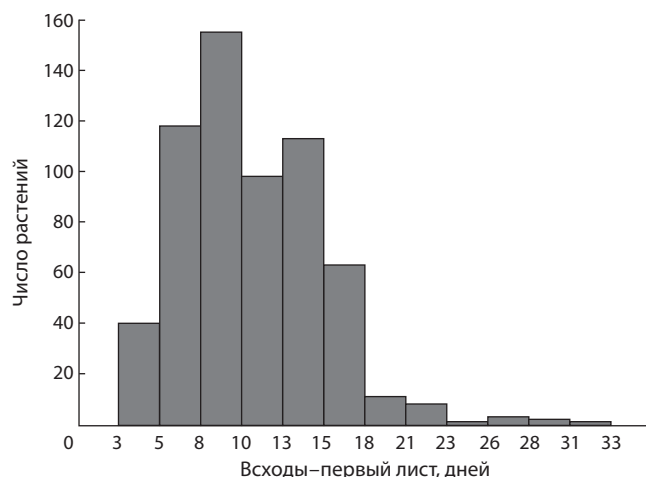


Рис. 1. Амплитуда изменчивости периода «всходы – первый настоящий лист» в выборке генотипов гуара разного географического происхождения из коллекции ВИР.

(11 ч) в первую декаду октября. Поскольку каждому генотипу гуара в эксперименте был необходим определенный критический фотопериод, запускающий переход к генеративной фазе, то по мере сокращения длины светового дня линии одна за одной переходили к цветению, как только фотопериод достигал определенного порогового уровня. Это позволило сгруппировать линии гуара со сходной ФПЧ. Так, по датам перехода к этапу бутонизации растения гуара разделились на «ранние» и «поздние», образовавшие первый бутон при длине светового дня 17–18 и 12–13 ч соответственно. Выделилась также промежуточная группа растений, у которых переход к бутонизации был зафиксирован при 15-часовом световом дне.

Для всех растений в эксперименте индивидуально отмечали не только дату появления первого бутона (бутонизацию), но и дату его распускания (собственно цветение), благодаря чему удалось выявить еще одну интересную закономерность. Среди генетического разнообразия гуара были обнаружены генотипы, которые перешли к собственно цветению без задержки (появившийся бутон распустился в течение 8 дней), и генотипы с отсроченным цветением (от момента появления бутона до его распускания проходило в среднем 35 дней, а в некоторых случаях цветение не наступало и после 75 дней).

Был отмечен еще один важный факт: на длинном дне растения могли иметь одинаково короткий временной промежуток между фазой первого листа и бутона (слабую ФПЧ), но при этом сильно различаться по продолжитель-

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа изменчивости периода «всходы – первый настоящий лист» среди линий гуара из коллекции ВИР

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Степени свободы	Дисперсия	F	Уровень значимости, <i>p</i>
Общий	64342.87	1	64342.87	4771.782	< 0.001
Фактор генотипа (линии)	6422.10	134	47.93	3.554	< 0.001
Остаточная компонента	6445.37	478	13.48		

