

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КОРОТКОСТЕБЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЖИ (*SECALE CEREALE* L.) ПО ГЕНАМ СЕКАЛИНОВ



Для четырех короткостебельных популяций ржи (Болгарская короткостебельная, Гном 1, Гном 2 и Гном 3) установлена генетическая структура по генам секалинов. Сочетанием методов гибридологического анализа и популяционной генетики в популяциях выявлено 8, 3 и 4 аллелей генов Sec-3, Sec-2, Sec-1 соответственно. Установлены частоты индивидуальных аллелей в каждой популяции и факт несвободной их передачи от одного поколения к другому. Это объясняется сцеплением генов секалинов с генами самонесовместимости S1 и Z, расположенными на тех же хромосомах ржи, что и гены секалинов.

© В.С. МАРТЫНЕНКО, Т.В. ЕГОРОВА,
М.З. АНТОНЮК, 2006

Введение. Диплоидный вид ржи, *Secale cereale*, который послужил основой всех ныне выращиваемых в производстве сортов и сортовых популяций ржи, представляет собой объект, трудный для генетического анализа. Это связано с его естественной биологией размножения: строгое перекрестное опыление обусловлено наличием трех генов самонесовместимости — S, Z и S5, расположенных в трех из семи хромосом генома ржи [1]. Поэтому для ржи практически непригодными оказались приемы подготовки материала для генетического анализа, которые разработаны для самоопыляющихся видов и видов с необлигатным перекрестным опылением. Основным растительным материалом, на котором ведут генетический анализ ржи, являются инбредные линии и гибриды между ними [2], пшенично-ржаные хромосомно-замещенные и хромосомно-добавленные линии [3], линии трисомиков [4] и гибриды между растительным материалом разных типов [5]. Создание всех перечисленных типов материала сопряжено с определенными деформациями генома, различными для разных типов материала. Видимо, именно этим объясняются те противоречия в оценке количества генов, контролирующих тот или иной признак, а также их хромосомной локализации, которые характерны для исследований по генетическому анализу ржи. Вместе с тем весь такой материал предназначен для работы с ним методами менделевской генетики: все гибридные популяции мы рассматриваем как производные от скрещивания чистых линий. Такой методический подход в целом оказывается непригодным для установления генетического контроля какого-то интересного или нового признака на обычном, специальным образом не подготовленном растительном материале, с которым обычно и работают селекционеры.

Работа посвящена экспериментальному изучению вопроса, могут ли методы классического гибридологического анализа использоваться для генетического анализа популяций ржи по определенному признаку, если результаты оценки родительских и гибридных популяций будут рассмотрены с позиций популяционной генетики. В ней изложены результаты работы по установлению генетической структуры четырех короткостебельных популяций ржи по генам запасных белков ржи, секалинов. Каж-

■ Генетическая структура короткостебельных популяций ржи (*Secale cereale* L.) по генам секалинов ■

дая из них выравнена по признаку высота растений, а по всем остальным признакам, в том числе по аллелям генов секалинов, представляет собой потомства растений, свободно скрещивающихся друг с другом внутри любой конкретной популяции, которая изолирована территориально от внешних источников ржаной пыльцы.

Материалы и методы. Материалом исследования послужили четыре короткостебельные популяции ржи, созданные в процессе длительного (до 30 лет) направленного отбора из местной гетерогенной популяции ржи из Болгарии (рис. 1) [6]. На рис. 1 отображена схема, по которой получали гибридный материал. Число растений в нерасщепляющихся популяциях колебалось от 29 до 93 в родительских популяциях и от 25 до 217 для F₁. Число растений в расщепляющихся популяциях составило от 44 до 373 для беккроссов и от 33 до 213 для F₂. Все гибриды F₁ получены в реципроках. От гибридов всех F₁ получены популяции F₂ и беккроссы к каждому из родителей. Для установления аллелей по генам секалинов во всех типах популяций от каждого растения брали по 4 зерновки для исследования их электрофоретического спектра по запасным белкам.

