

**АНАЛІЗ УСПАДКУВАННЯ ТА ЗЧЕПЛЕННЯ ЛОКУСІВ, ЩО
КОДУЮТЬ МОРФОЛОГІЧНІ ОЗНАКИ ТА ІЗОФЕРМЕНТИ У
КВАСОЛІ ЗВИЧАЙНОЇ (*PHASEOLUSVULGARIS*)**

Л.В. Головань, В.К. Пузік

Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва

У результаті проведених досліджень було встановлено незалежне успадкування таких пар ознак: Skdh + характер росту; Skdh + забарвлення квітки; Skdh + пігментація на рослині, Skdh + тип куща, забарвлення насіння + характер росту, забарвлення насіння + тип куща, характер росту + забарвлення квітки, забарвлення квітки + тип куща, характер росту + пігментація на рослині та тип куща + пігментація на рослині. Гени, що контролюють ці ознаки, очевидно, розташовані на різних хромосомах і можуть слугувати маркерами різних груп зчеплення. За парами інших ознак, а саме: забарвлення насіння + пігментація на рослині, забарвлення квітки + пігментація на рослині, забарвлення насіння + забарвлення квітки та тип куща + характер росту (лише для комбінації Докучаєвська/Holberg) встановлено зчеплення генів та вираховано відсоток рекомбінацій.

Введення в аналіз генів, у тому числі, що визначають важливі сільськогосподарські ознаки, дасть можливість не тільки складати генетичні карти квасолі, але й, можливо, використовувати ізоферменти як маркери важливих для селекції ознак.

Морфологічні ознаки, локус, ген, ізофермент, Ph. vulgaris

Вступ. Ізоферменти широко використовуються у практичній роботі з рослинами. Одним із пріоритетних шляхів їх використання є аналіз зчеплення морфологічних та ізоферментних генів. Використання ферментів у якості генетичних маркерів дозволяє визначати групи зчеплення та складати генетичні карти. Для багатьох рослин складені генетичні карти, на яких локалізовані також і ізоферментні локуси, наприклад кукурудза[1], соя[2,3], горох[4].

При наявності зчеплення між морфологічними та ізоферментними локусами, останні можуть використовуватись як маркери важливих морфо - біологічних ознак. Наприклад, у кукурудзи виявлено позитивний зв'язок між геном *Amp3* та областю геному, що приймає участь у формуванні

довжини початку та маси зерна [5]. У гороху виявлено зчеплення ізoferментного локусу з генами, що контролюють стійкість до вірусу жовтої мозаїки, що у свою чергу полегшує пошук стійких форм [6].

На даному етапі вивчено лише декілька груп зчеплення у квасолі, повністю не складені хромосомні карти. Так, була побудована генетична карта квасолі на основі 152 RAPD, 32 RFLPs та 12 SCARs маркерів [7]. Проаналізований генетичний контроль таких ферментів: алкогольдегідрогенази, малатдегідрогенази, малин-ензиму, 6-фосфоглюконатдегідрогенази, шикімаатдегідрогенази [8,9,10], аконітази, катодної естерази, діафрази [11,12,13] та ін. Із всіх цих локусів тільки між окремими виявлено зчеплення, такими як Aco1-20cM-Dia1; Adh1-2cM-Got2 та Est2-11cM-Pha. [14] Але у літературі відсутні дані про зчеплення локусів, що кодують морфологічні ознаки та ізoferменти. У результаті нами були проведені дослідження з виявлення зчеплень між морфологічними та ізoferментними локусами з метою їх використання у селекційно-генетичних дослідженнях квасолі.

Методика та вихідний матеріал. У роботі були використані зразки квасолі з колекції Харківського національного аграрного університету ім. В. В. Докучаєва (ХНАУ) та Національного центру генетичних ресурсів рослин України (НЦГРРУ) (табл. 1). Зразки інтродуковані з різних еколого-географічних зон (Україна, Франція, США). Вибір рослинного матеріалу пов'язаний з використанням його у селекційному процесі зі створення вихідного матеріалу квасолі.

Таблиця 1.