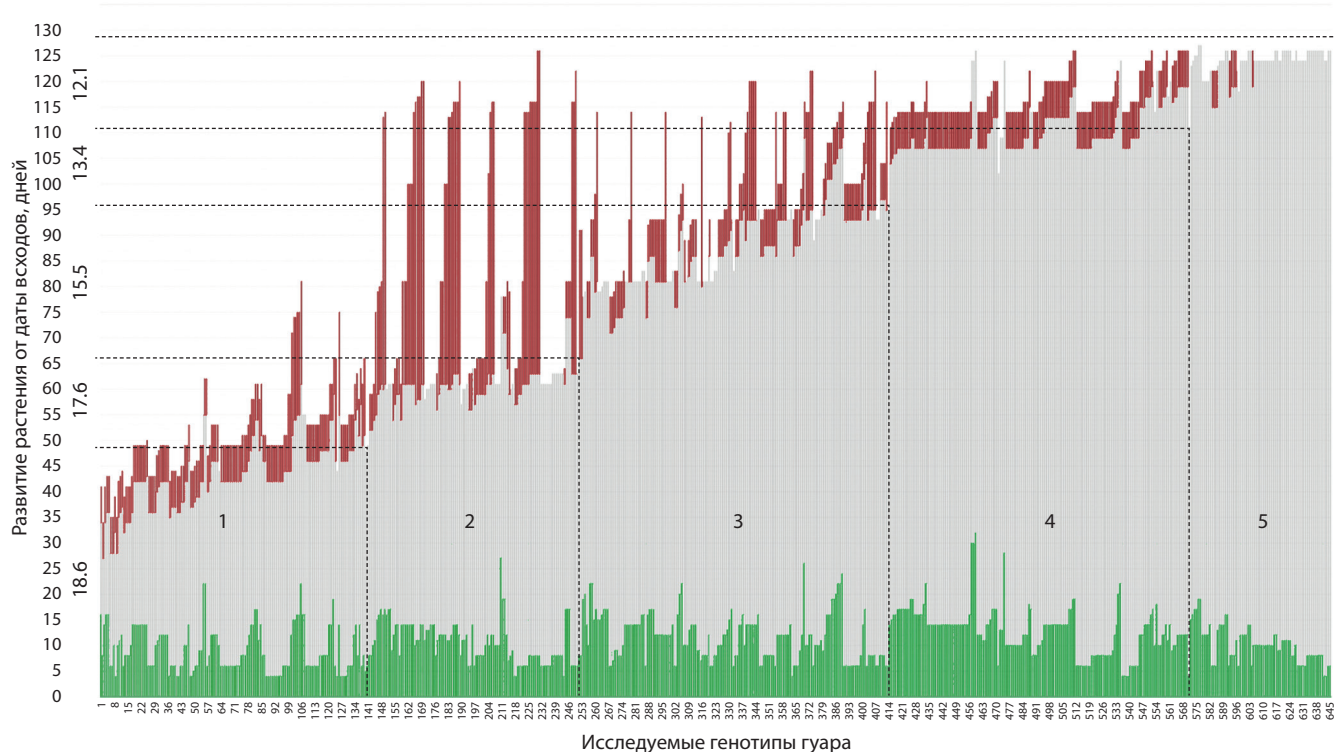


Рис. 2. Распределение растений гуара по группам 1–5 в зависимости от продолжительности этапов генеративного развития и чувствительности к фотопериоду.

Штриховая линия указывает границы групп (значения длины светового дня приведены для каждой группы). Зеленым цветом для каждого образца отмечен период развития от всходов до появления первого настоящего листа, серым – период от появления первого настоящего листа до формирования бутона, красным – период от формирования бутона до его распускания.

Таблица 2. Описание скорости развития и критической длины светового дня, необходимой для запуска бутонизации и цветения линий гуара с разной ФПЧ

Группа гуара по ФПЧ	Бутонизация			Цветение				
	Критический фотопериод, ч	Первый лист – бутон, дней		Критический фотопериод, ч	Бутонизация – цветение, дней			
		среднее	минимальное	максимальное	среднее*	минимальное	максимальное	
1	18.6	34 ± 0.5	18	42	17.8	8 ± 0.9	5	20
2	17.6	50 ± 0.4	43	58	13.5	35 ± 2.3	7	75/∞**
3	15.5	76 ± 0.6	59	89	14.0	16 ± 0.7	7	35/∞**
4	13.4	97 ± 0.4	90	106	12.7	7 ± 0.0	7	7
5	12.1	113 ± 0.5	107	120	< 11	∞**	∞**	∞**

* Среднее рассчитано для растений, перешедших к цветению.

** ∞ – в течение периода выращивания растений не было зафиксировано перехода к цветению.

ности периода «всходы – появление первого настоящего листа», что существенно повлияло на дату цветения как таковую. Таким образом, из-за задержки вегетативного развития растения могут поздно переходить к бутонизации и, как следствие, могут быть ошибочно классифицированы как сильночувствительные к фотопериоду.

