

КАРТИРОВАНИЕ ГЕНОВ SH3 И HSH2 ОТНОСИТЕЛЬНО НЕКОТОРЫХ ЛОКУСОВ ХРОМОСОМЫ 5(1Н) ЯЧМЕНЯ

О.В. Нецветаева

г. Белгород, Белгородский государственный университет

У ячменя тип развития контролируется 3 генами, обозначаемыми символом Sh (Spring habit). Рецессивная гомозигота по всем генам sh является двуручкой, т.е. имеет генотип sh sh, sh2 sh2, sh3 sh3. Озимый тип развития обусловлен доминантным состоянием по гену Sh на фоне рецессивных гомозигот по остальным генам (Sh Sh, sh2 sh2, sh3 sh3) [Takahashi, 1964; Yasuda, 1975]. Присутствие доминантного аллеля по одному из генов Sh2 или Sh3 и при сочетании этих аллелей в одном генотипе приводит к формированию ярового типа развития растений ячменя независимо от аллельного состояния по гену Sh. Рецессивный ген sh эпистатичен генам sh2 и sh3 [Takahashi, 1964].

Sh3 sh3 (Яровой vs. озимый тип развития) показал сцепление в 36% рекомбинации с геном В (Черная окраска цветковых чешуй), который локализован в хромосоме 5 ячменя [Takahashi, Yasuda, 1971]. По отношению к другому фактору хромосомы 5 – trd (третья колосковая чешуя) ген sh3 наследовался независимо. Полученные данные дали основания цитируемым авторам отнести Sh3 sh3 к хромосоме 5. Дальнейших исследований по картированию гена sh3 относительно известных генов хромосомы 5 не проводилось. В связи с этим на генетических картах хромосомы 5 положение его не приводится [Søgaard, Wettstein-Knowles, 1987; Jensen, 1995, 2002; Kleinhofs, 2004]. Однако R.Takahashi and S. Yasuda [1971] считают, что ген sh3 в хромосоме 5 расположен проксимально. Подтверждений этому нет за исключением результатов, полученных на основе QTL (quantitative trait loci) анализа дигаплоидных линий от скрещивания озимого сорта Igr1 с яровым - Triumph [Laurie et al., 1995]. Авторы утверждают, что один из генов чувствительности к фотопериоду, обозначенный ими prpd-H2, нахо-

дится в длинном плече хромосомы 5(=1Н) ячменя.

С целью определения положения гена sh3 в хромосоме 5 использовали формы, маркирующие оба плеча этой хромосомы и различающиеся аллелями локуса Sh3.

Материал и методы.

В первой комбинации одним родителем была яровая форма Sh3 к-376446 с генотипом по генам развития: ShSh, sh2 sh2, Sh3 Sh3, полученная от R. Takahashi и S. Yasuda, а вторым – типично озимый ячмень сорта Оксамыт. Родители отличались также по локусам Hrd A и Hrd B, обуславливающим различия по вариантам гордеинов, а также по аллелям, контролирующим развитие волосков на влагалище листа, которые обусловлены геном, обозначенном здесь как Hsh2 (Hairy leaf sheath 2). Для идентификации аллелей по гордеинкодирующим факторам (Hrd – локусы) использовали электрофоретический анализ в крахмальном геле (рН 3,1; алюминий лактатный буфер) спирторастворимых белков эндосперма смеси зерен с каждого растения F₂. Методика электрофореза гордеинов описана А.А. Поморцевым и др. [1985].

В качестве родителей во второй комбинации скрещивания использовали яровые формы. Один родитель представлял маркерную линию Gle 1 + В + int-a², несущую доминантные гены Gle 1 (Глянцевый колос), В (Черная окраска цветочных чешуй) и рецессивный - int-a² (интермедиальный колос a²). Второй родитель (линия Sh3 к-376446), по данным локусам нес альтернативные аллели и имел генотип по генам типа развития ShSh, sh2 sh2, Sh3 Sh3, а также отличался наличием волосков на нижнем листовом влагалище, и нес рецессивный аллель v (многорядный колос).

