

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-2-84-95

УДК 633.521;575.13;575.11.1,3;  
575.117

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

Е. А. Пороховинова,

Федеральное государственное бюджетное учреждение Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова,  
190000 Санкт-Петербург,  
ул. Б. Морская, д. 42, 44, Россия,  
e-mail: e.porohovinova@vir.nw.ru

## СОВМЕСТНОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ ГЕНОВ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЫ ПРИ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ У ЛЬНА (*LINUM USITATISSIMUM* L.)

### Ключевые слова:

*Linum usitatissimum*, генетическая карта, генетическая коллекция, гены *Rf* плейотропный эффект, сцепление генов, ЦМС, трубчатая форма цветка

### Поступление:

24.01.2017

### Принято:

12.06.2017

**Актуальность.** Составление генетических карт – приоритетная задача для генетики каждой культуры. Несмотря на широкое использование молекулярного маркирования генов восстановителей фертильности пыльцы (*RF*), поиск их сцепления с морфологическими признаками не утратил актуальности, позволяя вести отбор нужных генотипов в полевых условиях. Для селекции льна необходимы гены *RFO*, альтернативные аллели которых (*rfo*) не влияют на форму венчика, тогда как альтернативная аллель (*rft*) гена *RFT* дает трубчатые цветки, препятствующие перекрестному опылению. **Материал и методы.** В качестве источников ЦМС использованы три линии: гк-204 (тип цитоплазмы – *Cyt<sup>sl</sup>*) с открытым цветком, деформированными тычиночными нитями, стерильными пыльниками, гк-208 (*Cyt<sup>st</sup>*) и гк-188 (*Cyt<sup>st</sup>*) – фертильны, стерильность проявляется только при гибридизации с другими линиями. **Результаты.** У  $F_2$  наблюдались реципрокные различия. В прямом направлении скрепления выщеплялись стерильные гибриды, а в обратном – растения всегда фертильны. По результатам анализа  $F_2$  гк-204 (*Cyt<sup>sl</sup>*, *CSB1*) × гк-53 (*Cyt<sup>f</sup>*, *pbc3*, *rft3-2*) доказано независимое наследование генов *pbc3* (цветки светло-голубые, звездчатые), *CSB1* (бахромчатость перегородок коробочки) и *rft3-2* (стерильные трубчатые цветки). Гены *rft3-2* и *CSB1* сцеплены с частотой кроссинговера 28сМ. По результатам анализа  $F_2$  гк-204 (*CSB1*) × гк-176 (*pf1*, *rft3-6*) доказано сцепленное наследование трех генов *rft3-6*, *pf1* (розовая окраска венчика), *CSB1* с частотой кроссинговера 10сМ для *pf1* – *rft3-6*, 28сМ для *pf1* – *CSB1* и 34сМ для *rft3-6* – *CSB1*. В остальных расщеплениях  $F_2$  показано независимое наследование генов *RF* и морфологических признаков: гк-204 × гк-159 (*YSED1* – желтая окраска семян, *rft3-3*), гк-204 × гк-368 (*f<sup>e</sup>* – светло-голубой цветок, пятнистые семена, *RFT4-3*), гк-204 (*rfo6* – стерильные открытые цветки) × гк-129 (*pf-ad* – розовая окраска цветка), гк-204 (*rfo6*) × гк-458 (*pf-ad*, *RFO8*, *RFO9*), гк-204 (*Cyt<sup>sl</sup>*, *rfo6*) × гк-208 (*Cyt<sup>st</sup>*, *pbc1*), гк-208 (*pbc1*) × гк-124 (*f<sup>e</sup>*, *rft3-7*), гк-208 (*pbc1*) × гк-221 (*ygp1* – желто-зеленое растение, *rft6*, *rft7*), гк-188 (*Cyt<sup>st</sup>*, *pbc1*) × гк-103 (*Cyt<sup>f</sup>*, *sl* – белый звездчатый цветок, желтые семена, *CSB1*, *rfo7*). **Выводы.** Обнаружена группа сцепления *rft3* – *pf1* – *CSB1*. Показано независимое наследование генов, контролирующих стерильность трубчатых цветков с другими генами: *YSED1* и *rft3-2*, *pbc1* и *rft3-6*, *rft3-7*, *rft5-2*, *rft6*, *rft7*; *ygp1* и *rft6*, *rft7*; *sl* и *rft5-2*, и независимое наследование генов, восстанавливающих фертильность открытых цветков *RFO6*, *RFO8*, *RFO9* и *pf-ad*; *RFO6*, *RFO7* и *pbc1*; *RFO7* и *sl*.

E. A. Porokhovinova,

Federal research center The N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources  
42, 44, Bolshaya Morskaya str.,  
St. Petersburg, 190000, Russia,  
e-mail: e.porokhovinova@vir.nw.ru

## COMBINED INHERITANCE OF GENES CONTROLLING MORPHOLOGICAL CHARACTERS AND RESTORATION OF POLLEN FERTILITY IN CASE OF CYTOPLASMIC MALE STERILITY IN FLAX (*LINUM USITATISSIMUM* L.)