Перелік зразків квасолі, що вивчалися

№ п/п	№ Національного каталогу України	Назва зразка	Країна походження
<i>Ph.vulgaris</i>			
1	UDO300775	Докучаєвська	Україна
2	UDO300025	Первомайська	Україна
3	UDO500223	Isex	Франція
4	UDO500227	Holberg	США

Дослідження проводили у 2008-2010 рр. Аналіз проводили за відомими морфологічними ознаками. За допомогою лабораторного мікродрелю висвердлюванням відбирали наважку з сім'ядолі та аналізували спектр ферментів. Насіння, взяте в аналіз, вирощували на дослідному полі. Посів проводили вручну в оптимальні строки, при досягненні рослинами фази цвітіння проводили схрещування за методикою Т. Buishand [15]. В якості батьківських форм використовували контрастні, гомозиготні за вивченими ознаками форми. Гібриди F₁ самозапильовали та перевіряли отримане

насіння на гібридність за спектром ізоферментів. У гібридів F_2 спочатку визначали розщеплення за спектром ізоферментів у сухому насінні (індивідуально), а потім у вирощених з них рослин визначали розщеплення за морфологічними ознаками.

Морфологічні ознаки аналізували за характером росту, типом куща, забарвленням квітки, боба та насіння, пігментацією рослини (присутність, відсутність).

Ізоферментний спектр системи шикіатдегідрогенази виявляли методом вертикального електрофорезу у поліакріламідному гелі (ПААГ). Екстракція ферментів проводилась з окремих насінин 0,02 М Трис-НСІ буфером (рН 7,5), який містить 0,01 мМРVP; 0,006 мМ ЕДТА; 0,01 мМ ДТТ і 20% сахарози, на холоді протягом однієї години.

Розчин для екстракції. Брали 2,175 г сахарози; 217,5 мг РVP; 4,35 мг ЕДТА; 43,5 мг ДТТ і 10,88 мл Трис-НСІ додавали 200 мкл розчину в епіндорфи з мукою. Супернатант відокремлювали за допомогою центрифугування протягом 5 хв 7 тис.об/хв. Отримані екстракцією ферменти одразу використовуються для електрофорезу.

Для розподілу ферментів використовувалась Трис-ЕДТА-боратна буферна система – 0,09 М Трис, 0,09 М H_3BO_3 , 0,0031 М ЕДТА з рН 8,3 (концентрація акриламіду і метиленбісакриламіду у гелі складала 7% та 0,37% відповідно).

В якості каталізатора та ініціатора реакції полімеризації використовували $N^*N^*N^*N^*$ -тетраметилетилендіамін (ТЕМЕД) та персульфат амонію.

Режим електрофорезу: входження білків у гель – 10 хв. при 80V, робочий режим – 3 год при 300V при температурі електродного буферу не вище 8⁰С.

Гістохімічне забарвлення гелів здійснювалось за методикою Шоу та Прассада з модифікаціями [16]. Аллозими позначали як F (найбільш анодний) та S (найменш рухомий апофермент).

Перевірку нульової гіпотези у відповідності фактичного розщеплення теоретично очікуваному, а також тест на зчеплення локусів вивчали з використанням χ^2 -критерія. Оцінку зчеплення та частоти кросинговеру вираховували з використанням методу максимальної правдоподібності [17].

Результати та їх обговорення. Аналіз успадкування ферменту шикіатдегідрогенази. Шикіатдегідрогеназа (SKDH К.Ф.1.1.1.25). При гістохімічному забарвленні SKDH зразків квасолі нами було виявлено одну основну зону активності. Ця зона була представлена двокомпонентним поліморфним спектром. Наявність у цій зоні активності ферменту двох компонентів можливо пов'язано з посттранскрипційною мінливістю. Нами були виділені швидкий та повільний компоненти, що можуть відповідати алельним варіантам одного гена. Багатокомпонентний спектр у межах кожного досліджуваного генотипу квасолі не розщеплювався, тоб-

то залишався постійним, що свідчить про гомозиготність матеріалу, який вивчався, за генами, які контролюють спектр шикімадегідрогенази (SKDH). Було виявлено, що деякі компоненти, як у межах одного генотипу, так і між різними генотипами, розрізнялись за своєю інтенсивністю. Це може бути пов'язано з різною ферментативною активністю та концентрацією ферменту у досліджуваних зразків.