Электрофоретическое разделение белков проводили в вертикальных пластинах полиакриламидного геля по модифицированной методике Бжезинского [7]. Стартовый маточный раствор для электрофореза (SGB-буфер): 1,2 г гистидина солянокислого, 1,6 мл ледяной ук-

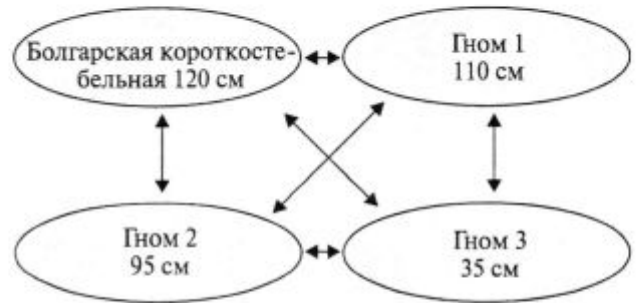


Рис. 1. Схема скрещивания между родительскими популяциями ржи

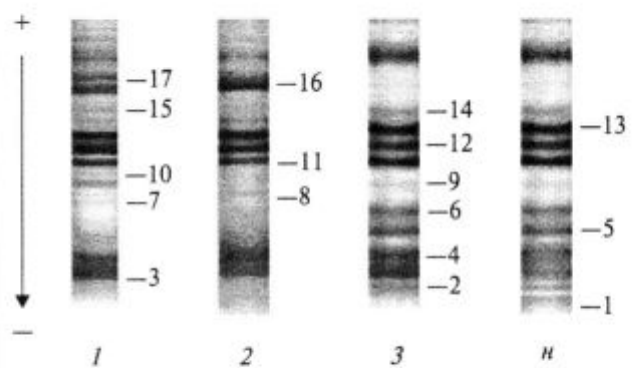


Рис. 2. Электрофоретические спектры секалинов в зерновках ржи из популяций Болгарская короткостебельная (1), Гном 1 (2), Гном 2 (3) и Гном 3 (4)

сусной кислоты, H₂O до 50 мл. Основной маточный раствор (MSS-буфер): акриламид — 30,4 г, метиленаксакриламид — 1,6 г, раствор FeSO₄ 44 мг/100 мл — 4,5 мл, аскорбиновая кислота — 245 мг, H₂O до 100 мл. На 100 мл разделяющего геля: MSS — 22 мл, 4,4 М моче-

Таблица 1

Частоты (доли) компонентов электрофоретического спектра секалинов

Компоненты спектра	Доли компонентов в популяциях			
	Болгарская короткостебельная	Гном 1	Гном 2	Гном 3
17	0,239 ± 0,008	0,124 ± 0,002	0,095 ± 0,002	0,29 ± 0,018
15	0,382 ± 0,016	0,348 ± 0,014	0,392 ± 0,013	0,21 ± 0,007
10	0,148 ± 0,002	0,163 ± 0,003	0,122 ± 0,001	0,071 ± 0,001
9	0,207 ± 0,005	0,301 ± 0,009	0,215 ± 0,006	0,434 ± 0,020
8	0,262 ± 0,009	0,428 ± 0,022	0,301 ± 0,004	0,396 ± 0,017
7	0,398 ± 0,015	0,184 ± 0,005	0,324 ± 0,010	0,272 ± 0,009
6	0,032 ± 0,000	0,059 ± 0,001	0,013 ± 0,003	0,106 ± 0,002
5	0,301 ± 0,009	0,403 ± 0,015	0,247 ± 0,005	0,166 ± 0,007
2	0,003 ± 0,000	0,059 ± 0,001	0,064 ± 0,001	0,005 ± 0,011
1	0,189 ± 0,003	0,017 ± 0,001	0,126 ± 0,002	0,037 ± 0,001

Таблица 2

Проверка гипотезы про независимое попарное комбинирование отдельных компонентов спектра секалинов