С целью увеличения информативности скрещиваний, морфологические при-

знаки растений F₂ дополнительно тестировали по F₃. Для этого потомство каждого растения F₂ пересевалось отдельными 1,5 м рядками и оценивалось на гомозиготность. Для выявления различий по Sh3 sh3 зерна F₃ с каждого растения F₂ высевались весной в полевых условиях и семьи оценивались по колошению. Озимые гомозиготы при весеннем посеве не выколашивались. Среди гетерозиготных семей в F₃ встречались растения с яровым и озимым типом развития. Соответственно, семьи, несущие в гомозиготе доминантные аллели Sh3, характеризовались отсутствием растений с озимым типом развития - не колосющихся при весеннем посеве.

Сцепление между генами рассчитывали методом максимального правдоподобия [Фишер, 1958].

Результаты и их обсуждение.

В таблице 1 представлены результаты анализа сцепления генетических факторов хромосомы 5 ячменя. Лocusы Hrd ориентированы в хромосоме 5 так, что Hrd B по отношению к Hrd A находится дистально

[Нецветаев, 1978]. В соответствии с последней ревизией генома ячменя факторы Hrd (=Hog) маркируют короткое плечо хромосомы 5 (=1H)S [Lundqvist et al., 1997]. Символика обозначения аллелей locusов Hrd A и Hrd B в табл. 1 приводится в соответствии с описанием А.А.Поморцева и др. [1985]. Как видно, ген Sh3 наибольшее сцепление показал с фактором Hrd A и более слабое с - Hrd B. Следовательно, Sh3 sh3 относительно сегмента с гордеинкодирующими locusами расположен проксимально. В то же время, обнаружено сцепление между генами Sh3 и Hsh2, что может свидетельствовать о локализации доминантного фактора Hsh2, обуславливающего наличие волосков на влагалище листа у формы Sh3 к-376446, в хромосоме 5. Наиболее вероятное расположение изученных генетических факторов в хромосоме 5 ячменя демонстрирует рисунок. Таким образом, ген sh3 может располагаться вблизи центромеры, а Hsh2 hsh2 (Волосатое vs. голое листовое влагалище 2) в длинном плече этой хромосомы.

Таблица 1

Оценка сцепления гена Sh 3 с генетическими факторами хромосомы 5 ячменя в комбинации Sh 3 X Оксамыт.

Символы аллелей A x B a b	Фенотипы в F ₂ (тест по F ₃)			n	Фаза	χ ² _L	Рекомбинация, %
	BB	Bb	bb				
<u>Sh 3</u> x <u>Hsh2</u> sh 3 hsh2	AA Aa aa	17 5 3	21 49 12	11 25 7	150	при- тяж.	14,03 40,9±3,9
<u>Sh 3</u> x <u>Hrd A12</u> sh 3 Hrd A1	AA Aa aa	15 19 2	22 42 8	10 14 12	144	при- тяж.	10,02 38,3±3,9
<u>Sh 3</u> x <u>Hrd B13</u> sh 3 Hrd B6	AA Aa aa	11 23 2	26 36 7	10 16 13	144	при- тяж.	10,35 41,9±4,0
<u>HrdA12</u> x <u>Hrd B13</u> Hrd A1 Hrd B6	AA Aa aa	26 9 1	5 50 14	5 13 22	145	при- тяж.	81,24 20,4±2,7
<u>Hsh2</u> x <u>Hrd A12</u> hsh2 Hrd A1	AA Aa aa	7 22 7	14 37 21	2 21 13	144	при- тяж.	4,64 42,3±4,0
<u>Hsh2</u> x <u>Hrd B13</u> hsh2 Hrd B6	AA Aa aa	7 24 5	11 36 22	6 19 14	144	при- тяж.	5,02 43,2±4,1

Оценка сцепления локусов хромосомы 5 ячменя Gle 1, B, Hs в комбинации
Gle 1 + B + int-a² X Sh 3 + Hs + v.