Аналіз гібридів F_1 показав, що успадкування даної ознаки відбувається за кодомінантним типом; ізоферментний спектр характеризувався поєднанням компонентів, які були виявлені у батьківських форм (рис.1). У результаті аналізу гібридів F_2 співвідношення фенотипічних класів за шикімадегідрогеназою складало 1SS:2FS:1FF, що відповідає теоретично очікуваному розщепленню при моногенному успадкуванні (табл.2).

Дані розщеплення підтверджують гіпотезу про контроль шикімадегідрогенази одним геном з двома кодомінантними алелями. Молекула шикімадегідрогенази є димером гібридний спектр представлений трьома смугами.

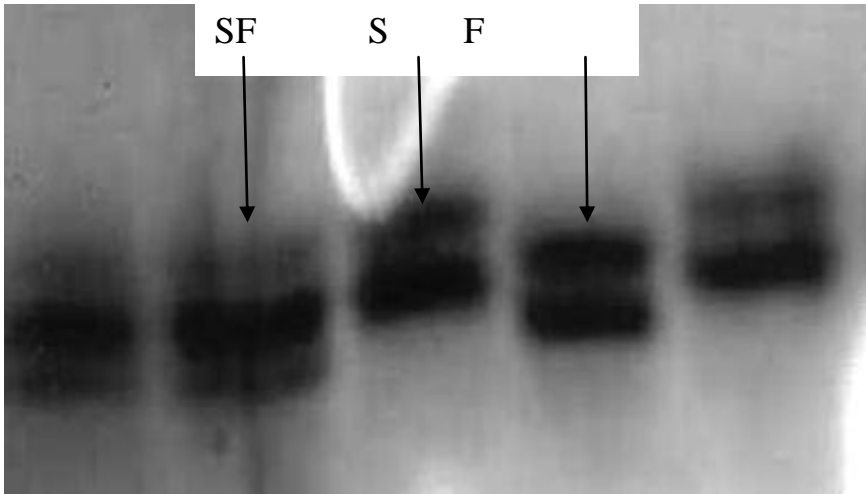


Рис.1. Електрофореграма шикімадегідрогенази квасолі звичайної

Аналіз успадкування морфологічних ознак. Морфологічні ознаки, що використовувалися у даній роботі, досить стабільні і їх зміна проявляється, в основному, у незвичайних для культури квасолі кліматичних умовах. Так, наприклад, у несприятливих для квасолі умовах (Ленінградська область) у сорту Сакса без волокна G 15 на листовій пластинці відмічалась поява антоціанової пігментації у вигляді штриха. В умовах України пігментація була відсутня [18].

Таблиця 2.

Результати розщеплення за морфологічними та біохімічними ознаками

Результати розщеплення за біохімічними та морфологічними показниками гібридів F ₂ Докучаєвська/Holberg														
Дані	SKDH			Тип куща		Характер росту		Забарвлення квітки		Пігментація на рослині		Забарвлення насіння		
	1	2	1	3	1	3	1	3	1	9	7	1	2	1
Алелі	SS	SF	FF	ZV	K	AA	aa	R	B	P	VP	Vn	Bk	Kn
Співвідношення	40	75	39	112	42	112	42	121	33	121	33	33	91	30
Практичне розщеплення	38,5	77	38,5	115,5	38,5	115,5	38,5	115,5	38,5	115,5	38,5	38,5	77	38,5
Теоретичне розщеплення (q)														
χ^2	0,12			0,42		0,42		1,05		1,05		5,22		
Результати розщеплення за біохімічними та морфологічними показниками гібридів F ₂ Первомайська/Isex														
Дані	SKDH			Тип куща	Характер росту	Забарвлення квітки			Пігментація на рослині		Забарвлення насіння			
	1	2	1			1	2	1	3	1	1	2	1	
Алелі	SS	SF	FF	За даною ознакою батьківські форми не розрізнялися	За даною ознакою батьківські форми не розрізнялися	B	Sf	F	P	VP	Vn	BCh	Ch	
Співвідношення	35	73	43			36	72	43	112	39	36	72	43	
Практичне розщеплення	37,8	75,5	37,7			37,8	75,5	37,7	113,2	37,8	37,8	75,5	37,7	
Теоретичне розщеплення (q)														
χ^2	1,03					0,99			0,05		0,99			