Пара изучаемых компонентов	Популяции ржи				Пара изучаемых компонентов	Популяции ржи			
	БК	Г1	Г2	Г3		БК	Г1	Г2	Г3
17-15	20,64*	13,46*	9,13*	22,62*	10-1	0,03	0,28	0,44	0,35
17-10	0,09	0,11	0,35	0,89	9-8	0,09	3,48	0,86	2,31
17-9	7,85*	4,02	1,57	1,09	9-7	0,13	0,24	4,10	2,30
17-8	0,58	5,34	0,45	3,24	9-6	0,18	0,41	1,10	0,40
17-7	0,22	1,72	0,83	1,45	9-5	6,36	0,50	0,10	0,24
17-6	0,21	1,64	0,51	0,25	9-2	0,95	1,15	1,53	2,23
17-5	1,06	0,73	0,34	1,03	9-1	2,64	0,23	1,08	0,86
17-2	0,65	4,07	0,64	0,94	8-7	27,48*	45,89*	2,14	15,08*
17-1	0,17	0,03	0,32	0,41	8-6	0,28	0,46	0,16	0,24
15-10	3,68	0,31	0,78	0,24	8-5	1,65	0,57	1,91	0,15
15-9	4,33	4,29	3,00	6,03	8-2	0,65	1,66	0,29	0,51
15-8	0,31	2,32	0,29	0,07	8-1	3,42	0,72	0,02	0,25
15-7	0,51	0,41	1,20	0,03	7-6	0,23	0,0	1,35	0,03
15-6	0,28	5,07	0,41	0,72	7-5	3,81	0,66	0,28	0,11
15-5	7,03	8,72	1,18	2,96	7-2	0,49	2,45	0,62	0,69
15-2	0,71	0,29	0,11	0,55	7-1	0,15	1,47	0,05	3,80
15-1	2,80	0,71	0,47	0,98	6-5	4,24	8,84*	0,11	30,22*
10-9	3,44	3,81	2,35	0,17	6-2	0,07	3,44	0,42	0,27
10-8	1,90	0,27	0,04	0,05	6-1	0,84	0,15	0,85	0,01
10-7	1,21	1,67	0,65	3,99	5-2	0,73	0,40	0,59	0,19
10-6	0,79	0,31	1,75	0,30	5-1	0,51	0,40	0,42	0,08
10-5	1,36	1,32	2,04	1,60	2-1	0,44	0,57	1,64	0,12
10-2	1,15	0,08	0,23	0,19					

Примечание. Результаты представлены как значения χ^2 при сравнении эмпирических и теоретических величин фенотипических классов. * Величины, превышающие стандартные значения $\chi^2_{0,05}$ для $df = 3$.

вины — 67,5 мл, уксусной кислоты — 6 мл, H₂O — 4,5 мл. На 25 мл концентрирующего геля: SGB — 4,25 мл, MSS — 3,93 мл, 4,4 М мочевины — 16,8 мл, H₂O — до 25 мл. Электродные буфера: нижний — 1 мл муравьиной кислоты на 300 мл дистиллированной воды, верхний буфер — 0,5 мл муравьиной кислоты на 300 мл дистиллированной воды. В слоту нанесли 20 мкл белкового экстракта. Длительность электрофореза 5,5 ч. Условия: 300 В, 10 мА — 30 мин, 300 В, 30 мА — до конца процесса. После окрашивания гели промывали в проточной воде, высушивали и анализировали.

Стандартные процедуры математической обработки данных выполнены по Рокицкому [8], подходы к расчету частот аллелей и генотипов были детально описаны нами ранее [9].

Результаты исследований и их обсуждение. Электрофоретический спектр запасных белков ржи, секалинов в образцах четырех исследуемых популяций ржи содержит от одного до 17 компонентов спектра (рис. 2). Компоненты 3, 4, 11, 12, 13, 14 и 16 присутствовали на всех спектрах и поэтому нами не рассматривались. Как и ранее [9], для каждого компонента спектра рассматривали две фенотипические альтернативы: компонент есть — компонента нет. Частоты отдельных компонентов спектра (табл. 1) служат основой для расчета теоретических величин фенотипических классов, которые ожидаются при свободном комбинировании двух любых компонентов спектра друг с другом. Эмпирические частоты таких классов определяли по данным оценки электрофоретических спектров.

