

**АНАЛИЗ НАСЛЕДОВАНИЯ И СЦЕПЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ В ХРОМОСОМЕ 5R У РЖИ *Secale cereale* L.**

А.А. Коновалов, Е.А. Моисеева, Н.П. Гончаров  
Институт цитологии и генетики СО РАН, Россия

Проведен анализ расщепления в потомствах от анализирующих скрещиваний гибридов между яровой и озимой рожью (*Secale cereale* L.). Анализировали признаки: озимость-яровость, стекловидность соломинны, ароматическая алкогольдегидрогеназы (ААДГ) и шикиматдегидрогеназа (ШДГ). Обнаружено сопряженное наследование признаков ломкого (стекловидного) стебля и аллоферментов ААДГ, а также неслучайное расщепление ААДГ и ШДГ.

*Рожь, хромосома 5R, группа сцепления*

По генетике представителей трибы Triticeae Dum. (различные виды пшениц, эгилопсов, ржи, ячменя, пырея, и др.) существует огромная, практически необозримая литература. Это серии диплоидных и полиплоидных видов с основным числом хромосом  $x=7$ . Тем не менее унифицированные генные карты этих семи хромосом до сих пор не созданы. По каждой хромосоме существуют отрывочные сведения, которые при сопоставлении нередко противоречат друг другу (Гончаров, 2002; McIntosh et al., 1998)

В данной работе изучена связь между аллельными вариантами ароматической алкогольдегидрогеназы (ААДГ) и ломкостью стебля, а также признаком яровости-озимости. Известно, что активность и изоферментный состав ААДГ влияет на структуру стебля у различных видов растений (Mansell et al., 1976; Kutzuki et al., 1982; Tobias, Chow, 2005).

Этот фермент катализирует предпоследнюю реакцию процесса лигнификации стеблей – образование ароматических спиртов (из соответствующих альдегидов), из которых затем (под действием одной из полифенолоксидаз) образуется лигнин – трехмерный полимер, обеспечивающий основные прочностные характеристики стеблей сосудистых растений, особенно на разлом (прочность на разрыв обеспечивается другим компонентом клеточных стенок растений – целлюлозами).

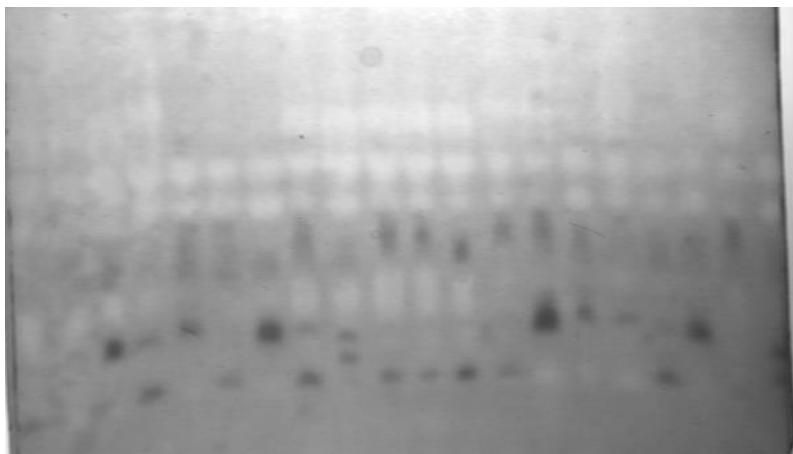
По литературным данным, локусы *Aadh1* и *bs* (brittle stem) у ржи находятся в 5-й хромосоме. В этой же хромосоме локализованы ряд других генов, в частности, *Vrn* (яровость-озимость) и *Skdh* (шикиматдегидрогеназа - фермент, также задействованный в ароматическом метаболизме) (Schlegel, Melz, 1993).

Ломкостебельная озимая рожь получена из ВИРа (рис. 1, образец к-11511, выделен В.Д. Кобылянским в 1969 г., изучен Суриковым и Романовой, 1982 г.). В качестве альтернативного родителя (яровой с нормальным стеблем) в скрещивании использовали сорт Онохойская. По локусу *Skdh* полиморфизм у этих образцов культурной ржи не обнаружен, полиморфный вариант найден в образце PI 240285 (*S. strictum* subsp. *anatolicum*) дикорастущей азиатской ржи (коллекция образцов ржи любезно предоставлена А.В. Вершининым, которому выражаем искреннюю признательность).