В условиях экстремально длинного фотопериода к генеративной фазе перешли 650 растений (рис. 2). На рис. 2 они расположены в порядке увеличения временного промежутка между появлением первого настоящего листа

и образованием первого бутона. Этот признак рассматривался в нашем эксперименте в качестве наиболее точного показателя ФПЧ. Одновременно для всех растений отмечена продолжительность периода «всходы – первый лист» и «бутонизация – цветение». Такое ранжирование позволило условно разделить всю выборку на пять групп.

Генотипы гуара первой группы, с самой слабой ФПЧ, без задержек переходят к образованию бутонов на фотопериоде 18.6 ч. Условно их можно назвать «ранними»: от первого листа до бутонизации проходит в среднем 34 дня

(табл. 2), цветение начинается вскоре после образования бутонов – в среднем через 8 дней. Это означает, что для запуска бутонизации и собственно цветения требуется примерно один и тот же пороговый фотопериод.

Во вторую группу вошли «полуранние» генотипы, перешедшие к фазе бутонизации при непрерывной суточной освещенности не более 17.6 ч. Характерной особенностью этой группы является отсроченное цветение. У большинства растений бутон, сформировавшийся в ответ на сокращение фотопериода до 17.6 ч, раскрылся только спустя 35–40 дней, когда длина светового дня сократилась до 12.6 ч. Некоторые растения вообще не перешли к собственно цветению, «замерев» на стадии бутонизации. Тем не менее средний временной промежуток между разворачиванием первого листа и появлением бутона у этих генотипов составил всего 50 дней.

Генотипы очень неоднородной третьей группы образовали бутоны при фотопериоде 15.5 ч, спустя 76 дней после разворачивания первого листа. Неоднородность группы заключалась в том, что часть растений перешла к цветению вскоре после бутонизации (через 7–10 дней), тогда как для другой части фотопериода в 15.5 ч оказалось достаточно для образования бутонов, но запуск собственно цветения произошел, когда длина дня сократилась до 12 ч. Выявлены также генотипы, образующие бутоны при продолжительности фотопериода 15.5 ч, но не перешедшие к цветению.

Четвертая группа «поздних» генотипов оказалась однородной по своему составу. Растения перешли к бутонизации, когда длина светового дня достигла 13.4 ч, при этом временной промежуток между датами разворачивания первого листа и появления бутона составил в среднем 97 дней. Такая же длина фотопериода оказалась пороговой для запуска собственно цветения. В результате практически у всех растений этой группы распускание бутонов наблюдалось в течение недели после их образования.

Пятая группа «очень поздних» генотипов образовала бутоны спустя примерно 113 дней после того, как развернулся первый настоящий лист. Критический фотопериод для появления бутонов составил 12.1 ч. Собственно цветения для большинства растений этой группы не зафиксировано.

Корреляция фотопериодической реакции линий гуара с их скороспелостью в полевых условиях

Линии, ФПЧ которых испытывались в условиях теплицы Пушкинского филиала ВИР на экстремально длинном дне, были изучены нами также в полевых условиях Кубанского филиала ВИР. По окончании полевого сезона, т. е. спустя 147 дней после даты посева, для 10 растений каждой линии были получены данные о проценте вызревших бобов, рассматривавшиеся в качестве показателя скороспелости линий гуара. Поскольку каждая линия была отнесена к одной из пяти групп, отличавшихся по ФПЧ, мы имели возможность оценить достоверность разницы по скорости созревания линий гуара с различной фотопериодической реакцией.