Символы аллелей $\frac{A}{a} \times \frac{B}{b}$	Фенотипы в F ₂ (тест по F ₃)			n	Фаза	χ^2_L	Рекомбинация, %	
	BB	Bb	bb					
$\frac{Gle\ 1}{gle\ 1} \times \frac{B}{b}$	AA Aa aa	12 26 16	16 13 6	6 13 6	114	при- тяж.	0,19	52,0 \pm 4,7
$\frac{Gle\ 1}{gle\ 1} \times \frac{Hsh2}{hsh2}$	AA Aa aa	10 8 8	15 25 12	8 19 9	114	от- тал- кив.	0,24	52,3 \pm 4,7
$\frac{B}{b} \times \frac{Hsh2}{hsh2}$	AA Aa aa	8 10 7	26 15 12	20 10 6	114	от- тал- кив.	8,16	42,7 \pm 4,5

Учитывая полученные результаты, был проведен анализ сцепления гена Hsh2 с Bb (Черная vs. белая цветковая чешуя) и Gle1 gle1 (Глянцевый vs. восковидный колос). В данном случае ген B маркирует длинное плечо хромосомы 5 (=5L), а Gle1 – короткое плечо (=5S). Доминантный ген Gle1, контролирующий отсутствие воскового налета на колосе у растений ячменя, тесно сцеплен с Hrd B и расположен от него дистально (V.P. Netsvetaev and A.A. Sozinov, 1984; В.П. Нецветаев, 2000). В данном случае оба родителя имели яровой тип развития. В потомстве F₂ и F₃ не выщеплялись озимые формы, что свидетельствовало об отсутствии различий между этими родителями по гену Sh3. К сожалению в этой ком-

бинации сложно было использовать ген int-a² (интермедиум a²), маркирующий прицентромерный район хромосомы 5 (G. Persson, 1969), т.к. рецессивные факторы int-a² и v (хромосомы 2) имеют близкое фенотипическое проявление. Поэтому они были исключены из генетического анализа. Bb обнаружил сцепление с фактором Hsh2 (табл. 2). Локус Gle1 показал независимое наследование как с Bb, так и с Hsh2 hsh2. Эти данные подтверждают результаты, полученные в предыдущей комбинации скрещивания. Таким образом, ген Hsh2 линии Sh3 к-376446 расположен в длинном плече хромосомы 5 между локусами B и Sh3, как показано на рисунке

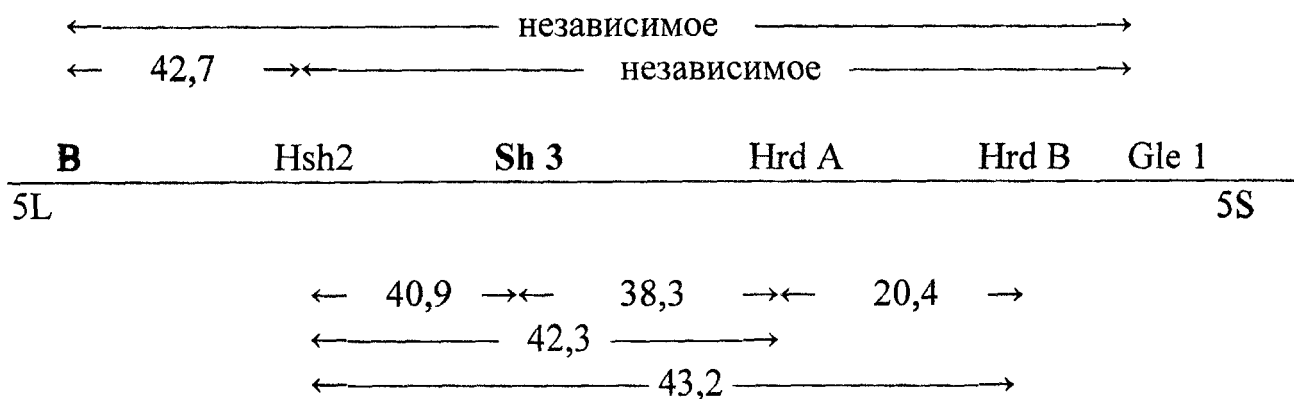


Рис. Расположение локусов Sh 3 и Hsh2 относительно известных генов хромосомы 5 ячменя.