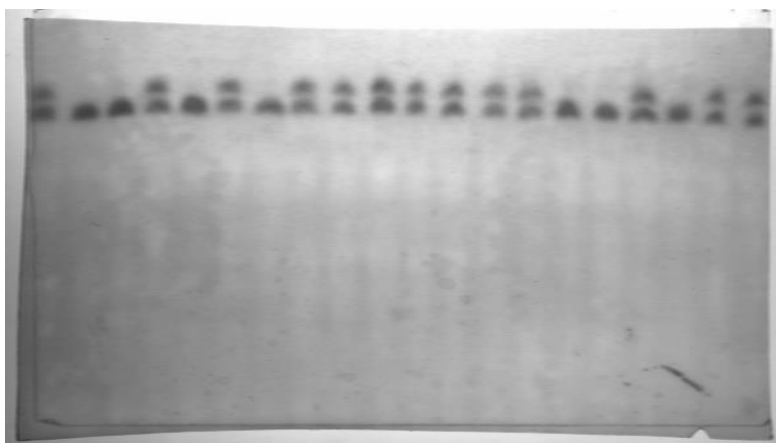
Рисунок 1. Ломкостебельная (стекловидная) рожь brittle stem (слева) и норма (справа)

Аллельные варианты ферментов анализировали по общепринятым методикам (Генетика изоферментов 1977; Гончаров, и др., 2007) в корнях проростков перед высадкой (рис. 2 и 3).



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20

Рисунок 2. Зимограмма ароматической алкогольдегидрогеназы у ржи. 1-20 – проростки из скрещивания двух гетерозигот FS x FS (F – быстромигрирующий аллель; S – медленномигрирующий аллель).



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20

Рисунок 3. То же, шикиматдегидрогеназа. Медленномигрирующий аллель заимствован из дикорастущей ржи: образец PI 240285 (*S. strictum* subsp. *anatolicum*, Турция)

Скрещивания проводили вручную, с кастрацией колосьев, в 2006-2007 гг., растения выращивали в сосудах с керамзитом, летом – на открытой площадке, зимой – в тепличном комплексе ИЦИГ СО РАН, г. Новосибирск.

Расщепление изучали в потомствах от анализирующих скрещиваний (см. рис. 2 и 3). Признаки яровости-озимости и ломкости-неломкости, по всей видимости, не сцеплены (табл. 1).

Таблица 1.  
Расщепление по яровости-озимости и ломкости-неломкости соломины в потомстве от анализирующих скрещиваний ржи

Фенотипы потомства	Яровые		Озимые		Всего	$\chi^2$
	ломкие	неломкие	ломкие	неломкие		
2	18	14	16	11	59	
3	3	6	7	6	22	
4	6	12	8	2	28	
всего	27	32	31	19	109	3,85

Между расщеплением по яровости-озимости и ААДГ связи также не обнаружено, но обнаружена связь между ломкостью стебля и ААДГ (табл. 2). Если эта связь обусловлена сцеплением, то коэффициент рекомбинации составил 12,5 %.

Таблица 2.  
Расщепление по морфологическим признакам и аллельным вариантам ароматической алкогольдегидрогеназы в потомстве от анализирующих скрещиваний ржи

Признаки	Яровые		Озимые		Всего	$\chi^2$
	FF	FS	FF	FS		
Aadh1	13	17	15	11	56	1,42 P < 0,9
	ломкие		неломкие			
	FF	FS	FF	FS		33,28 P > 0,999
	27	6	1	22	56	Rf = 12,50 %

В потомстве от опыления культурной ржи дикорастущим образцом азиатской ржи, гетерозиготным по Aadh1 и Skdh, обнаружено неслучайное расщепление по этим двум ферментным локусам (табл. 3). Если эта связь обусловлена сцеплением, то сцепление достаточно тесное: 2 рекомбинанта из 88, т.е. Rf = 2,27 %. Однако такой результат противоречит литературным данным, по которым гены

Aadh1 и Skdh находятся в разных плечах 5-й хромосомы (Schlegel, Melz, 1993). Связь между Aadh1 и стекловидностью (ломкостью) стебля также противоречит данным по локализации генов Aadh1 и br в разных плечах 5-й хромосомы ржи, но соответствует сведениям о связи ААДГ со структурой стебля у ряда видов сосудистых растений.

Таблица 3.

Расщепление по локусам Skdh и Aadh1 в потомстве от скрещивания культурной ржи (*S. cereale*, мать) с дикорастущим образцом PI 240285 (*S. strictum* subsp. *anatolicum*, опылитель)

Генотипы родителей: по Skdh: FF x FS

по Aadh1: FS x FS

Гены, генотипы	Aadh1			всего
	SS	FS	FF	
Skdh				
FF	35			35
FS	2	32	19	53
Всего	37	32	19	88

