

## ГЕНЕТИКА РАСТЕНИЙ

УДК 575.116

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОЛЛЕКЦИИ СОРТОВ САМООПЫЛИТЕЛЯ ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭФФЕКТА СЦЕПЛЕНИЯ МЕЖДУ ГЕНАМИ

© 1999 г. В. П. Нецветаев, Р. Н. Календарь

Белгородский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Белгород 308001;

факс: (07222) 27-88-71

Поступила в редакцию 25.02.98 г.

Окончательный вариант получен 21.04.98 г.

Показана возможность использования коллекции сортов самоопылителя в качестве популяции  $F_{\rightarrow\infty}$  для оценки сцепления между генетическими факторами. В качестве критерия оценки сцепления рекомендуется применять  $\chi^2$ , отражающий вариацию частот генотипов, связанную со сцеплением. Предложенный подход апробировался на основе опубликованных описаний сортов ячменя в каталогах Японии и Швеции. В качестве экспериментального материала использовалась коллекция из 224 сортов ярового ячменя, исследованная по 10 молекулярным и 10 биохимическим маркерам. Девять биохимических и один молекулярный маркеры имели известную локализацию. В результате удалось картировать один молекулярный маркер (*P8c1*) на хромосоме 1 между локусами *Amy2* и *Est5*; в длинном плече хромосомы 3 - два молекулярных маркера со следующим порядком расположения относительно известных эстеразных локусов: *P2c2-Est1-Est4-P2c1*. Один молекулярный маркер (*P8c4*) ассоциирован с геном *Est11*, расположенным в коротком плече хромосомы 3. Картировано пять генетических факторов в хромосоме 4 со следующим порядком расположения: *SodS-P6#850-P6#800-P6#900-Bmy1*. Обнаружено упорядоченное "квазисцепление" между факторами, расположенными в разных хромосомах. Три молекулярных маркера - *P3#625*, *P8c2*, *P8c3* не показали сцепления ни с одним из изученных генетических факторов.

Обычно при оценке сцепления генов на самоопылителях пользуются анализом  $F_2$ . В последние годы в связи с введением в генетический анализ молекулярных и биохимических маркеров стали шире привлекать дигаплоидные линии [1,2]. Последний метод имеет два основных преимущества: во-первых, отсутствие гетерозигот соответственно уменьшает количество фенотипических классов, что упрощает группировку анализируемой популяции и позволяет обходиться меньшим числом биохимических анализов при наличии большого числа маркеров; во-вторых, частота рекомбинации математически проще описывается и имеет высокую информативность [2]. К недостатку метода необходимо отнести трудоемкость и дороговизну получения удвоенных гаплоидов. В то же время подобную гомозиготную популяцию, обходящую указанный недостаток, могут представлять сорта самоопылителей, когда родоначальным растением являлась гетерозигота. Впервые такой подход, по данным  $F_{\rightarrow\infty}$ , использовался для картирования пяти локусов, контролирующих запасные белки, у ячменя [3]. Метод обладает достаточно высокой информативностью и математически просто описывается [4].

В настоящее время, когда все шире используется метод амплификации ДНК при помощи полимеразной цепной реакции (ПЦР), а продукты амплификации выступают в качестве молекуляр-

ных маркеров, встал вопрос об их картировании. Наряду с применением гаплоидов для локализации молекулярных маркеров [1] высокую эффективность показал также метод анализа  $F_{\rightarrow\infty}$  [5]. Следует отметить, что продукты ПЦР в целом проявляют себя как доминантные неаллельные маркеры и множественный аллелизм для них не характерен. Развивая генетический анализ по  $F_{\rightarrow\infty}$ , можно допустить, что вид, например *Hordeum vulgare* L., произошел от одного родоначального растения, и если оно было гетерозиготным по большинству маркеров, то частоты встречаемости их сочетаний среди вида должны отражать тесноту сцепления между ними. Если же дивергенция внутри вида происходила поэтапно, то можно ожидать, что известные тесно сцепленные локусы могут вести себя как независимые. Возможны и другие необычные результаты.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве материала использовались 224 сорта ярового ячменя, основная масса из которых была районирована на территории бывшего СССР. Гетерогенные сорта по молекулярному или изоферментному маркеру, полученные от гетерозиготы по данному признаку, исключались при оценке сцепления. В связи с этим размер выборки

при анализе сцепления между разными маркерами неодинаков и, как правило, меньше 224.

При гибридологическом анализе иногда расщепление по одному или обоим генам существенно отклоняется от ожидаемого. В связи с этим целесообразнее приводить ту величину  $\chi^2_i$ , которая определяет степень сцепления генов:  $\chi^2_i = \chi^2 - \chi^2_a - \chi^2_b$  [6]. Это положение справедливо и для других типов скрещивания. В частности, аналогичная ситуация иногда наблюдается при анализе дигаплоидов. Для таких случаев Шьюри и др. [2] при расчетах рекомбинации рекомендуют использовать средне-геометрические значения. Формулы для расчета частоты рекомбинации и ее ошибки при анализе  $F_{\infty}$  по геометрическим средним будут иметь вид

$$p = \frac{\sqrt{ab}}{2\sqrt{cd}};$$

$$Sp = 0.5p(1+p)\sqrt{1/b+1/c+1/a+1/d},$$

где  $p$  - частота рекомбинации;  $Sp$  - ошибка частоты рекомбинации;  $a$  и  $b$  - наблюдаемые численности соответствующих рекомбинантных классов;  $c$  и  $d$  - наблюдаемые численности соответствующих родительских классов.

Выделение растительной ДНК, проведение полимеразной цепной реакции, идентификация продуктов ПЦР проводились методами, описанными ранее [7]. Праймеры, использованные для амплификации ДНК, приведены в табл. 1.

Электрофорез супероксиддисмутазы, выделенной из корней 7-дневных проростков ячменя и контролируемой локусом *SodS*, проводили по методике, изложенной ранее [8]. Локализация данного генетического фактора неизвестна. Электрофорез эстераз, выделенных из 7-дневных проростков, проводился в полиакриламидном геле [9], что позволяло идентифицировать шесть локусов: *Est1*, *Est2*, *Est4*, *Est5*, *Est11*, *Est12*. Три из них, *Est1*, *Est2*, *Est4*, расположены в длинном плече хромосомы 3 [9, 10] и тесно сцеплены [10]. Один локус, *Est5*, находится в коротком плече хромосомы 1 [9, 11]. *Est11* локализован в коротком плече хромосомы 3 [9]. Ген *Est12* расположен в хромосоме 2 [12].  $\beta$ -Амилаза выделялась из сухого зрелого зерна, а  $\alpha$ -амилаза - из эндосперма проросшего семени. Методика электрофореза и идентификация амилаз описаны раньше [13].  $\beta$ -Амилаза контролируется локусом *Bmy1*, локализованным в хромосоме 4. Маркером этого локуса может служить продукт амплификации массой 900 пн при использовании праймера P6 (*P6#900*) [14].  $\alpha$ -Амилаза ячменя контролируется двумя локусами: *Amy1*, ассоциированным в длинном плече хромосомы 6, и *Amy2*, расположенным в длинном плече хромосомы 1 [12, 15]. Таким образом, из семи хромосом ячменя было охвачено генетическими маркера-