Результаты сравнения эмпирических и теоретических величин фенотипических классов (табл. 2) дают основания считать, что в спектрах есть три группы компонентов, которые комбинируются независимо друг от друга: 1) дованных популяций ржи содержит от одного до 17 компонентов спектра (рис. 2). Компоненты 3, 4, 11, 12, 13, 14 и 16 присутствовали на всех спектрах и поэтому нами не рассматривались. Как и ранее [9], для каждого компонента спектра рассматривали две фенотипические альтернативы: компонент есть — компонента нет. Частоты отдельных компонентов спектра (табл. 1) служат основой для расчета теоретических величин фенотипических классов, которые ожидаются при свободном комбинировании двух любых компонентов спектра друг с другом. Эмпирические частоты таких классов определяли по данным оценки электрофоретических спектров.

Результаты сравнения эмпирических и теоретических величин фенотипических классов (табл. 2) дают основания считать, что в спектрах есть три группы компонентов, которые комбинируются независимо друг от друга: 1)

компоненты 17, 15 и 9 контролируются аллелями одного гена; судя по их положению на спектре, это ген *Sec-3* [10]. Состав индивидуальных спектров зерен из родительских популяций свидетельствует о кластерной природе гена; 2) компоненты 8 и 7 контролируются аллелями другого гена, очевидно, это ген *Sec-2* [10]; 3) компоненты 6 и 5 контролируются аллелями третьего гена, похоже, что это ген *Sec-1* [10], есть кластерный аллель 6+5. Все гены имеют 0-аллель. Компоненты спектра 10, 2 и 1 наследуются независимо друг от друга, и для них не выявлено связи ни с одним из идентифицированных в нашем исследовании генов. Возможно, это связано с их очень низкими по сравнению с другими компонентами спектра частотами в спектрах (табл. 1).

Как это было описано нами ранее [9], состав кластерных аллелей гена *Sec-3* предполагается исходя из индивидуальных спектров зерновок в родительских популяциях. Частоты аллелей полиаллельных генов *Sec-3*, *Sec-2*, *Sec-1* определяли через раскрытие полиномов $(p + \dots + r)^2$, используя методику Бернштейна [11] (табл. 3). Используя эти частоты, проверили, комбинируются ли эти три полиаллельных гена в родительских популяциях независимо друг от друга. Результаты табл. 4 показывают, что гены *Sec-1*, *Sec-2*, *Sec-3* комбинируются свободно, т.е. не являются сцепленными. Это согласуется с известным из литературы количеством генов секалинов (три), локализованных в разных плечах хромосомы 1R и в хромосоме 2R [10].

Чтобы проверить, передаются ли гены секалинов от одного поколения к другому свободно или их передача подпадает под действие какого-нибудь фактора, нарушающего картину соотношения между частотами генов и генотипов в родительских и гибридных популяциях, выполняем алгоритм, приведенный в табл. 1 нашей работы [9]. Он позволяет рассчитать теоретические величины фенотипических классов в F_2 от скрещивания двух родительских популяций, каждая из которых характеризуется индивидуальными частотами аллелей гена, наследование которого изучается. Для каждого из трех идентифицированных в нашем исследовании генов секалинов эмпирические частоты в F_2 от разных комбинаций скрещивания в подавляющем большинстве

Таблица 3

Частоты (доли) аллелей генов секалинов в родительских популяциях ржи

Аллели генов	Популяции ржи			
	БК	Г1	Г2	Г3
Ген <i>Sec-3</i>				
17+15+9	0,088	0,069	0,044	0,146
17+15	0,121	0,033	0,051	0,045
17+9	0,023	0,001	0	0,028
15+9	0,049	0,094	0,116	0,027
17	0,017	0,023	0	0,093
15	0,147	0,17	0,2	0
9	0,055	0,15	0,06	0,263
0	0,5	0,46	0,529	0,398
Ген <i>Sec-2</i>				
8	0,280	0,472	0,300	0,421
7	0,426	0,196	0,327	0,282
0	0,294	0,332	0,373	0,297
Ген <i>Sec-1</i>				
6+5	0,028	0,056	0,002	0,108
6	0,004	0,004	0,013	0,0
5	0,286	0,368	0,252	0,065
0	0,682	0,572	0,733	0,827