SS – зона ферментативної активності SKDH
 SF – зона ферментативної активності SKDH
 FF – зона ферментативної активності SKDH
 K – кушовий тип куща
 ZV – з завиваючою верхівкою тип куща
 AA – індетермінантний ріст
 aa – детермінантний ріст

R – рожеве забарвлення квітки
 B – біле забарвлення квітки
 F – фіолетове забарвлення квітки
 Sf – світло-фіолетове забарвлення квітки
 Vn – біле насіння
 Bk – біло-коричневе насіння
 Kn – коричневе насіння

BCh – біло-чорне насіння
 Ch – чорне насіння
 P – присутня пігментація на рослині
 VP – відсутня пігментація на рослині
 P – присутня пігментація боба

Аналіз успадкування морфологічних ознак у вище зазначених зразків та отриманих у результаті відповідних схрещувань гібридів показав наступні результати.

Успадкування характеру росту. З літературних джерел відомо, що характер росту стебла залежить від домінантного гену А (індетермінантний ріст) та його рецесивного алелю а (детермінантний ріст) [19].

Нами при схрещуванні рослин з детермінантним ростом (сорт Докучаєвська) з рослинами, що мали індетермінантний ріст (зразок Holberg) у F₁ всі рослини мали індетермінантний тип росту. У F₂ спостерігали розщеплення у співвідношенні 3AA:1aa (112:42, $\chi^2=0,42$), що відповідає теоретично очікуваному при моногенному успадкуванні.

Рослини батьківських сортів Первомайська та Isex за характером росту – детермінантні, всі гібриди першого покоління були детермінантного типу росту. Аналіз за типом росту у F₂ цієї гібридної комбінації не проводився.

Успадкування типу куща. Завивання верхівки рослин квасолі визначається геном *Fin*та епістатичним до нього геном *neu*[19]. Рослини материнського сорту Докучаєвська за типом куща - кущові, зразок Holberg - кущовий з виткою верхівкою. У F₁ за типом куща всі рослини були кущовими з завиваючою верхівкою (*Fin/neu*). У ході аналізу гібридів F₂ було отримано наступні результати: співвідношення фенотипічних класів у F₂ за типом куща 3ZV:1K (112:42, $\chi^2=0,42$), що відповідає теоретично очікуваному при моногенному успадкуванні.

За типом куща зразок Первомайська – кущовий, батьківська форма (Isex) також кущова. У F₁ за типом куща всі рослини були кущовими. Аналіз за типом куща F₂ цієї гібридної комбінації не проводився(табл.2).

Успадкування забарвлення квітки та насіння. Найбільш стабільною ознакою є забарвлення оболонки насіння і забарвлення квіток. Встановлені кореляції між забарвленням оболонки насіння і забарвленням квітки. Сорти з білим насінням мають білу квітку, з чорним – фіолетову, з коричневим – рожеву. Чим темніше забарвлення насіння, тим інтенсивніше забарвлена квітка Це результат плейотропної дії домінантних генів *R* і *Bl* [19].

При схрещуванні рослин з білим забарвленням квітки та насіння (зразок Докучаєвська) з рослинами, що мали рожеве забарвлення квітки та коричневе забарвлення насіння (Holberg) у F₁ всі рослини мали рожеве забарвлення квітки та коричнево-біле насіння. Рожева квітка утворюється у присутності гену *Nud*. Забарвлення насіння - ознака полігенна. На підставі вивчення спадковості сортів з різним забарвленням були запропоновані основні гени *PiGri* комплементарні до них – *C, J, Ins, Can, G, B, V, R*, гени-модифікатори *Flav, Och, Vsr* і гени часткового забарвлення – *T, Bip, Arc, Diff, Exp*[19].

Фактичне розщеплення за забарвленням квіток склало

3R:1B(121:33, $\chi^2=1,05$), що відповідає теоретично очікуваному при моногенному успадкуванні. Співвідношення фенотипічних класів у F_2 за забарвленням насіння склало 1Bn:2Bk:1Kn (33:91:30, $\chi^2=5,22$), що відповідає теоретично очікуваному при моногенному успадкуванні (див. табл. 2). Розщеплення за забарвлення квітки та насіння відбулося не тільки у кількісному а й у якісному співвідношенні можна припустити наявність у генотипі генів-модифікаторів.