ми, с известной локализацией, пять: хромосомы 1, 2, 3, 4 и 6.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка возможности использования коллекций сортов ячменя для генетического анализа проводилась на основе опубликованных в каталогах Японии и Швеции описаний сортообразцов, находящихся в национальных коллекциях [16, 17]. Результаты оценки сцепления приведены в табл. 2. В качестве генетических маркеров брали гены с известной локализацией. Так, доминантный аллель *B1e* контролирует развитие голубой окраски эндосперма, а альтернативный ему аллель *ble* - отсутствие окраски. Фактор *B1e* локализован в коротком плече хромосомы 3 на расстоянии приблизительно в 30% рекомбинации от центromеры [18]. Другой ген - *Bt*, обуславливающий развитие ломкости колоса, также расположен в коротком плече хромосомы 3 на расстоянии около 9% рекомбинации от центromеры [19]. Таким образом, между указанными генетическими факторами должно быть сцепление величиной около 20% рекомбинации. Действительно, анализ 484 сортообразцов японской коллекции показал такое соотношение четырех возможных фенотипов, оценка которых с точки зрения сцепления дает близкую к ожидаемой величину (табл. 2). Эти результаты свидетельствуют о возможности использования указанного подхода для оценки сцепления. Анализ сцепления генов с заведомо независимым наследованием подтверждает это. Так, доминантный ген *Hs*, контролирующий наличие волосков на листовой пластинке, локализован в хромосоме 4, а другой доминантный ген *S*, обуславливающий опушение основной щетинки зерновки, расположен в хромосоме 7 [20]. Следовательно, указанные генетические факторы должны наследоваться независимо. Данные табл. 2 подтверждают это. Другие генетические факторы - *IV* (двурядность vs. многорядность) и *Kk* (фуркатность vs. отсутствие фурок), расположенные соответственно в хромосомах 2 и 4 [20], по критерию  $\chi^2_i$  показыва-

**Таблица 1.** Праймеры, использованные для амплификации ДНК

| Праймер | Последовательность 5-3' | Ta min-max °C |
|---------|-------------------------|---------------|
| P2      | GACAGACACACAGACA        | 50.1 - 51.5   |
| P3      | CATTACCTCACACTATAC      | 51.5 - 52.8   |
| P6      | CACCAACTTCACCCTCC       | 53.7 - 55.1   |
| P8      | CAGCAAACAGCTATGAC       | 52.0 - 53.3   |

Примечание. Ta<sub>min-max</sub> - оптимальная температура отжига, если продуктом реакции являются молекулы от 300 до 2000 пн и (C+G)-составом, равным 50%.

**Таблица 2.** Результаты анализа сцепления между генетическими факторами ячменя, оцененные по данным описанных коллекций Японии [16]\* и Швеции [17]<sup>#</sup>

| Изученные<br>локусы | Количество сортов |     |     | Выборка | $\chi^2_i$ | Рекомбинация, %              |                | $\chi^2_i$ |
|---------------------|-------------------|-----|-----|---------|------------|------------------------------|----------------|------------|
|                     | Фенотипы          | BB  | bb  |         |            | арифметическа                | геометрическая |            |
| <i>*Blex Bt</i>     | AA                | 58  | 298 | 484     | 73.03      | 22.0+ 3.1                    | 33.915.5       | 10.63      |
|                     | aa                | 38  | 90  |         |            |                              |                |            |
| <i>*Hs x S</i>      | AA                | 251 | 9   | 531     | 0.32       | Независимая<br>(независимая) | 4.58           |            |
|                     | aa                | 250 | 21  |         |            |                              |                |            |
| <i># V x K</i>      | AA                | 15  | 304 | 556     | 8.81       | 38.8 ±4.7                    | 55.9118.8      | 0.27       |
|                     | aa                | 9   | 228 |         |            |                              |                |            |
| <i>#B x N</i>       | AA                | 36  | 1   | 896     | 559.5      | (независимая)                | 0.95           |            |
|                     | aa                | 801 | 58  |         |            |                              |                |            |
| <i>#N x V</i>       | AA                | 127 | 160 | 339     | 0.36       | 426.6 ± 65.8                 | 31.0120.7      | 4.29       |
|                     |                   | aa  | 15  |         |            | 37                           | 5.9±0.9        |            |
|                     |                   |     |     |         |            | Независимая                  |                |            |

ют слабое сцепление. Величины рекомбинации, рассчитанные обычным способом, и геометрическое ее значение не совпадают (табл. 2), что может свидетельствовать о независимом наследовании. Аналогичная ситуация наблюдалась при анализе сцепления факторов *Bb* (черная vs. светлая окраска цветочной чешуи) и *Nn* (пленчатость vs. голозерность), которые находятся под контролем соответственно хромосом 5 и 1 [20]. В данном случае критерий  $\chi^2$  имеет высокосущественную величину (табл. 2). Однако оценки рекомбинации, рассчитанные двумя способами, существенно различаются. Так, для фазы притяжения они были соответственно 426.6 ± 65.8 и 31.0 ± 20.7%. Первая цифра, как видно, абсурдна. Если аллели находились в фазе отталкивания, то данные величины были соответственно равны 5.9 ± 0.9 и 80.7 ± 74.6%. Такие неоднозначные оценки могут свидетельствовать только об одном: полученная величина  $\chi^2$  связана не со сцеплением, а с отклонением встречаемости наблюдаемых фенотипов в силу других причин. Вполне возможно, что мутация по гену *N* (пленчатость) в сторону *n* (голозерность) возникла значительно позже наследственной вариации по *Bb*. В то же время, судя по оценке сцепления между генами *N* и *V*, они наследуются независимо (табл. 2), как и ожидалось. Таким образом, приведенные данные подтверждают возможность оценки сцепления между генами по данным анализа коллекции сортов при использовании коллекции как популяции самоопылителя  $F \rightarrow \infty$ . Целесообразно в качестве оценки использовать  $\chi^2$ , о чем речь пойдет ниже.

Анализ коллекции сортов ярового ячменя показал, что использование указанных выше прай-

меров позволяет раздифференцировать сорта по десяти молекулярным продуктам. Все сорта по этим маркерам можно разделить только на две группы: с наличием или с отсутствием соответствующего молекулярного продукта. Так, праймер *P2* дает два продукта - *P2c1* и *P2c2*, по которым наблюдается внутривидовое указанное разнообразие. *P3* позволяет идентифицировать один продукт - *P3#625*, размером 625 пн, по которому существуют различия между сортами. С помощью праймера *P6* выявляются три молекулярных маркера - *P6#800*, *P6#850*, *P6#900*, дающих возможность провести внутривидовую дифференциацию и имеющих соответственно размеры 800, 850, 900 пн. Праймер *P8* позволяет различать сорта по четырём продуктам: *P8c1*, *P8c2*, *P8c3*, *P8c4*. Некоторые образцы амплификации ДНК сортов ячменя с указанными здесь праймерами можно видеть на рисунках, опубликованных ранее [5, 7, 14].