случаев не попадают в границы доверительного интервала $p \pm 3\sigma$, рассчитанного для ожидаемой частоты аллеля в F_2 исходя из его частоты в каждой из родительских популяций (табл. 5–7). По нашим данным, эмпирические частоты в F_2 , полученных от скрещивания одних и тех же родительских популяций, но в разных направлениях (реципрокные скрещивания), практически всегда не совпадали. А это есть признак сцепления гена, наследование которого изучается, с геном самонесовместимости [12]. Вторая характерная особенность отклонения эмпирических частот аллелей от теоретически ожидаемой — частота отклоняется от величины, характерной для материнского компонента скрещивания, в сторону величины, характерной для отцовского компонента скрещивания. Значит, по данным нашего исследования, каждый из трех идентифицированных генов секалинов сцеплен с геном самонесовместимости. Этот вывод хорошо согласуется с известными из литературы данными про локализацию генов самонесовместимости и генов секалинов: *Sec-3*, *Sec-1* и *S1* на хромосоме R1, *Sec-2* и *Z* на хромосоме R2 [13, 14].

Таблица 4

Величины рассчитанных (Р) и эмпирических (Э) фенотипических классов (ФК) при попарном сочетании генов секалинов *Sec-1*, *Sec-2*, *Sec-3* при свободном комбинировании их аллелей (сцепление отсутствует) в родительских популяциях

ФК	Болгарская коротко-стебельная		Гном 1		Гном 2		Гном 3		ФК	Болгарская коротко-стебельная		Гном 1		Гном 2		Гном 3	
	Р	Е	Р	Е	Р	Е	Р	Е		Р	Е	Р	Е	Р	Е	Р	Е
Комбинирование аллелей генов <i>Sec-2</i> (8, 7, 0) и <i>Sec-3</i> (65, 6, 5, 0)																	
8765	2	2	5	0	0	0	5	3	765	4	5	4	9	0	0	5	8
876	0	0	0	0	0	0	0	0	76	0	1	0	0	1	1	0	0
875	19	10	24	14	9	8	3	1	75	35	34	22	27	16	16	3	4
87	19	18	14	8	11	17	18	17	7	35	42	13	20	20	16	18	19
865	2	2	14	16	0	1	9	11	65	1	1	3	1	0	0	2	1
86	0	0	1	1	1	1	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0
85	20	34	69	77	14	10	5	7	5	7	3	14	11	6	11	1	0
8	19	14	41	45	18	17	32	32	0	7	6	8	3	8	6	7	5
df = 15, $\chi^2_{0.05} = 25,0$; $\chi^2_{0.01} = 27,5$										Объемы выборок и $\chi^2_{эмпр.}$							
Комбинирование аллелей генов <i>Sec-2</i> (8, 7, 0) и <i>Sec-1</i> (17 15 9, 17 15, 17 9, 15 9, 17, 15, 17, 15, 9, 0)																	
1715987	9	5	7	3	2	2	8	9	15987	3	4	8	8	4	8	3	0
171598	9	13	21	29	4	2	14	13	1598	7	5	29	31	9	2	6	4
171597	16	19	6	4	4	5	8	9	1597	10	6	13	8	10	9	4	0
17159	3	0	4	0	2	2	3	3	159	1	2	5	1	3	4	1	0
171587	7	6	2	1	2	2	1	0	1587	1	0	1	2	1	4	0	0
17158	8	11	6	7	3	2	2	2	158	7	6	23	32	8	12	0	0
17157	13	14	2	4	3	4	1	3	157	13	17	7	14	9	8	0	0
1715	3	0	1	0	1	0	0	0	15	3	2	5	4	4	2	0	0
17987	1	2	0	1	0	0	2	1	987	2	1	7	2	1	3	7	4
1798	1	0	1	2	0	0	2	4	98	2	3	20	9	2	1	13	20
1797	2	3	0	0	0	0	1	5	97	4	5	6	14	2	3	7	4
1787	1	1	1	0	0	0	0	0	9	1	1	4	2	1	0	3	1
179	0	0	0	0	0	0	1	0	87	10	8	9	5	6	6	4	7
178	1	1	3	5	0	0	1	3	8	10	13	26	25	9	10	7	5
177	1	1	1	0	0	0	1	5	7	19	18	8	11	10	4	4	5
17	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	5	5	8	4	9	2	1
df = 31, $\chi^2_{0.05} = 25,0$; $\chi^2_{0.01} = 27,5$										Объемы выборок; $\chi^2_{эмпр.}$							
Комбинирование аллелей генов <i>Sec-3</i> (65, 6, 5, 0) и <i>Sec-1</i> (17 15 9, 17 15, 17 9, 15 9, 17, 15, 17, 15, 9, 0)																	
1715965	2	1	4	1	0	0	7	10	15965	0	1	2	5	0	0	2	0
171596	0	0	0	0	0	0	0	0	1596	0	0	0	0	0	0	0	0
171595	15	24	18	21	4	6	4	7	1595	3	12	11	27	1	10	2	1
17159	17	11	12	14	5	5	24	17	159	3	2	7	8	1	13	10	3
171565	2	2	2	1	0	0	1	2	1565	2	3	5	8	0	1	0	0
17156	0	0	0	0	0	0	0	0	156	0	0	0	0	1	2	0	0
17155	16	13	10	7	6	4	0	0	155	14	14	24	29	11	13	0	0
1715	16	16	6	4	8	4	3	3	15	13	12	14	6	14	10	0	0
17965	0	0	1	0	0	0	1	0	965	0	2	3	1	0	0	6	5
1796	0	1	0	0	0	0	0	0	96	0	0	1	1	0	0	0	0
1795	3	1	4	1	1	0	1	2	95	5	5	21	19	3	3	3	1
179	3	3	2	1	1	0	4	8	9	5	3	12	16	4	4	22	24
1765	1	0	2	1	0	0	0	0	65	2	1	5	1	0	0	3	5
176	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	1	0	0	0
175	4	3	12	10	6	0	0	1	5	20	9	27	23	13	9	2	0
17	4	0	7	2	8	0	2	8	0	20	33	16	25	16	20	12	11
df = 31, $\chi^2_{0.05} = 43,8$; $\chi^2_{0.01} = 50,9$										Объемы выборок; $\chi^2_{эмпр.}$							