При схрещуванні рослин з білим забарвлення квітки та насіння (сорт Первомайська) з рослинами, що мали фіолетове забарвлення квіток та чорне забарвлення насіння (зразок Isex) у F_1 всі рослини мали світло-фіолетове забарвлення квіток та біло-чорне забарвлення насіння, тобто неповне домінування забарвлення квіткі та насіння. Отже, у генотипі присутні гени *P*, *T*, *V* - квітка фіолетова, біла квітка у батьківської форми з'являється у присутності генів - *P*, *T*, *v*. Фактичне розщеплення за забарвленням квіток F_2 склало 1B:2Sf:1F ($\chi^2=0,99$), що відповідає теоретично очікуваному при моногенному успадкуванні. Співвідношення фенотипічних класів у F_2 за забарвленням насіння склало 1Bn:2BCh:1Ch ($\chi^2=0,99$), що також відповідає теоретично очікуваному при моногенному успадкуванні (табл.2). Оскільки за забарвленням квітки відбулося розщеплення не тільки у кількісному, а й у якісному співвідношенні, можна припустити наявність генів - модифікаторів.

Успадкування пігментації на сім'ядолях, стеблі, та бобах. Сорт квасолі Докучаєвська характеризувався відсутністю пігментації на сім'ядолях, бобах та стеблі. Зразок Holberg - сім'ядолі, біб та стебло з рожевою пігментацією. У F_1 за цими ознаками відмічена наявність пігментації на сім'ядолях, стеблі та бобах. Співвідношення фенотипічних класів у F_2 за пігментацією цих ознак 3P:1VP ($\chi^2=1,05$), що відповідає теоретично очікуваному при моногенному успадкуванні (див. табл. 2).

Сорт квасолі Первомайська характеризувався відсутністю пігментації на сім'ядолях, стеблі та бобах. Зразок Isex характеризувався наявністю фіолетової пігментації на сім'ядолях, стеблі та бобах. Гібриди F_1 характеризувалися наявністю фіолетової пігментації на сім'ядолях, стеблі та бобі. Співвідношення фенотипічних класів у F_2 за пігментацією сім'ядолей, стебла та боба 3P:1VP ($\chi^2=0,05$), що відповідає теоретично очікуваному при моногенному успадкуванні.

Аналіз зчеплення морфологічних та ізоферментних локусів. Наявність поліморфізму за ізоферментною системою у досліджуваних зразках квасолі дозволила провести аналіз на сумісне успадкування генів, що кодують цю ферментну систему, а також генів, що відповідають за успадкування морфологічних ознак (тип куща, характер росту, забарвлення квітки, пігментація на рослині, забарвлення насіння та ін.). Перевірка гіпотези на незалежне успадкування цих генів виявила наступні результати:

1. По комбінації Докучаєвська/Holberg співвідношення фенотипових класів склало 3:6:3:1:2:1 (для груп *Skdh* + характер росту; *Skdh* + забарвлення квітки; *Skdh* + пігментація на рослині, *Skdh* +тип куща, забарвлення насіння + характер росту та забарвлення насіння + тип куща), та 9:3:3:1 (для груп характер росту + забарвлення квітки, забарвлення квітки + тип куща, характер росту + пігментація на рослині та тип куща + пігментація на рослині). Отже ці гени належать до різних груп зчеплення. За парами ознак забарвлення насіння + пігментація на рослині, забарвлення квітки+пігментація на рослині, забарвлення насіння+забарвлення квітки та тип куща+характер росту встановлено наявність рекомбінації. Відсоток рекомбінацій відповідно становив 72%, 15%, 72% та 8,7% (табл. 3).

Таблиця 3.