Список литературы

Нецветаев В.П. Картирование локусов Hrd у ячменя с помощью реципрокных транслокаций / Биологические основы рациональн.использ. животн. и растит. мира / В.П. Нецветаев. – Рига: Зинатне, – 1978. – С. 145–146.

Поморцев А.А. Полиморфизм культурного ячменя (*Hordeum vulgare*) по гордеинам / А.А. Поморцев, В.П. Нецветаев, А.А. Созинов // Генетика. – 1985. – Т.21, №4. – С. 629–639.

Фишер Р.А. Статистические методы для исследователей / Р.А. Фишер. – М.: Госстатиздат, 1958. – 236 с.

Jensen J. Coordinator's report: chromosome 5 / J. Jensen // Barley Genetics Newsletter. – 1995. – V. 25. – P. 96–98.

Jensen J. Coordinator's report: chromosome 5 / J. Jensen // Barley Genetics Newsletter. – 2002. – V. 32. – P. 141–143.

Kleinhofs A. Integrating molecular and morphological / physiological marker maps / A. Kleinhofs // Barley Genetics Newsletter. – 2004. – V. 34. – P. 111–122.

Laurie D.A. RFLP mapping of 5 major genes and 8 quantitative trait loci controlling flowering time in a winterXspring barley (*Hordeum*

vulgare L) cross / D.A. Laurie, N. Pratchett, J.H. Bezzant, J.W. Snape J.W // Genome. – 1995. – V. 38. – P. 575–585.

Lundqvist U. New and revised descriptions of barley genes / U. Lundqvist, J.D Franckowiak, T. Konishi // Barley Genetics Newsletter. – 1997. – V. 26. – P. 22–477.

Persson G. An attempt to find suitable genetic markers for dense ear loci in barley I / G. Persson // Hereditas. – 1969. – V. 62, №. 3. – P. 25–96.

Søgaard B. Genes and chromosomes / B. Søgaard, P. von. Barley Wettstein-Knowles // Carlsberg Research Communications. – 1987. – V. 52, № 2. – P. 123–196.

Takahashi R. Further studies on the phylogenetic differentiation of cultivated barley / R. Takahashi // Barley Genetics I. Wageningen. – 1964. – P. 19–26.

Takahashi R. Genetics of earliness and growth habit in barley / R. Takahashi, Sh. Yasuda // Barley Genetics II. Proc.2nd International Barley Genet. Symp. – Washington, 1971. – P. 388–408.

Yasuda Sh. Effect of four different spring genes on earliness of heading, grain yield and some yield components / Sh. Yasuda // Barley Genetics III. Garching. – 1975. – P. 702.

УДК 58.032

ИНДУКЦИЯ СТРЕССА И ПУТИ ВЫВЕДЕНИЯ СЕМЯН ИЗ СТРЕССОВОГО СОСТОЯНИЯ

В.П. Грязнов

г. Белгород, Белгородский государственный университет

Стресс - есть неспецифический ответ организма на любое воздействие, нарушающее его нормальное функционирование.

Стрессовое состояние организма длится от начала до окончания действия стресса, а затем наблюдается лаг-фаза - переходное состояние к нормальному функционированию. Стресс, как правило, вызывает: гидролитический распад запасных веществ, накопление продуктов жизнедеятельности, ядов и др. соединений [Шматько, 1989]. Длительность лаг-фазы зависит от силы и продолжительности действия стрессового фактора.

Многие факторы среды оказывают

отрицательное воздействие на посевные качества семян. Воздействуя на семена в процессе их формирования, налива и созревания, находящиеся на материнском растении или во время набухания и прорастания после посева, в семенах возникает стресс [Николаева, 1985].

Известно, что почвенный раствор содержит определенное количество солей. Степень засоления почв, различна. Мы поставили задачу - выяснить, как ведут себя семена на таких почвах. Для этого провели модельный опыт. Семена исследуемых культур намачивали в растворе NaCl различной концентрации (0,1-1,0 М) в течение 1-3 суток. Затем проращивали их обычным