Таблица 5

Результаты проверки аллелей гена *Sec-3* на соответствие закону Харди-Вайнберга при наследовании от родительских популяций до F₂

Компонент спектра	Б × Г1, 684,192		Б × Г3, 320, 420		Г1 × Г3, 852		Г2 × Г3, 680,0260	
	P _{факт.}	Доверительный интервал	P _{факт.}	Доверительный интервал	P _{факт.}	Доверительный интервал	P _{факт.}	Доверительный интервал
17 15 9	0,057↓ 0,076 ²⁾	0,062...0,096 0,05...0,113	0,172↑ 0,034↓	0,078...0,163 0,092...0,144	0,143↑	0,091...0,126	0,08↓ 0,192↑	0,077...0,114 0,067...0,127
17 15	0,058↓ 0,081	0,061...0,095 0,048...0,112	0,172↑ 0,211↑	0,05...0,123 0,062...0,106	0,121↑	0,029...0,051	0,04 0,024↓	0,035...0,062 0,029...0,072
17 9	0,005↓ 0,024	0,006...0,02 0,005...0,028	0,179↑ 0,016	0,009...0,051 0,014...0,04	0,009	0,009...0,022	0,028↑ 0,032↑	0,008...0,022 0,005...0,028
15 9	0,033↓ 0,009↓	0,056...0,089 0,044...0,105	0↓ 0,045	0,017...0,068 0,024...0,055	0,066	0,048...0,075	0,027↓ 0,105↑	0,056...0,089 0,047...0,1
17	0,016↑ 0,005↓	0,012...0,03 0,007...0,04	0↓ 0,024↓	0,029...0,089 0,038...0,075	0,028↓	0,046...0,072	0,043 0,024↓	0,034...0,061 0,027...0,07
15	0,081↓ 0,02	0,136...0,182 0,118...0,204	0,161↑ 0,202↑	0,043...0,112 0,054...0,096	0,061↓	0,07...0,101	0,062↓ 0,065↓	0,082...0,12 0,072...0,133
9	0,304↑ 0,274↑	0,084...0,122 0,069...0,144	0,213↑ 0,165	0,113...0,211 0,131...0,189	0,225	0,184...0,23	0,3↑ 0,326↑	0,139...0,185 0,126...0,201
0	0,446↓ 0,51	0,454...0,516 0,426...0,544	0,389 0,293↓	0,383...0,516 0,409...0,489	0,347↓	0,401...0,457	0,42↓ 0,232↓	0,432...0,495 0,413...0,514