Установлено, что «поздние» и сильночувствительные к ФПЧ линии четвертой и пятой группы достоверно являются

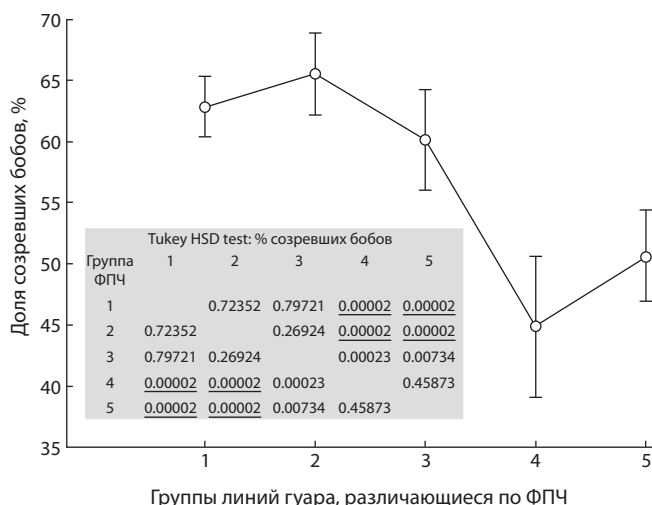


Рис. 3. Различная скороспелость генотипов гуара на Кубанском филиале ВИР в зависимости от их принадлежности к группам 1–5, зарегистрированной на Пушкинском филиале ВИР (см. рис. 2).

самыми позднеспелыми и в условиях Краснодарского края (рис. 3). Почти половина бобов таких растений не созревает к моменту уборки. Вероятной причиной тому может служить критическая для этих групп длина светового дня (12–13 ч), которая не достигается в период вегетации гуара в условиях Краснодарского края (14.3–15.4 ч в мае, 15.4–15.6 ч в июне, 14.7–15.6 ч в июле, <https://voshod-solnca.ru>). Линии трех первых групп, которым для запуска генеративной фазы требуется фотопериод не более 15.5 ч, в условиях Краснодарского края массово переходят к цветению в конце июня, когда устанавливается такая продолжительность светового дня.

Обсуждение

На сегодняшний день подробному описанию ФПЧ гуара и вопросам генетического контроля этого признака посвящена единственная монография Е. Lubbers (1987). В ней описаны результаты экспериментов с 330 генотипами гуара, проводившихся в 1982–1983 гг. в пяти географических пунктах США (штаты Аризона, Канзас и Техас), а также результаты испытания шести сортов гуара при разной длине дня в условиях фитотрона. Установлено, что в зависимости от генотипа критическая продолжительность светового дня, запускающая переход к цветению у гуара, колеблется от 12 до 15 ч. Примечательно, что среди шести испытанных на разном фотопериоде сортов обнаружен нечувствительный к длине дня генотип – сорт Mills, который успешно переходил к цветению при длине дня 12, 13, 14 и 15 ч.

В экспериментах Е. Lubbers по скрещиванию гуара с контрастной ФПЧ характер расщепления потомства свидетельствовал о наличии двух генов, контролирующих период «первый настоящий лист – бутонизация», и двух-трех генов, определяющих сроки распускания бутонов в ответ на фотопериод. Наши результаты подтверждают гипотезу о двух независимых генных системах, контролирующих образование бутонов и собственно цветение (Lubbers, 1987).

Можно предположить, что в нашем эксперименте «ранние» и «поздние» растения гуара (группы 1, 2 и 4, 5 соответственно) имели альтернативные аллели генов первой системы, отвечающей за формирование бутонов в зависимости от длины дня. Контрастные аллели генов второй системы, возможно, присутствовали у растений групп 1, 4 и 2, 5. Представители групп 1 и 4 перешли к цветению безотносительно к длине дня, а групп 2 и 5 – только в ответ на пороговый фотопериод. Таким образом, вполне вероятно, что у гуара рецепция длины светового дня, регулирующая переход к цветению, происходит дважды.