Результаты оценки сцепления между десятью молекулярными и десятью изоферментными маркерами представлены в табл. 3 и 4. Как видно, большинство изученных генетических факторов показало независимое наследование между собой. В то же время значительная часть факторов обнаружила сцепление (табл. 4). Анализ табл. 4 показывает, что некоторые результаты (как и в табл. 2 между генами *V* и *K*, а также *B* и *N* дают неоднозначные показатели при расчетах рекомбинации, полученных обычным способом и на основе геометрической оценки. Следовательно, завышенные значения  $\chi^2$  можно отнести не на счет сцепления, а на счет отклонений в распределении частот, связанных с другими причинами. Таким образом, можно считать, что наследование между факторами *P2c3* x *SodS*, *P8c2* x *P8c1*, *P8c2* x *SodS*,

Таблица 3. Комбинации генов, показавшие при анализе коллекции сортов ярового ячменя по критерию  $\chi^2$  независимое наследование

|                               |                             |                               |                               |
|-------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| <i>Bmy1</i> x <i>SodS</i>     | <i>P8c4</i> x <i>P3#625</i> | <i>P8c4</i> x <i>P2c2</i>     | <i>P8c4</i> x <i>P6#800</i>   |
| <i>P8c4</i> x <i>P6Я850</i>   | <i>P8c4</i> x <i>P6#900</i> | <i>P8c3</i> x <i>P3#625</i>   | <i>P8c3</i> x <i>P2c2</i>     |
| <i>P3c3</i> x <i>P6#800</i>   | <i>P8c3</i> x <i>P6#850</i> | <i>P8c3</i> x <i>P6#900</i>   | <i>P8c2</i> x <i>P3#625</i>   |
| <i>P8c2</i> x <i>P2c2</i>     | <i>P8c2</i> x <i>P6#800</i> | <i>P8c2</i> x <i>P6#850</i>   | <i>P2c1</i> x <i>P6#900</i>   |
| <i>P8c1</i> x <i>P3#625</i>   | <i>P8c1</i> x <i>P2c2</i>   | <i>P8c1</i> x <i>P6#850</i>   | <i>P8c1</i> x <i>P6#900</i>   |
| <i>P3#625</i> x <i>P2c1</i>   | <i>P3#625</i> x <i>P2c2</i> | <i>P3#625</i> x <i>P6#800</i> | <i>P3#625</i> x <i>P6#850</i> |
| <i>P3#625</i> x <i>P6#900</i> | <i>P2c1</i> x <i>P2c2</i>   | <i>P2c1</i> x <i>P6#900</i>   | <i>P2c1</i> x <i>P6#850</i>   |
| <i>P2c1</i> x <i>P6#900</i>   | <i>P2c2</i> x <i>P6#900</i> | <i>P2c2</i> x <i>P6#850</i>   | <i>P2c2</i> x <i>P6#900</i>   |
| <i>P2c2</i> x <i>Bmy1</i>     | <i>P2c2</i> x <i>SodS</i>   | <i>P6#900</i> x <i>SodS</i>   | <i>P6#850</i> x <i>Bmy1</i>   |
| <i>P6П800</i> x <i>Bmy1</i>   | <i>Em1</i> x <i>Est5</i>    | <i>Em4</i> x <i>Em5</i>       | <i>Am1</i> x <i>Amy2</i>      |
| <i>Em5</i> x <i>Amy1</i>      | <i>P8c2</i> x <i>Est4</i>   | <i>P8c2</i> x <i>Amy1</i>     | <i>P8c1</i> x <i>Amy1</i>     |
| <i>P8c3</i> x <i>Amy1</i>     | <i>P8c4</i> x <i>Est4</i>   | <i>P8c4</i> x <i>Amy1</i>     | <i>P3#625</i> x <i>Est1</i>   |
| <i>P3#625</i> x <i>Est12</i>  | <i>P3#625</i> x <i>Est4</i> | <i>P3#625</i> x <i>Est5</i>   | <i>P3#625</i> x <i>Est11</i>  |
| <i>P3#625</i> x <i>Est12</i>  | <i>P3#625</i> x <i>Amy1</i> | <i>P3#625</i> x <i>Amy2</i>   | <i>P2c1</i> x <i>Est1</i>     |
| <i>P2c1</i> x <i>Amy1</i>     | <i>P2c2</i> x <i>Est12</i>  | <i>P2c2</i> x <i>Est4</i>     | <i>P2c2</i> x <i>Est5</i>     |
| <i>P2c2</i> x <i>Est11</i>    | <i>P2c2</i> x <i>Est12</i>  | <i>P2c2</i> x <i>Amy1</i>     | <i>P6#900</i> x <i>Est1</i>   |
| <i>P6#900</i> x <i>Est2</i>   | <i>P6Я900</i> x <i>Est4</i> | <i>P6#900</i> x <i>Est5</i>   | <i>P6#900</i> x <i>Est11</i>  |
| <i>P6#900</i> x <i>Est12</i>  | <i>P6#900</i> x <i>Amy1</i> | <i>P6#900</i> x <i>Amy2</i>   | <i>P6#850</i> x <i>Est1</i>   |
| <i>P6#850</i> x <i>Est2</i>   | <i>P6Я850</i> x <i>Est4</i> | <i>P6#850</i> x <i>Est2</i>   | <i>P6#850</i> x <i>Amy1</i>   |
| <i>P6#850</i> x <i>Amy2</i>   | <i>P6#800</i> x <i>Est1</i> | <i>P6#900</i> x <i>Est2</i>   | <i>P6#900</i> x <i>Est4</i>   |
| <i>P6#800</i> x <i>Est12</i>  | <i>P6#800</i> x <i>Amy1</i> | <i>P6#800</i> x <i>Amy2</i>   | <i>SodS</i> x <i>Est4</i>     |
| <i>SodS</i> x <i>Amy1</i>     | <i>Est1</i> x <i>Est2</i>   | <i>Est2</i> x <i>Est4</i>     | <i>Est1</i> x <i>Amy2</i>     |
| <i>P6#850</i> x <i>Bmy1</i>   | <i>P6#800</i> x <i>Bmy1</i> | <i>P8c4</i> x <i>P2c1</i>     |                               |

*P8c1* x *SodS* и т.п. (табл. 4) носит независимый характер. Остальные же данные, представленные в табл. 4, указывают на наличие сцепления между приведенными генетическими факторами. Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что некоторые гены, наследование которых ожидалось как независимое, обнаружили между собой сцепление. Это относится прежде всего к эстеразным локусам. Так, локус *Est1*, расположенный дистально в длинном плече хромосомы 3, обнаружил сцепление с геном *Est11*, ассоциированным в коротком плече хромосомы 3, и геном *Est12*, локализованным в хромосоме 2 (табл. 4). Соответственно между *Est11* и *Est12* найдена достаточно высокая степень сцепления (табл. 4). Характерно, что *Est5* расположенный в коротком плече хромосомы 1, также обнаружил сцепление с факторами *Est11*, *Est12* и независимо наследовался с геном *Est1* (табл. 3,4). Также необычные результаты, показывающие сцепление между расположенными в разных хромосомах генами, получившие в связи с этим термин "квазисцепление", описаны при гибридологическом анализе дигетерозиготы [21]. В нашем случае использован многоточечный тест, позволяющий картировать гены. Пара-