Примечание. В табл. 5—7: для каждого компонента спектра в первой строке — результаты оценки F₂ от прямого скрещивания, которое написано в шапке таблицы, во второй строке — от обратного скрещивания, числа в шапке — объемы выборки F₂ в прямом и обратном скрещиваниях. Доверительный интервал определен как P_{теор.} ± ± 3σ. Стрелками показано направление смещения эмпирической частоты из доверительного интервала.

Таблица 6

Результаты проверки аллелей гена *Sec-2* на соответствие закону Харди-Вайнберга при наследовании от родительских популяций до F₂

Компонент спектра	Б × Г1, 684,192		Б × Г3, 320, 420		Г1 × Г3, 852		Г2 × Г3, 680,0260	
	P _{факт.}	Доверительный интервал	P _{факт.}	Доверительный интервал	P _{факт.}	Доверительный интервал	P _{факт.}	Доверительный интервал
8	0,661↑ 0,382	0,346...0,407 0,32...0,434	0,191↓ 0,39	0,289...0,416 0,313...0,39	0,495↑	0,419...0,475	0,446↑ 0,525↑	0,331...0,391 0,312...0,41
7	0,122↓ 0,351	0,282...0,34 0,258...0,367	0,152↓ 0,32	0,292...0,419 0,316...0,393	0,152↓	0,215...0,263	0,209↓ 0,223↓	0,276...0,334 0,287...0,352
0	0,217↓ 0,23↓	0,284...0,343 0,259...0,369	0,657↑ 0,295	0,237...0,358 0,26...0,333	0,353↑	0,289...0,341	0,345 0,252↓	0,306...0,365 0,288...0,384

Выводы. Результаты исследования представляют интерес в двух аспектах. Во-первых, они демонстрируют возможность выполнять генетический анализ популяций вида с генетически обусловленной системой самонесовместимости, не используя растительный материал с измененным геномом в сравнении с его нативным состоянием: добавление лишней хромосомы к геному ржи, перенесение пары ржаных хромосом на генетический фон

генома пшеницы, отбор определенных — жизнеспособных — генотипов при создании самофертильных линий за счет элиминации ряда генов, присутствие которых характерно для нативного генотипа ржи. Во-вторых, получена характеристика генотипической структуры четырех популяций ржи по генам секалинов в терминах аллелей, легко определяемых методом электрофореза, и индивидуальных частот этих аллелей для каждой из изученных попу-

Результаты проверки аллелей гена *Sec-1* на соответствие закону Харди-Вайнберга при наследовании от родительских популяций до F₂

Компонент спектра	Б × Г1, 684,192		Б × Г3, 320, 420		Г1 × Г3, 852		Г2 × Г3, 680,0260	
	P _{факт.}	Доверительный интервал	P _{факт.}	Доверительный интервал	P _{факт.}	Доверительный интервал	P _{факт.}	Доверительный интервал
65	0,174↑ 0,017↓ ³⁾	0,03...0,056 0,021...0,069	0,108↑ 0,061	0,038...0,105 0,049...0,09	0,077	0,067...0,098	0,267↑ 0,07	0,042...0,07 0,034...0,081
6	0↓ 0,007	0,001...0,009 0...0,015	0 0,043↑	0...0,012 0...0,012	0,005	0...0,005	0,005 0↓	0,002...0,013 0,001...0,017
5	0,57↓ 0,595↑	0,298...0,357 0,273...0,384	0,354↑ 0,284↑	0,128...0,229 0,146...0,207	0,289↑	0,194...0,24	0,138 0,151	0,136...0,182 0,123...0,197
0	0,256↓ 0,382↓	0,596...0,657 0,569...0,683	0,538↓ 0,613↓	0,695...0,809 0,719...0,788	0,629↓	0,673...0,725	0,59↓ 0,78	0,753...0,806 0,736...0,821

ляций. А это значит, что появилась возможность установить, могут ли гены секалинов быть использованы как молекулярно-генетические маркеры признака высота растений при вовлечении в селекционный процесс четырех разновысоких короткостебельных популяций ржи.