Оцінка зчеплення між генами, які контролюють вивчені біохімічні та морфологічні ознаки у комбінації схрещування Докучаєвська/Holberg

Ознака	Генотипи F ₂				χ^2	Рекомбінація, %
1	2				3	4
<i>Забарвлення насіння</i>						
		<i>Vn</i>	<i>Bk</i>	<i>Kn</i>		
Пігментація на рослині	<i>P</i>	0	91	30	77,37	72 ± 3,62
	<i>vP</i>	33	0	0		
<i>Забарвлення квітки</i>						
		<i>R</i>	<i>B</i>	-		
Характер росту	<i>AA</i>	90	22	-	2,14	незалежне успадкування
	<i>aa</i>	31	11	-		
<i>Забарвлення квітки</i>						
		<i>R</i>	<i>B</i>	-		
Пігментація на рослині	<i>P</i>	121	0	-	128,46	15 ± 2,87
	<i>vP</i>	0	33	-		
<i>Характер росту</i>						
		<i>AA</i>	<i>aa</i>	-		
Пігментація на рослині	<i>P</i>	90	31	-	2,14	незалежне успадкування
	<i>vP</i>	22	11	-		
<i>Забарвлення насіння</i>						
		<i>Vn</i>	<i>Bk</i>	<i>Kn</i>		
Забарвлення квітки	<i>R</i>	0	91	30	77,37	72 ± 3,62
	<i>B</i>	33	0	0		
<i>Забарвлення насіння</i>						
		<i>Vn</i>	<i>Bk</i>	<i>Kn</i>		
Характер росту	<i>AA</i>	22	71	19	8,49	незалежне успадкування
	<i>aa</i>	11	20	11		

Продовження таблиці 3

1	2			3	4	
<i>Забарвлення насіння</i>						
		<i>Vn</i>	<i>Bk</i>	<i>Kn</i>		
Тип куща	<i>K</i>	11	20	11	8,49	незалежне успадкування
	<i>ZV</i>	22	71	19		
<i>Тип куща</i>						
		<i>K</i>	<i>ZV</i>	-		
Забарвлення квітки	<i>R</i>	31	90		2,14	незалежне успадкування
	<i>B</i>	11	22			
<i>Тип куща</i>						
		<i>K</i>	<i>ZV</i>	-		
Характер росту	<i>AA</i>	0	112		174,53	8,7 ± 2,27
	<i>aa</i>	42	0			
<i>Тип куща</i>						
		<i>K</i>	<i>ZV</i>	-		
Пігментація на рослині	<i>P</i>	31	90		2,14	незалежне успадкування
	<i>vP</i>	11	22			
<i>Skdh</i>						
		<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>		
Тип куща	<i>K</i>	11	21	10	0,62	незалежне успадкування
	<i>ZV</i>	29	54	29		
<i>Skdh</i>						
		<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>		
Характер росту	<i>AA</i>	29	54	29	0,62	незалежне успадкування
	<i>aa</i>	11	21	10		
<i>Skdh</i>						
		<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>		
Забарвлення квітки	<i>R</i>	32	59	30	1,27	незалежне успадкування
	<i>B</i>	8	16	9		
<i>Skdh</i>						
		<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>		
Забарвлення насіння	<i>Vn</i>	8	16	9	8,83	незалежне успадкування
	<i>Bk</i>	27	40	24		
	<i>Kn</i>	5	19	6		
<i>Skdh</i>						
		<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>		
Пігментація на рослині	<i>P</i>	32	59	30	1,27	незалежне успадкування
	<i>vP</i>	8	16	9		

2. По комбінації Первомайська/Isex аналіз наявності зчеплень показав наступне. Перевірка гіпотези на незалежне успадкування генів виявила такі результати: співвідношення фенотипових класів склало 3:6:3:1:2:1 (для групи *Skdh*+пігментація на рослині) та 1:2:1:2:4:2:1:2:1 (для груп *Skdh*+забарвлення квітки та *Skdh*+забарвлення насіння) (табл. 4). Гени, що контролюють ці ознаки знаходяться у різних групах зчеплення. За парами ознак забарвлення насіння + пігментація на рослині, забарвлення квітки+пігментація на рослині та забарвлення насіння+забарвлення квітки знайдені рекомбінації, відсоток яких відповідно становив 0,0%, 0,0% та 37%.

Таблиця 4.