Комбинация аллелей этих двух генных систем объясняет все разнообразие сроков начала и прохождения генеративной фазы, наблюдаемое у линий гуара при выращивании в условиях необычной для культуры длины дня. Так, растения групп 1 и 4 одинаково быстро распускали бутоны, однако разница в сроках образования бутонов у этих двух групп на длинном дне составила почти 60 дней. При этом из результатов дисперсионного анализа следует (см. рис. 3), что основное влияние на скороспелость оказывают аллели генов первой системы, отвечающие за инициацию бутонизации.

Вслед за Lubbers (1987) наши наблюдения за изменчивостью периода «всходы – первый настоящий лист» свидетельствуют о том, что фотопериодическая чувствительность является лишь одним из факторов, определяющих скорость перехода растения к цветению, и, измеренная таким способом, маскируется другими факторами, в частности разными темпами прохождения фаз вегетативного развития, предшествующих цветению. В связи с этим для точной регистрации сроков цветения гуара необходимо не только отмечать календарную фактическую дату появления цветков, но и делать перерасчет с учетом даты появления первого настоящего листа.

Наблюдения Lubbers (1987) и результаты наших исследований позволяют предполагать, что, хотя диапазон географических широт, в котором гуар может успешно выращиваться, ограничен фотопериодической реакцией этой культуры, возможно преодолеть указанное ограничение, отбирая и размножая соответствующие генотипы из имеющегося огромного генетического разнообразия гуара. Перспективность такого подхода к селекции короткодневной бобовой культуры для условий умеренных широт хорошо продемонстрирована на примере интродукции сои – другой короткодневной, однако повсеместно возделываемой в умеренных широтах бобовой культуры. Большинству сортов сои для инициации цветения необходим короткий световой день, однако именно отбору слабочувствительных к фотопериоду генотипов мировое сельское хозяйство обязано масштабным продвижением этой культуры в умеренные широты (Watanabe et al., 2012).

Для сравнения опыта интродукции сои и гуара есть много оснований. Хотя род *Cyamopsis* относится к трибе *Indigoferae* (Schriff, 2013), по характеру полиморфизма хлоропластного и митохондриального генома на филогенетическом древе подсемейства *Faboideae* гуар и соя относятся к одной и той же монофилетической кладе, вместе с *Phaseolus*, *Vigna*, *Dolichos* и другими короткодневными зернобобовыми культурами (Cronk et al., 2006).

Недавние исследования транскриптома гуара показали, что по структуре кодирующей части генома *Glycine max* является наиболее близкородственным видом для гуара, демонстрируя максимальное количество гомологичных генов (41.91 %) у этих двух видов (Tanwar et al., 2017).

К настоящему времени в регуляции скорости перехода к цветению и созреванию бобов сои показано участие десяти генов/QTL (Bernard, 1971; Cober et al., 2010; Kong et al., 2014; Kim et al., 2018). Однако прогресс в идентификации и клонировании этих генов не слишком очевиден, что, возможно, объясняется большим количеством генетических факторов, участвующих в инициации перехода к генеративной фазе у бобовых. Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что фенотипирование растений гуара с целью идентификации генетических локусов, определяющих скорость перехода к цветению, должно включать обязательный анализ отдельных составляющих периода «всходы – цветение», которые могут контролироваться независимыми генными системами.

Заключение

Запуск программы цветения гуара в ответ на критический фотопериод происходит двуступенчато: для образования бутонов может потребоваться одна длина светового дня, для собственно цветения – другая. Кроме того, на дату появления бутонов влияют и другие наследственные факторы, определяющие скорость появления всходов и первого настоящего листа. В коллекции ВИР были выявлены генотипы, обладающие нейтральной реакцией на длину светового дня как на стадии бутонизации, так и собственно цветения. Обнаружено, что генотипы со слабой фотопериодической реакцией являются более скороспелыми, демонстрируя самый высокий процент созревших бобов.