SUMMARY. Genetic composition for secaline genes was studied in four short stem rye populations (Bolgarskaya korotkosteblnaya, Gnom 1, Gnom 2, and Gnom 3) using the methods of classical hybridological analysis and population genetics. Eight, three, and four alleles of the genes *Sec-3*, *Sec-2* *Sec-1* correspondingly have been revealed in the studied populations. The frequencies of the specific alleles in each population were determined. The allele transmission to the next generation is restricted through the linkage of the secaline genes with the genes of self-incompatibility, *S1* and *Z*, located on the same chromosomes as the secaline genes.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Voylokov A.V., Korzun V., Borner A.* Mapping of three self-fertility mutations in rye (*Secale cereale* L.) using RFLP, isozyme and morphological markers // *Theor. Appl. Genet.* — 1997. — **97**. — P. 147–153.
2. *Wricke G.* Pseudo-Selbstkompatibilitat beim Roggen und ihre Ausnutzung in der Zuchtung // *Z. Pflanzenzucht.* — 1978. — **81**. — S. 140–148.
3. *Schlegel R., Mettin D.* The present status of chromosome recognition and gene localization in rye, *Secale cereale* L. // *Proc. EUCARPIA Meeting in Rye Breeding and Research.* Tagungsber. Akad. Landwirtschaftswiss DDR. — 1982. — **198**. — P. 131–152.
4. *Melz G., Neumann H., Muller H. Sturm W.* Genetic analysis of rye (*Secale cereale* L.) 1. Results of gene localization on rye chromosomes using primary trisomics // *Genet. Pol.* — 1984. — **25**. — P. 111–115.
5. *Korzun V., Malyshev S., Voylokov A.V., Borner A.* A genetic map of rye (*Secale cereale* L.) combining RFLP, isozyme, protein, microsatellite and gene loci // *Theor. Appl. Genet.* — 2001. — **102**. — P. 709–717.
6. *Скорік В.В., Скорік Н.В.* Генетико-статистична характеристика нових різновисоких донорів короткостеблості озимого жита // *Цитология и генетика.* — 2003. — **37**, № 5. — С. 9–20.
7. *Brzezinski W., Mendelewski P.* Improved PAGE procedure for identification of wheat, triticale, barley and oat cultivar // *XII EUCARPIA Congress, 1989, 28.02.* — *Vortrage fur Pflanzenzuchtung, 1989.* — P. 15.
8. *Рокицкий П.Ф.* Биологическая статистика. — Минск: Высшейш. шк., 1973.
9. *Martynenko V.S., Yegorova T.V., Ternovskaya T.K.* Genetic analysis of cross-pollinated species, *Secale cereale* L., for the character with polymorphic genetic basis // *Цитология и генетика.* — 2004. — **38**, № 3. — P. 29–37.
10. *Shewry P.R., Bradberry D., Franklin J., White R.P.* The chromosome locations and linkage relationships of the structural genes for the prolamin storage proteins (secalins) of rye // *Theor. Appl. Genet.* — 1984. — **69**. — P. 63–69.
11. *Лу Ч.* Введение в популяционную генетику. — М.: Мир, 1978. — 554 с.
12. *Lynch M.* The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression // *Evolution.* — 1991. — **45(3)**. — P. 622–629.
13. *Melz G., Schlegel R., Thiele V.* Genetic linkage map of rye (*Secale cereale* L.) // *Theor. Appl. Genet.* — 1992 — **85**. — P. 33–45.
14. *Schlegel R., Melz G., Korzun V.* Genes. Marker and linkage data of rye (*Secale cereale* L.): 5th updated inventory // *Euphytica.* — 1998. — **101**. — P. 23–67.

Поступила 23.02.06