доксально, но, принимая за основу полученные оценки рекомбинации, можно построить карту сцепления между квазисцепленными факторами, например между изученными эстеразными локусами. Такая карта представлена на рис. 1. Характерно, что увеличение числа маркеров при картировании показывает не линейное расположение их на карте, а разветвленное. Так, уже ген *Amy2*, сцепленный с эстеразными локусами, на представленной на рис. 1 карте образует ветвь. Интересно, что оценки рекомбинации этой ветви закономерно укладываются в общую картину расположения представленных генов. Следовательно, мы имеем дело не со случайными оценками сцепления. Анализ распределения фенотипических классов показывает, что зачастую высокие значения  $\chi^2$  характерны для факторов, аллели которых значительно отличаются от распределения 1:1, т.е. при оценках по локусам, несущим сравнительно редкие аллели. В связи с этим представляется, что более объективным критерием оценки сцепления генетических факторов может служить величина, показывающая отклонение от ожидаемого распределения фенотипических классов, расчетные численности которых учиты-

**Таблица 4.** Оценка сцепления молекулярных и биохимических маркеров по данным коллекции сортов ярового ячменя

| Изученные локусы       | Количество сортов |     |     | Выборка | $\chi^2_i$ | Рекомбинация, %       |                       | $\chi^2_i$ |
|------------------------|-------------------|-----|-----|---------|------------|-----------------------|-----------------------|------------|
| А x B                  | фенотипы          | BB  | bb  |         |            | арифметическая оценка | геометрическая оценка |            |
| 1                      | 2                 | 3   | 4   | 5       | 6          | 7                     | 8                     | 9          |
| <i>P8c4 x SodS</i>     | AA                | 158 | 28  | 199     | 78.52      | 11.4 ± 2.9            | 31.6 ± 13.2           | 2.22       |
|                        | aa                | 9   | 4   |         |            |                       |                       |            |
| <i>P8c4 x P8c3</i>     | AA                | 198 | 13  | 224     | 129.02     | 6.9 ± 2.0             | 48.2 ± 38.3           | 0.01       |
|                        | aa                | 14  | 1   |         |            |                       |                       |            |
| <i>P8c4 x P8c2</i>     | AA                | 179 | 30  | 224     | 92.57      | 10.9 ± 2.7            | 28.9 ± 10.9           | 3.82       |
|                        | aa                | 10  | 5   |         |            |                       |                       |            |
| <i>P8c4 x P8c1</i>     | AA                | 187 | 21  | 224     | 111.45     | 8.6 ± 2.3             | 29.0 ± 11.6           | 3.33       |
|                        | aa                | 12  | 4   |         |            |                       |                       |            |
| <i>P8c3 x P8c2</i>     | AA                | 179 | 31  | 224     | 90.02      | 11.2 ± 2.7            | 32.9 ± 13.6           | 1.90       |
|                        | aa                | 10  | 4   |         |            |                       |                       |            |
| <i>P8c3 x P8c1</i>     | AA                | 188 | 22  | 224     | 112.04     | 8.9 ± 2.4             | 41.9 ± 30.4           | 0.20       |
|                        | aa                | 12  | 2   |         |            |                       |                       |            |
| <i>P8c3 x SodS</i>     | AA                | 154 | 31  | 198     | 63.35      | (независимая)         |                       | 0.74       |
|                        | aa                | 12  | 1   |         |            | 13.9 ± 3.4            | 77.8 ± 73.2           |            |
| <i>P8c2 x P8c1</i>     | AA                | 168 | 21  | 224     | 62.16      | (независимая)         |                       | 0.20       |
|                        | aa                | 32  | 3   |         |            | 15.5 ± 3.5            | 57.9 ± 29.5           |            |
| <i>P8c2 x SodS</i>     | AA                | 138 | 28  | 198     | 37.35      | (независимая)         |                       | 0.38       |
|                        | aa                | 28  | 4   |         |            | 19.7 ± 4.4            | 59.6 ± 27.3           |            |
| <i>P8c1 x SodS</i>     | AA                | 147 | 29  | 198     | 52.55      | (независимая)         |                       | 0.12       |
|                        | aa                | 19  | 3   |         |            | 16.0 ± 3.8            | 55.9 ± 28.5           |            |
| <i>P8c3 x P2c1</i>     | AA                | 39  | 171 | 224     | 70.88      | 14.0 ± 3.2            | 37.8 ± 16.1           | 0.85       |
|                        | aa                | 4   | 10  |         |            |                       |                       |            |
| <i>P2c1 x SodS</i>     | AA                | 33  | 6   | 198     | 32.32      | 21.2 ± 4.7            | 48.2 ± 17.6           | 0.02       |
|                        | aa                | 133 | 26  |         |            |                       |                       |            |
| <i>P8c2 x P2c1</i>     | AA                | 34  | 155 | 224     | 48.29      | 18.3 ± 3.9            | 38.8 ± 11.6           | 1.14       |
|                        | aa                | 9   | 26  |         |            |                       |                       |            |
| <i>P8c1 x P2c1</i>     | AA                | 37  | 163 | 224     | 58.02      | 16.3 ± 3.6            | 41.3 ± 14.7           | 0.58       |
|                        | aa                | 6   | 18  |         |            |                       |                       |            |
| <i>P8c2 x P6X900</i>   | AA                | 79  | 110 | 224     | 7.88       | 34.2 ± 6.6            | 29.8 ± 7.5            | 6.81       |
|                        | aa                | 23  | 12  |         |            |                       |                       |            |
| <i>P2c1 x SodS</i>     | AA                | 33  | 6   | 198     | 32.32      | 21.2 ± 4.7            | 48.2 ± 17.6           | 0.02       |
|                        | aa                | 133 | 26  |         |            |                       |                       |            |
| <i>P6#900 x P6#850</i> | AA                | 34  | 68  | 224     | 7.88       | 34.2 ± 6.6            | 33.1 ± 6.1            | 8.96       |
|                        | aa                | 65  | 57  |         |            |                       |                       |            |
| <i>P6#900XP6#900</i>   | AA                | 67  | 35  | 224     | 11.16      | 31.8 ± 6.2            | 31.1 ± 5.7            | 11.87      |
|                        | aa                | 52  | 70  |         |            |                       |                       |            |
| <i>P6#850 x P6#900</i> | AA                | 11  | 88  | 224     | 126.00     | 7.1 ± 2.0             | 7.0 ± 1.6             | 125.75     |
|                        | aa                | 108 | 17  |         |            |                       |                       |            |
| <i>P6#850 x SodS</i>   | AA                | 47  | 32  | 198     | 54.63      | 15.6 ± 3.7            | 5.6 ± 3.0             | 57.50      |
|                        | aa                | 119 | 0   |         |            |                       |                       |            |
| <i>P6#800 x SodS</i>   | AA                | 112 | 2   | 198     | 37.35      | 19.7 ± 4.4            | 9.0 ± 3.7             | 41.17      |
|                        | aa                | 54  | 30  |         |            |                       |                       |            |