Список литературы / References

- Старцев В.И., Ливанская Г.А., Куликов М.А. Перспективы возделывания гуара (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) в России. Вестн. Рос. аграр. заоч. ун-та. 2017;24:11-15.
- [Startsev V.I., Livanskaya G.A., Kulikov M.A. Prospects of guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) growing in Russia. Vestnik Rossiiskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Zaochnogo Universiteta = Bulletin of the Russian State Agrarian Open University. 2017;24:11-15. (in Russian)]
- Bernard R.L. Two major genes for time of flowering and maturity in soybeans. *Crop Sci.* 1971;11(2):242-244. DOI 10.2135/cropsci1971.0011183X001100020022x.
- Cober E.R., Molnar S.J., Charette M., Voldeng H.D. A new locus for early maturity in soybean. *Crop Sci.* 2010;50(2):524-527. DOI 10.2135/cropsci2009.04.0174.
- Cronk Q., Ojeda I., Pennington R.T. Legume comparative genomics: progress in phylogenetics and phylogenomics. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2006;9(2):99-103. DOI 10.1016/j.pbi.2006.01.011.
- Gresta F., Cristaudo A., Trostle C., Anastasi U., Guarnaccia P., Catta S., Onofri A. Germination of guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) Taub.) genotypes with reduced temperature requirements. *Aust. J. Crop Sci.* 2018;12(6):954. DOI 10.21475/ajcs.18.12.06.PNE1049.
- Kim S.K., Kim E.S., Kim K.H., Jeong N., Lee J.S., Kang S. Genetic variance for flowering time conferring *E2* gene in photoperiod-insensitive early-maturing soybean accessions and topological distribution in Korea peninsula. *Mol. Breed.* 2018;38(12):148. DOI 10.1007/s11032-018-0887-x.

- Kong F., Nan H., Cao D., Li Y., Wu F., Wang J., Liu B. A new dominant gene *E9* conditions early flowering and maturity in soybean. *Crop Sci.* 2014;54(6):2529-2535. DOI 10.2135/cropsci2014.03.0228.
- Kuravadi N.A., Verma S., Pareek S., Gahlot P., Kumari S., Tanwar U.K., Tripathi S.K. Guar: an industrial crop from marginal farms. In: Bhullar G.S., Bhullar N.K. (Eds.) *Agricultural Sustainability: Progress and Prospects in Crop Research*. Acad. Press, 2012. DOI 10.1016/B978-0-12-404560-6.00003-4.
- Lubbers E.L. *Characterization and Inheritance of Photoperiodism in Guar, *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.* Univ. of Arizona, 1987.
- Schrire B. A review of tribe Indigofereae (Leguminosae–Papilionoideae) in Southern Africa (including South Africa, Lesotho, Swaziland & Namibia; excluding Botswana). *S. Afr. J. Bot.* 2013;89:281-283. DOI 10.1016/j.sajb.2013.06.014.
- See D., Kanazin V., Kephart K., Blake T. Mapping genes controlling variation in barley grain protein concentration. *Crop Sci.* 2002;42(3):680-685. DOI 10.2135/cropsci2002.6800.
- Tanwar U.K., Pruthi V., Randhawa G.S. RNA-Seq of guar (*Cyamopsis tetragonoloba*, L. Taub.) leaves: *de novo* transcriptome assembly, functional annotation and development of genomic resources. *Front. Plant Sci.* 2017;8:91. DOI 10.3389/fpls.2017.00091.
- Watanabe S., Harada K., Abe J. Genetic and molecular bases of photoperiod responses of flowering in soybean. *Breed. Sci.* 2012;61(5):531-543. DOI 10.1270/jsbbs.61.531.

ORCID ID

S.B. Teplyakova orcid.org/0000-0002-5624-4245
V.A. Volkov orcid.org/0000-0002-2933-4456
E.A. Dzyubenko orcid.org/0000-0003-4576-1527
E.K. Potokina orcid.org/0000-0002-2578-6279

Благодарности. Исследование выполнено при поддержке Минобрнауки РФ в рамках проекта RFMEFI60417X0168 (соглашение № 14.604.21.0168).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 30.04.2019. После доработки 21.05.2019. Принята к публикации 22.05.2019.