Оцінка зчеплення між генами, які контролюють вивчені біохімічні та морфологічні ознаки у комбінації схрещування Первомайська/Isex

Ознака	Генотипи F ₂				χ^2	Рекомбінація, %
<i>Забарвлення насіння</i>						
		<i>Bn</i>	<i>BCh</i>	<i>Ch</i>		
Пігментація на рослині	P	0	72	43	74,82	0,0
	<i>vP</i>	36	0	0		
<i>Забарвлення квітки</i>						
		<i>B</i>	<i>Sf</i>	<i>F</i>		
Пігментація на рослині	P	0	72	43	74,82	0,0
	<i>vP</i>	36	0	0		
<i>Забарвлення насіння</i>						
		<i>Bn</i>	<i>BCh</i>	<i>Ch</i>		
Забарвлення квітки	<i>B</i>	36	0	0	389,7	37 ± 3,92
	<i>Sf</i>	0	0	0		
	<i>F</i>	0	72	43		
<i>Skdh</i>						
		<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>		
Забарвлення квітки	<i>B</i>	10	17	9	5,37	незалежне успадкування
	<i>Sf</i>	19	32	21		
	<i>F</i>	6	24	13		
<i>Skdh</i>						
		<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>		
Забарвлення насіння	<i>Bn</i>	10	17	9	5,37	незалежне успадкування
	<i>BCh</i>	19	32	21		
	<i>Ch</i>	6	24	13		
<i>Skdh</i>						
		<i>SS</i>	<i>SF</i>	<i>FF</i>		
Пігментація на рослині	P	25	56	34	1,79	незалежне успадкування
	<i>vP</i>	10	17	9		

Висновки. Таким чином, було встановлено незалежне успадкування таких пар ознак: *Skdh* + характер росту; *Skdh* + забарвлення квітки; *Skdh* + пігментація на рослині, *Skdh* + тип куща, забарвлення насіння + характер росту, забарвлення насіння + тип куща, характер росту + забарвлення квітки, забарвлення квітки + тип куща, характер росту + пігментація на рослині та тип куща + пігментація на рослині. Гени, що контролюють ці ознаки, очевидно, розташовані на різних хромосомах і можуть слугувати маркерами різних груп зчеплення. За парами інших ознак, а саме забарвлення насіння + пігментація на рослині, забарвлення квітки+пігментація на рослині, забарвлення насіння+забарвлення квітки та тип куща+характер росту (лише для комбінації Докучаєвська/Holberg) встановлено зчеплення генів та вирахувано відсоток рекомбінацій.

Введення в аналіз генів, у тому числі, що визначають важливі сільськогосподарські ознаки, дасть можливість не тільки складати генетичні карти квасолі, але й, можливо, використовувати ізоферменти як маркери важливих для селекції ознак.

Список використаних джерел

1. Goodman M.M., Stuber S.W., Newton K., Weissinger H.H. Linkage relationships of 19 enzyme loci in maize //Genetics. -1980. -V.69. -P.697-710.
2. Devine T.E., Kiang Y.T., Gorman M.B. Simultaneous genetic mapping of morphological and biochemical traits in soybean // J. Hered. -1984. -V.75.- P. 311-312.
3. Kiang Y.T. Mapping three protein loci on soybean chromosome // Crop. Sci. 1987. -V. 27.- P. 44-46.
4. Weeden N.F., Marx G.A. Chromosomal locations of twelve isozyme loci in *Pisum sativum* // J. Hered. -1984. -V.75. -P. 365-370/
5. Abler B.S.B., Edwards M.D., Stuber C.W. Isoenzymatic identification of quantitative trait loci in crosses of elite maize inbreds //Crop. Sci. - 1991. - Vol. 31, № 2. - P. 267-274.
6. Weeden N.F. An isozyme marker of resistance to bean yellow mosaic virus in *Pisum sativum* // J. Hered. -1984. -V.75. -P. 411-418.
7. Cristina Rodriguez-Suarez, Belen Mendez-Vigo, Astrid Paneda, Juan Jose Ferreira, Ramon Giraldez A genetic linkage map of *Phaseolus vulgaris* L. and localization of genes for species resistance to six races of anthracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*) //Theor Appl Genet. -2007. -V.114. - P. 713-722.
8. Weeden N.F. Linkage between the gene coding for the small unit of ribulose biphosphate carboxylase and the gene coding for malic enzyme in *Phaseolus vulgaris* // Annu Rep Bean Impr Coop.-1984.-№ 27.- P.123-124.