Таблица 4. (Продолжение)

| 1                         | 2         | 3          | 4         | 5          | 6            | 7                 | 8                 | 9           |
|---------------------------|-----------|------------|-----------|------------|--------------|-------------------|-------------------|-------------|
| <i>Est1 x Est11</i>       | AA        | 51         | 8         |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 105        | 9         | 173        | 16.24        | 26.6 ± 6.0        | 37.0 ± 13.0       | 1.41        |
| <i>Est1 x Est12</i>       | AA        | 58         | 2         |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 113        | 2         | 175        | 17.28        | 26.1 ± 5.9        | 35.8 ± 24.6       | 0.45        |
| <i>Est4xEst11</i>         | AA        | 63         | 5         |            |              | (независимая)     |                   |             |
|                           | aa        | 113        | 15        | 196        | 8.16         | 33.1 ± 6.8        | 64.7 ± 28.7       | 0.92        |
| <i>Est4xEST12</i>         | AA        | 68         | 0         |            |              | (независимая)     |                   |             |
|                           | aa        | 125        | 4         | 197        | 14.26        | 28.8 ± 6.0        | 73.8 ± 72.3       | 2.15        |
| <i>Est11xEst12</i>        | AA        | 170        | 3         |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 20         | 2         | 195        | 113.85       | 6.7 ± 2.1         | 21.0 ± 12.0       | 4.23        |
| <i>Est5 x Est11</i>       | AA        | 123        | 16        |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 24         | 4         | 167        | 45.32        | 15.8 ± 4.0        | 44.2 ± 19.2       | 0.17        |
| <i>Est5 x Est 12</i>      | AA        | 139        | 2         |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 46         | 2         | 189        | 45.76        | 17.0 ± 4.0        | 28.8 ± 18.8       | 1.31        |
| <i>Est5 x Amy2</i>        | AA        | 120        | 19        |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 38         | 8         | 185        | 27.25        | 22.3 ± 5.0        | 43.4 ± 14.3       | 0.38        |
| <i>P8c2 x Est1</i>        | AA        | 50         | 99        |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 10         | 18        | 177        | 9.50         | 31.2 ± 6.8        | 47.7 ± 15.2       | 0.05        |
| <i>P8c2 x Est2</i>        | AA        | 146        | 21        |            |              | (независимая)     |                   |             |
|                           | aa        | 29         | 2         | 198        | 48.51        | 16.9 ± 3.9        | 72.3 ± 47.7       | 0.96        |
| <i>P8c2 x Est5</i>        | AA        | 117        | 44        |            |              | (независимая)     |                   |             |
|                           | aa        | 24         | 6         | 191        | 15.84        | 27.6 ± 5.9        | 61.3 ± 24.2       | 0.70        |
| <i>P8c2 x Est11</i>       | AA        | 151        | И         |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 26         | 3         | 191        | 71.67        | 12.0 ± 3.1        | 39.7 ± 19.0       | 0.46        |
| <i>P8c2 x Est12</i>       | AA        | 162        | 5         |            |              | (независимая)     |                   |             |
|                           | aa        | 32         | 1         | 200        | 79.38        | 11.4 ± 2.9        | 49.7 ± 41.4       | 0.00        |
| <i>P8c2 x Amy2</i>        | AA        | 155        | 25        |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 24         | 8         | 212        | 61.30        | 15.0 ± 3.5        | 34.8 ± 10.8       | 2.55        |
| <i>P8c1 x Est1</i>        | AA        | 55         | 103       |            |              | (независимая)     |                   |             |
|                           | aa        | 5          | 16        | 179        | 7.65         | 32.9 ± 7.1        | 65.4 ± 29.1       | 1.01        |
| <i>P8c1 x Est2</i>        | AA        | 155        | 21        |            |              | (независимая)     |                   |             |
|                           | aa        | 21         | 2         | 199        | 66.46        | 13.4 ± 3.3        | 59.6 ± 36.9       | 0.21        |
| <i>P8c1 x Est4</i>        | AA        | 58         | 120       |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 11         | 13        | 202        | 17.82        | 27.1 ± 5.6        | 37.8 ± 11.5       | 1.65        |
| <i>P8c1 x Est5</i>        | AA        | 129        | 39        |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 12         | И         | 191        | 41.47        | 18.2 ± 4.2        | 28.7 ± 8.4        | 6.34        |
| <i>P8c1 x Est11</i>       | AA        | 158        | 17        |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 19         | 5         | 199        | 81.05        | 11.0 ± 2.9        | 32.0 ± 11.9       | 2.65        |
| <i>P8c1 x Est12</i>       | AA        | 172        | 6         |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 22         | 0         | 200        | 104.60       | 6.2 ± 2.0         | 43.8 ± 34.8       | 0.77        |
| <b><i>P8c1 x Amy2</i></b> | <b>AA</b> | <b>165</b> | <b>25</b> |            |              |                   |                   |             |
|                           | <b>aa</b> | <b>15</b>  | <b>8</b>  | <b>213</b> | <b>83.05</b> | <b>11.6 ± 2.9</b> | <b>26.7 ± 8.2</b> | <b>7.33</b> |
| <i>P8c3x Est1</i>         | AA        | 55         | 108       |            |              |                   |                   |             |
|                           | aa        | 5          | 9         | 177        | 13.57        | 28.3 ± 6.3        | 47.9 ± 20.6       | 0.02        |
| <i>P8c3x Est2</i>         | AA        | 162        | 23        |            |              | (независимая)     |                   |             |
|                           | aa        | 13         | 0         | 198        | 81.05        | 11.1 ± 2.9        | 67.9 ± 60.5       | 1.83        |

Таблица 4. (Продолжение)