Значение  $\chi^2$  для Skdh (ожидаемое 1:1) = 3,68; P > 0,90

Значение  $\chi^2$  для Aadh1 (ожидаемое 1:2:1) = 13,91; P > 0,999

Значение  $\chi^2$  для дигенной комбинации = 80,16; P > 0,999

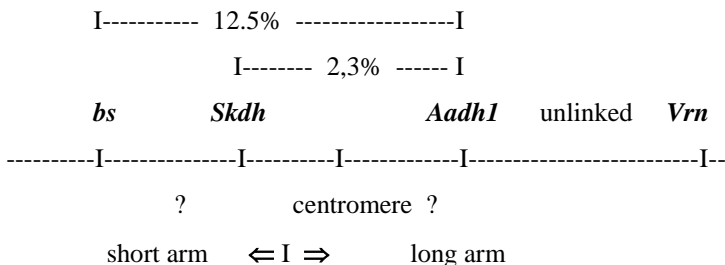
Rf = 2,27 %

Анализ наследования и сцепления некоторых признаков в хромосоме 5R у ржи *Secale cereale* L.

Расщепление по ферментным локусам отличается от ожидаемого соотношения классов. Это может быть связано с гаметным отбором, вызванным межвидовой гибридизацией или влиянием гаметофитного локуса S (S2, Sf2, S5 или T), который, по данным ряда авторов, находится в хромосоме 5R (Schlegel, Melz, 1993; Войлоков и др., 1994; Voylokov e. a., 1997).

**Выводы.** По результатам, полученным в данном исследовании, можно предположить такое расположение генов в пятой хромосоме ржи:

5R chromosome, *Secale sp.*



#### Библиографический список

1. Войлоков А.В., Фам Тхань Фыонг., Прияткина С.Н., Салтыковская Н.А., Немова И.А., Смирнов В.Г. Идентификация и локализация мутаций автофертильности у инбредных линий ржи // Генетика. – 1994. – Т. 30. – № 8. – С. 1057-1064.
2. Генетика изоферментов (Л.И. Корочкин, О.Л. Серов, А.И. Пудовкин и др.). Новосибирск: Наука. – 1977. – 275 с.
3. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сиб. университет. изд-во, 2002. – 252 с.
4. Гончаров Н.П., Е.Я. Кондратенко, С.В. Банникова, А.А. Коновалов, К.А. Головнина. Сравнительно-генетический анализ голозерной диплоидной пшеницы *Triticum sinskajae* и ее исходной форма *T. monosocum*. Генетика. – 2007. – Т. 43. – № 11. – С. 1491-1500.
5. Суриков И.М., Романова Н.П. Тесное сцепление гена стекловидной соломины с геном самонесовместимости у ржи. Бюлл. ВИР. – 1982. – Вып. 122. – С. 67-71.
6. Kutzuki H., Shimada M., Higuchi T. Regulatory role of cinnamil alcohol dehydrogenase in the formation of guaiacil and syringyl lignins. Phytochemistry. – 1982. – 21. – P. 19-23.
7. McIntosh R. A., Hart G. E., Devos K. M., Gale M. D., Rogers W. J. Catalogue of gene symbols for wheat // Proceed. 9th Intern. Wheat Genet. Symp. Saskatoon, Canada, 1998. – Vol. 5. – P. 1-235.
8. Mansell R.L., Babbel G.R., Zenk M.N. Multiple forms and specificity of cinnamil alcohol dehydrogenase from cambial regions of higher plants. Phytochemistry. – 1976. – 15. 1849-1853.
9. Schlegel R., Melz G. Genetic linkage map of rye (*Secale cereale*) Genetic maps. 6 ed. Cold Spring Harbor Lab. Press. 1993.
10. Tobias C.M., Chow E.K. Structure of the cinnamil-alcohol dehydrogenase gene family in rice and promoter activity of a member associated with lignification. Planta. 2005. 220(5): 678-688.

11. *Voylovkov A.V., Korzun V V., Borner A.* Mapping of three self-fertile mutations in rye (*Secale cereale*) using RFLP, isosyme and morphological markers. TAG. 1997. 97. 147-153.

Проведений аналіз розщеплення в потомствах від аналізуючих схрещувань гібридів між ярим та озимим житом (*Secale cereale* L.). Аналізували ознаки: озимість-яровість, скловидність соломини, ароматична алкогольдегідрогеназа (ААДГ) і шікіматдегідрогеназа (ШДГ). Виявлено сполучене успадкування ознак ламкого (скловидного) стебла і аллоферментів ААДГ, а також не випадкове розщеплення ААДГ і ШДГ.

Segregation analysis is carried out in the generations from check crossing of the hybrids between spring and winter rye (*Secale cereale* L.). Such traits as winter-spring habits, straw glassiness? Aromatic alcoholdehydrogenase and shikimatdehydrogenase. Conjugated inheritance of the traits- a glassy straw and alloenzymes (AADH), as well as, non-occasional segregation of AADH and SkDH was found.