9. Weeden N.F. Distinguishing among white-seeded bean cultivars by means of allozyme genotypes // *Euphytica*.-1984.-№33.- P.199-208.
10. Weeden N.F. Genetic confirmation that the variation in the zymograms of 3 enzyme systems is produced by allelic polymorphism // *Annu Rep Bean Impr Coop*.-1986.- №29.- P.117-118.
11. Weeden N.F., Liang C.Y. Detection of a linkage between flower color and Est-2 in common bean // *Annu Rep Bean Impr Coop*.-1985.-№27.- P.87-88.
12. Koenig R., Gepts P. Allozyme diversity in wild *Phaseolus vulgaris*: further evidence for two major centers of genetic diversity // *Theor Appl Genet.* – 1989.- №78.-P. 809-817.
13. Sprecher SL (1988) Allozyme differentiation between gene pools in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.), with special reference to Malawian germplasm. PhD thesis, Michigan State University, East Lansing (UMI, Diss. Inform. Serv. 8900102).
14. Vallejos C.E., Chase C.D. Linkage between isozyme markers and a locus affecting seed size in *Phaseolus vulgaris* L. // *Theor Appl Genet.* – 1991. - № 81. – P.413-419.
15. Buishand T. J. The crossing of beans (*Phaseolus* spp.) / T. J. Buishand // *Euphytica*. – 1956. – V. 5. – P. 41–50.
16. Show C.R., Prasad R. Starch gel electrophoresis of enzymes – a compilation of recipes // *Biochem. Genet.* – 1970. – 4, № 2. – С. 297 – 320.
17. Тихомирова М.М. Генетический анализ: Учеб. Пособие.-Л.:Изд. Ленингр. ун-та, 1990.-280с.
18. Потоккина Е. К. Географическая изменчивость кустовых форм фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.) / Е. К. Потоккина // Сб. трудов по прикл. бот., ген. и сел. . – Л., 1987. – Т. 112. – С. 25–30.
19. Шелепина Г.А., Турков В.Д., Романченко А.И. Кариотип фасоли//Генетика культурных растений: зернобобовые, овощные, бахчевые. Л.: Агропромиздат, 1990. -82-84с.

В результате проведенных исследований было установлено независимое наследование таких пар признаков: *Skdh* + характер роста; *Skdh* + цвет цветка; *Skdh* + пигментация на растении, *Skdh* + тип куста, цвет семян + характер роста, цвет семян + тип куста, характер роста + цвет цветка, цвет цветка + тип куста, характер роста + пигментация на растении и тип куста + пигментация на растении. Гены, которые контролируют эти признаки, очевидно, находятся на разных хромосомах и могут служить маркерами разных групп сцепления. За парами других признаков, а именно цвет семян + пигментация на растении, цвет цветка + пигментация на растении, цвет семян + цвет цветка и тип куста + характер роста (лишь для комбинации Докучаевская / Holberg) установлено сцепление генов и подчитан процент рекомбинаций.

Введение в анализ генов, в том числе тех, которые определяют важные сельскохозяйственные признаки, даст возможность не только формировать генетические карты фасоли, но и, возможно, использовать изоферменты в качестве маркеров важных для селекции признаков.

As a result of the spent researches independent inheritance of such pairs signs has been established: *Skdh* + character of growth; *Skdh* + colour of a flower; *Skdh* + pigmentation on a plant, *Skdh* + bush type, colour of seeds + character of growth, colour of seeds + bush type, character of growth + colour of a flower, colour of a flower + bush type, character of growth + pigmentation on a plant and bush type + pigmentation on a plant. Genes which supervise these signs, obviously, are on different chromosomes and can serve as markers of different groups of coupling. Behind steams of other signs, namely colour of seeds + pigmentation on a plant, colour of a flower + pigmentation on a plant, colour of seeds + colour of a flower and bush type + character of growth (only for a combination Dokuchaevsky / Holberg) coupling of genes and percent recombinations is established.

Introduction in the analysis of genes, including which define the important agricultural signs, will give the chance not only to form genetic cards of a string bean, but also probably to use isoenzymes as markers of the important signs for selection.