| 1                            | 2         | 3          | 4          | 5          | 6             | 7                 | 8                 | 9            |
|------------------------------|-----------|------------|------------|------------|---------------|-------------------|-------------------|--------------|
| <i>P8c3 x Est4</i>           | AA        | 63         | 125        |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 6          | 8          | 202        | 17.82         | 27.1 ± 5.6        | 41.0 ± 16.2       | 0.51         |
| <i>P8c3 x Est15</i>          | AA        | 132        | 47         |            |               | (независимая)     |                   |              |
|                              | aa        | 9          | 3          | 191        | 32.68         | 20.7 ± 4.7        | 51.7 ± 27.0       | 0.01         |
| <i>P8c3xEst11</i>            | AA        | 165        | 20         |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 12         | 2          | 199        | 91.58         | 9.6 ± 2.6         | 42.6 ± 24.3       | 0.16         |
| <i>P8c3 x Est12</i>          | AA        | 181        | 6          |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 13         | 0          | 200        | 132.18        | 5.2 ± 1.8         | 32.8 ± 24.4       | 0.43         |
| <i>P8c3 x Amy2</i>           | AA        | 169        | 30         |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 11         | 3          | 213        | 80.57         | 11.9 ± 2.9        | 40.3 ± 19.3       | 0.40         |
| <i>P8c4 x Est1</i>           | AA        | 54         | 111        |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 6          | 6          | 177        | 18.36         | 25.6 ± 5.8        | 34.9 ± 14.1       | 1.49         |
| <i>P8c4 x Est12</i>          | AA        | 163        | 23         |            |               | (независимая)     |                   |              |
|                              | aa        | 12         | 0          | 198        | 83.62         | 10.7 ± 2.8        | 65.1 ± 57.2       | 1.68         |
| <i>P8c4 x Est5</i>           | AA        | 133        | 44         |            |               | (независимая)     |                   |              |
|                              | aa        | 8          | 2          | 187        | 36.84         | 19.3 ± 4.4        | 57.5 ± 36.7       | 0.12         |
| <b><i>P8c4 X Est11</i></b>   | <b>AA</b> | <b>170</b> | <b>16</b>  |            |               |                   |                   |              |
|                              | <b>aa</b> | <b>7</b>   | <b>6</b>   | <b>199</b> | <b>117.63</b> | <b>6.5 ± 2.0</b>  | <b>16.6 ± 5.9</b> | <b>17.43</b> |
| <i>P8c4 x Est12</i>          | AA        | 183        | 5          |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | И          | 1          | 200        | 141.12        | 4.3 ± 1.6         | 27.4 ± 19.9       | 1.25         |
| <i>P8c4 x Amy2</i>           | AA        | 172        | 27         |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 8          | 6          | 213        | 96.00         | 9.8 ± 2.6         | 22.9 ± 8.1        | 8.57         |
| <i>Est 11 x Amy2</i>         | AA        | 148        | 23         |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 14         | 7          | 192        | 72.52         | 9.3 ± 2.6         | 27.9 ± 9.2        | 5.61         |
| <i>P2c1 x Est2</i>           | AA        | 33         | 6          |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 142        | 17         | 198        | 48.50         | 16.9 ± 3.9        | 40.6 ± 14.6       | 0.67         |
| <b><i>P2c1 x Est4</i></b>    | <b>AA</b> | <b>22</b>  | <b>18</b>  |            |               |                   |                   |              |
|                              | <b>aa</b> | <b>40</b>  | <b>115</b> | <b>195</b> | <b>32.01</b>  | <b>21.2 ± 4.7</b> | <b>26.7 ± 6.2</b> | <b>12.50</b> |
| <i>P2c1 x Est5</i>           | AA        | 22         | 13         |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 119        | 37         | 191        | 27.90         | 22.3 ± 4.9        | 36.3 ± 9.8        | 2.67         |
| <i>P2c1xEst11</i>            | AA        | 35         | 4          |            |               | (независимая)     |                   |              |
|                              | aa        | 142        | 18         | 199        | 43.46         | 18.2 ± 4.1        | 52.7 ± 23.5       | 0.03         |
| <i>P2c1 x Est12</i>          | AA        | 40         | 0          |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 154        | 6          | 200        | 58.32         | 14.9 ± 3.5        | 39.9 ± 30.6       | 1.55         |
| <i>P2c1 x Amy2</i>           | AA        | 33         | 7          |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 147        | 26         | 213        | 42.37         | 19.2 ± 4.1        | 45.7 ± 15.5       | 0.15         |
| <b><i>P2c2 x Est1</i></b>    | <b>AA</b> | <b>37</b>  | <b>42</b>  |            |               |                   |                   |              |
|                              | <b>aa</b> | <b>25</b>  | <b>75</b>  | <b>179</b> | <b>11.31</b>  | <b>29.9 ± 6.5</b> | <b>30.8 ± 6.5</b> | <b>9.30</b>  |
| <b><i>P2c2 x Amy2</i></b>    | <b>AA</b> | <b>71</b>  | <b>23</b>  |            |               |                   |                   |              |
|                              | <b>aa</b> | <b>109</b> | <b>10</b>  | <b>213</b> | <b>12.20</b>  | <b>30.7 ± 6.1</b> | <b>26.6 ± 6.9</b> | <b>10.35</b> |
| <i>P6#850 x Est5</i>         | AA        | 52         | 28         |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 89         | 23         | 192        | 9.18          | 32.1 ± 6.7        | 34.6 ± 7.7        | 5.01         |
| <b><i>P6#850 x Est11</i></b> | <b>AA</b> | <b>69</b>  | <b>16</b>  |            |               |                   |                   |              |
|                              | <b>aa</b> | <b>108</b> | <b>6</b>   | <b>199</b> | <b>12.06</b>  | <b>30.2 ± 6.3</b> | <b>24.5 ± 7.7</b> | <b>9.11</b>  |
| <i>P6#800 x Est5</i>         | AA        | 84         | 19         |            |               |                   |                   |              |
|                              | aa        | 57         | 31         | 191        | 7.96          | 33.0 ± 6.9        | 32.3 ± 7.2        | 6.92         |
| <b><i>P6#900 x Est11</i></b> | <b>AA</b> | <b>103</b> | <b>4</b>   |            |               |                   |                   |              |
|                              | <b>aa</b> | <b>74</b>  | <b>18</b>  | <b>199</b> | <b>9.29</b>   | <b>32.2 ± 6.6</b> | <b>20.0 ± 6.9</b> | <b>12.60</b> |

Таблица 4. (Окончание)

| 1                    | 2  | 3   | 4  | 5   | 6     | 7             | 8           | 9     |
|----------------------|----|-----|----|-----|-------|---------------|-------------|-------|
| <i>SodS x Est1</i>   | AA | 48  | 92 |     |       |               |             |       |
|                      | aa | 11  | 18 | 169 | 8.10  | 32.0 ± 7.1    | 46.2 ± 14.3 | 0.14  |
| <i>SodS x Est2</i>   | AA | 138 | 16 |     |       |               |             |       |
|                      | aa | 28  | 4  | 186 | 51.63 | 15.5 ± 3.8    | 45.0 ± 19.5 | 0.12  |
| <i>SodS x Est5</i>   | AA | 108 | 40 |     |       | (независимая) |             |       |
|                      | aa | 26  | 5  | 179 | 12.34 | 29.2 ± 6.4    | 69.4 ± 30.7 | 1.62  |
| <i>SodS x Est11</i>  | AA | 142 | 13 |     |       |               |             |       |
|                      | aa | 25  | 7  | 187 | 65.88 | 12.8 ± 3.3    | 28.6 ± 9.5  | 5.05  |
| <i>SodS x Est12</i>  | AA | 150 | 6  |     |       | (независимая) |             |       |
|                      | aa | 44  | 0  | 200 | 50.00 | 16.7 ± 3.8    | 66.6 ± 60.6 | 1.75  |
| <i>SodS x Amy2</i>   | AA | 130 | 28 |     |       | (независимая) |             |       |
|                      | aa | 28  | 4  | 190 | 32.02 | 20.9 ± 4.7    | 61.4 ± 28.4 | 0.52  |
| <i>Est1 x Est4</i>   | AA | 3   | 59 |     |       |               |             |       |
|                      | aa | 48  | 68 | 178 | 7.28  | 33.2 ± 7.2    | 13.4 ± 4.7  | 26.39 |
| <i>Est2 x Amy2</i>   | AA | 144 | 24 |     |       |               |             |       |
|                      | aa | 19  | 4  | 191 | 57.72 | 14.5 ± 3.6    | 44.5 ± 19.1 | 0.16  |
| <i>Est4 x Amy2</i>   | AA | 59  | 7  |     |       | (независимая) |             |       |
|                      | aa | 108 | 21 | 195 | 6.28  | 34.8 ± 7.2    | 64.0 ± 24.4 | 1.14  |
| <i>Est12 x Amy2</i>  | AA | 161 | 26 |     |       |               |             |       |
|                      | aa | 3   | 3  | 193 | 93.43 | 8.8 ± 2.5     | 20.1 ± 10.2 | 5.93  |
| <i>P6#900 x Bmy1</i> | AA | 23  | 58 |     |       |               |             |       |
|                      | aa | 45  | 46 | 172 | 6.72  | 33.5 ± 7.4    | 31.8 ± 6.8  | 7.95  |

вают фактически встречающиеся частоты соответствующих аллелей. Таким образом, представляется возможным оценить сцепление между генами, контролирующими и редкие аллели, которые могли возникнуть позже в процессе эволюции вида. В этом случае критерий оценки сцепления, обозначенный нами  $\chi^2$ , будет иметь вид

$$\chi^2 = (a^2 / a_i + b^2 / b_i + c^2 / c_i + d^2 / d_i) - n,$$

где  $a$  - наблюдаемая численность класса AABV;  $a_i$  - ожидаемая численность класса AABV, учитывающая фактическую частоту встречаемости аллелей A и B;  $b$  - наблюдаемая численность класса aaBb;  $b_i$  - ожидаемая численность класса aaBb, учитывающая фактическую частоту встречаемости аллелей a и b;  $c$  - наблюдаемая численность класса AAbb;  $c_i$  - ожидаемая численность класса AAbb, учитывающая фактическую частоту встречаемости аллелей A и b;  $d$  - наблюдаемая численность

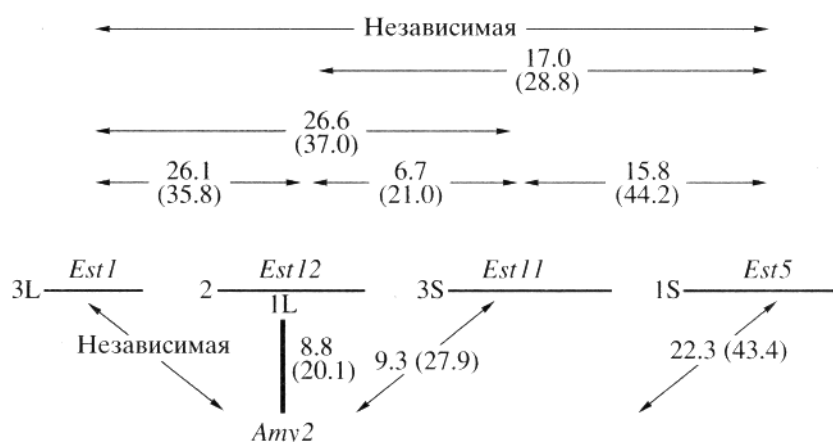


Рис. 1. Карта сцепления, включающая четыре эстеразных и один амилазный "квазисцепленных" локуса, построена на основе  $\chi^2$ . В скобках - геометрические величины рекомбинации.



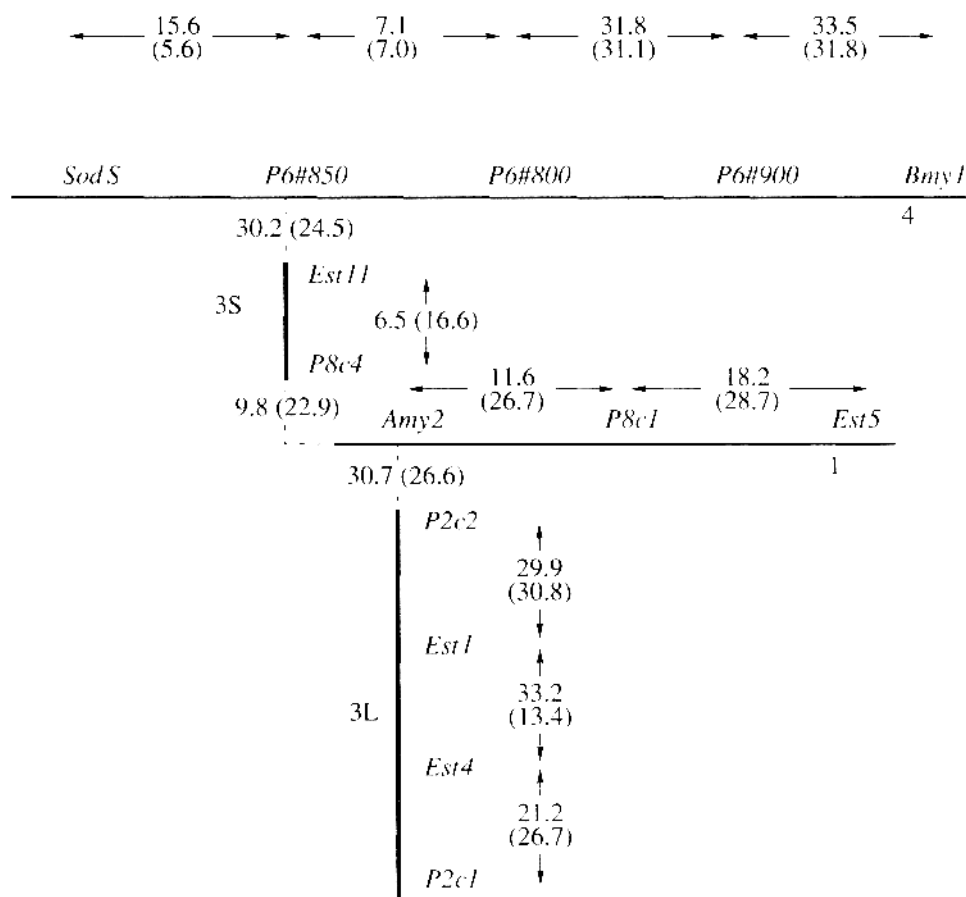


Рис. 2. Наиболее вероятное расположение восьми генетических факторов относительно известных локусов хромосом 1, 3, 4 с учетом "квазисцепления". Карта построена на основе критерия  $\chi^2$ . В скобках - геометрические величины рекомбинации.

класса aaBB;  $d_i$  - ожидаемая численность класса aaBB, учитывающая фактическую частоту встречаемости аллелей а и В;  $n$  - размер выборки.

С использованием такого подхода были оценены данные табл. 2. Как видно, критерий  $\chi^2$  подтверждает сцепление между генами *Ble* и *Bt* (табл. 2). Остальные комбинации генов, приведенные в этой таблице, по критерию  $\chi^2$  показали независимое наследование между собой. Следовательно, такая оценка дает более объективную картину, чем  $\chi^2$ . Поэтому дополнительно был проведен расчет  $\chi^2$  для данных, представленных в табл. 4. Жирным шрифтом отмечены величины, показавшие сцепление между изученными генетическими факторами. Обобщенные результаты приведены на рис. 2. Как видно из рисунка, 14 генетических маркеров удалось привязать к четырем группам сцепления, включающим хромосомы 1, 4 и оба плеча хромосомы 3. И в данном случае также обнаруживается "квазисцепление" между генетическими факторами разных хромо-

сом. Причина этого явления непонятна, но можно предполагать, что некоторые ассоциации неаллельных генов, разбросанных по геному, могут определять большую или меньшую адаптивную или селективную значимость. Это в свою очередь может приводить к наблюдаемым фенотипическим частотам, проявляющим себя в виде эффекта сцепления или отсутствия его у сцепленных локусов. Так, оценка сцепления между тесно сцепленными эстеразными локусами *Est1*, *Est2*, *Est4* показала ассоциацию только факторов *Est1* и *Est4*, причем величина рекомбинации значительно отличалась от описанной ранее [20]. В то же время локус *Est2* независимо наследовался с обоими факторами *Est1* и *Est4* (табл. 3, 4). Вероятно, наследственные изменения на фоне разных аллелей одного гена шли неодинаково, что приводило к изменению частот "рекомбинантных" классов. С другой стороны, такой анализ позволяет отличать аллельные факторы от тесно сцепленных неаллельных генов. Так, полученные результаты показывают, что *P6#900* не находится на локусе *Bmy1*, а, судя по оценкам (табл. 4), расположен рядом.

Таким образом, в принципе возможно использование коллекций сортов самоопылителей для оценки сцепления между генами. Получаемые величины рекомбинации при этом зачастую завышены, что дает возможность различать тесно сцепленные и аллельные факторы. Можно считать, что данный подход является первым приближением при картировании генов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mgonja M.A., Dahleen L.S., Franckowiak J.D. Subsets from mapping populations for localization of new genes in barley // Barley Genetics Newsletter. 1995. V. 24. P. 14-23.
2. Shewry P.R., Faulks A.J., Pickering R.A. et al. The genetic analysis of barley storage proteins // Heredity. 1980. V. 44. P. 383-389.
3. Созинов А.А., Нецветаев В.П., Григорян Э.М., Образцов И.С. Картирование локусов *Hrd* у ячменя (*Hordeum vulgare* L. emed. Vav. Et Bacht.) // Генетика. 1978. Т. 14. № 9. С. 1610-1619.
4. Netsvetaev V.P., Sozinov A.A. Location of hordein *G* locus, *Hrd G*, on chromosome 5 of barley // Barley Genetics Newsletter. 1984. V. 14. P. 4-6.
5. Сиволоп Ю.М., Календарь Р.Н., Нецветаев В.П. Использование продуктов полимеразной цепной реакции для картирования генома ячменя (*Hordeum vulgare*) // Генетика. 1997. Т. 33. № 1. С. 53-60.
6. Persson G. An attempt to find suitable genetic markers for dense ear loci in barley I // Hereditas. 1969. V. 62. P. 25-96.
7. Сиволоп Ю.М., Календарь Р.Н. Генетический полиморфизм ячменя, выявленный ПЦР с произвольными праймерами // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1358-1364.
8. Нецветаев В.П., Поморцев А.А., Крестников И.С. Распределение аллелей супероксиддисмутазного локуса, *SodS*, в культуре ярового ячменя по территории бывшего СССР // Генетика. 1995. Т. 31. № 12. С. 1664-1670.
9. Нецветаев В.П. Идентификация листовых эстераз 11 и 12 у ячменя и их генетический контроль // Генетика. 1992. Т. 28. № 3. С. 105-119.
10. Netsvetaev V.P. Location on barley chromosome 3 of loci *Est1* and *Est2*, coding esterases 1 and 2 // Barley Genetics Newsletter. 1992. V. 21. P. 63-66.
11. Нецветаев В.П. Использование двойных дителосомиков для локализации генов у ячменя // Цитология и генетика. 1992. Т. 26. № 1. С. 26-30.
12. Netsvetaev V.P. Chromosomal location of loci *Est2* and *Amy2* in barley // Barley Genetics Newsletter. 1993. V. 22. P. 42-43.
13. Нецветаев В.П. Расположение ( $\beta$ -амилазного локуса (*Bmy1*) в хромосоме 4 ячменя // Цитология и генетика. 1993. Т. 27. № 5. С. 74-78.
14. Netsvetaev V.P., Kaledar R.N., Sivolap Yu.M.  $\beta$ -amylase polymorphism in barley is detected by PCR with an arbitrary primers // Barley Genetics Newsletter. 1995. V. 24. P. 80-83.
15. Neilsen G., Frydenberg O. Linkage between the loci *Amy1* ( $\alpha$ -amylase), *o* (orange lemma) and *x<sub>n</sub>* (xantha seedling) // Barley Genetics Newsletter. 1974. V. 4. P. 53-54.
16. Catalog of Barley Germplasm Presented in Okayama University. Kurashiki (Japan), 1983.
17. The Nordic Barley Catalog. Alnarp. Nordic Gene Bank. Sweden, 1989.
18. Netsvetaev V.P. Linkage of *Hordeum spontaneum* blue endosperm gene (*Ble*) and two esterase loci (*Est4*, *Est11*) with marker genes on barley chromosome 3 // Barley Genetics Newsletter. 1992. V. 21. P. 60-63.
19. Nilan R.A. The cytology and genetics of barley 1951-1962 // Monographi supplement № 3. Washington State Univ. Press, 1964. V. 32. № 1. 278 p.
20. Sogaard B., Von Wettseinen-Knowles P. barley: genes and chromosomes // Carlsberg res. Communication. 1987. V. 52. № 2. P. 123-196.
21. Жученко А.А. "Квазисцепление" и индуцированное изменение характера дигибридных расщеплений по несцепленным признакам // Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1980. С. 300-303.

## The Use of Collections of Self-Pollinators for Estimating Gene Linkage

V. P. Netsvetaev and R. N. Kalendar'

Research Institute of Agriculture, Belgorod, 308001 Russia

The possibility to use collections of self-pollinating cultivars as  $F_{\infty}$  populations for estimating linkage between the genetic factors was shown. The  $\chi^2$ -test characterizing linkage-related variation in genotype frequencies is recommended as a criterion of linkage. The approach was tested using the description of barley cultivars in the catalogues of Japan and Sweden. A collection of 224 spring barley cultivars characterized by ten molecular and ten biochemical markers was used as experimental material. One molecular nine biochemical and markers were mapped earlier in barley chromosomes. In this work, one molecular marker (*P8cl*) was located on chromosome 1 between *Amy2* and *Est5* loci; in the long arm of chromosome 3, two molecular markers were located relative to the known esterase loci as follows: *P2c2-Est1-Est4-P2cl*. One molecular marker *P8c4* was associated with the *Est11* gene located on the short arm of chromosome 3. Five genetic factors were located, arranged as follows: *SodS-P6#850-P6#800-P6#900-Bmy1*. An ordered quasilinear linkage between the genetic factors located on different chromosomes was discovered. Three molecular markers *-P3625*, *P8c2*, and *P8c3* -did not show linkage to any of the genetic factors assayed.