**Keywords:**

*Linum usitatissimum*, genetic maps, genetic collection, Rf genes, pleiotropic effect, genes linkage, CMS, tubular shape of the flower

**Received:**

24.01.2017

**Accepted:**

12.06.2017

**Background.** The compilation of genetic maps is a priority for the genetics in each crop. Despite of wide utilization of molecular marking of genes restoring pollen fertility (*RF*), search for their linkage with morphological characters have not lost its relevance, allowing selection of the desired genotypes in the field conditions. For flax breeding *RFO* genes which alternative allele (*rfo*) doesn't affect the corolla's shape is necessary, whereas the alternative allele (*rft*) of *RFT* gene gives tubular flowers that prevent cross-pollination. **Material and methods.** As sources of CMS 3 lines were used: gc-204(Cyt<sup>sl</sup> cytoplasm type) had open flower, deformed stamen filaments, sterile anthers, gc-208(Cyt<sup>s2</sup>) and gc-188 (Cyt<sup>s3</sup>) self fertile, sterility occurs only in hybridization with other lines. Results. In F<sub>2</sub> reciprocal differences were observed. In the direct cross sterile hybrids segregated, and in reverse ones plants were always fertile. F<sub>2</sub> analysis of the cross gc-204(Cyt<sup>sl</sup>, *CSB1*) × gc-53 (Cyt<sup>f</sup>, *pbc3*, *rft3-2*) proved independent inheritance of genes *pbc3* (pale-blue, star flowers), *CSB1* (cilia on the bolls' walls) and *rft3-2* (sterile tubular flowers). Genes *rft3-2* and *CSB1* were linked with the frequency of crossing-over 28cM. F<sub>2</sub> analysis of the cross gc-204(*CSB1*) × gc-176 (*pf1*, *rft3-6*) proved linked inheritance of three genes *rft3-6*, *pf1* (pink flowers), *CSB1* with the frequency of crossing-over 10cM (*pf1* – *rft3-6*), 28cM (*pf1* – *CSB1*) and 34cM (*rft3-6* – *CSB1*). In other F<sub>2</sub> segregations independent inheritance of genes controlling restoration of fertility and morphological characters was shown: gc-204 × gc-159 (*YSED1* – yellow seeds, *rft3-3*), gc-204 × gc-368 (*f<sup>e</sup>* – light blue flowers, spotted seeds, *RFT4-3*), gc-204 (*rfo6* – sterile open flowers) × gc-129 (*pf-ad* – pink flower), gc-204 (*rfo6*) × gc-458 (*pf-ad*, *RFO8*, *RFO9*), gc-204 (Cyt<sup>sl</sup>, *rfo6*) × gc-208 (Cyt<sup>s2</sup>, *pbc1*), gc-208 (*pbc1*) × gc-124 (*f<sup>e</sup>*, *rft3-7*), gc-208 (*pbc1*) × gc-221 (*ygp1* – yellow-green plant, *rft6*, *rft7*), gc-188 (Cyt<sup>s3</sup>, *pbc1*) × gc-103 (Cyt<sup>f</sup>, *s1* – white star-shaped flower, yellow seeds, *CSB1*, *rfo7*). **Conclusion.** The linkage group *rft3* – *pf1* – *CSB1* was found. Independent inheritance of genes controlling sterile tubular flowers with other genes: *YSED1* and *rft3-2*; *pbc1* and *rft3-6*, *rft3-7*, *rft5-2*, *rft6*, *rft7*; *ygp1* and *rft6*, *rft7*; *s1* and *rft5-2* and independent inheritance of genes that restore pollen fertility of open flowers: *RFO6*, *RFO8*, *RFO9* and *pf-ad*; *RFO6*, *RFO7* and *pbc1*; *RFO7* and *s1* were shown.

## Введение

Составление генетических карт является одной из приоритетных задач как для молекулярной, так и для классической генетики каждой культуры (Identified plant genepool..., 2005). Несмотря на широкое использование молекулярного маркирования генов восстановителей фертильности, поиск их сцепления с морфологическими признаками не утратил актуальности, потому что позволяет вести отбор нужных генотипов уже в полевых условиях.

Геном льна был секвенирован в 2012 г. (Wang et al., 2012), но насыщение физической карты маркерами «менделевских признаков» идет очень медленно. Первыми, еще до полногеномного секвенирования, были картированы гены устойчивости к *Melampsora lini* и *Fusarium oxysporum lini* (Spielmeyer et al., 1998). Уже известно положение генов, контролирующих биосинтез жирных кислот и образование диацилглицеролов, один или два (аллельных?) доминантных гена желтой окраски семян *Y1* (*ysc1?*) (Cloutier et al., 2011), ген *d*, контролирующей розовую окраску венчика и желтую семян (Sudarshan, 2013). Несмотря на кажущуюся простоту, для совмещения генетической и физической карт необходимо проведение скрещиваний и отбор из потомков генетически родственного не расщепляющегося материала, различающегося по искомым генам и уже затем проведение анализа ДНК.

Лен обладает малым разнообразием по морфологическим признакам. В основном это изменчивость цветка и семян, которую

контролируют около 50 генов. По самым оптимистичным подсчетам известно не больше восьми генов хлорофильной окраски растения, два – формы стебля. Большинство генов оказывают плейотропный эффект на признаки цветка и семян (Polyakova et al., 2013; Vaylo, Lyakh, 2014; Porokhovinova et al., 2016).

Лен имеет небольшой коэффициент размножения и малую площадь питания (400–420 семян на 1 м<sup>2</sup>) (Kutuzova, Pit'ko, 1988). Это накладывает ограничение на производство семян. Для гетерозисной селекции с использованием ЦМС важно отличать гибридные формы от материнской линии, для чего можно использовать введение в ее генотип рецессивных аллелей генов окраски цветка. Если же наличие некоторого количества негибридных семян не принципиально, то желательно иметь в генотипе доминантные аллели.

В предыдущей статье (Porokhovinova, 2017) было подробно рассмотрено наследование генов восстановления фертильности (*RF*), в данной публикации на тех же гибридах анализируется совместное наследование генов *RF* и морфологических признаков. Названия генов восстановителей пыльцы у форм с ЦМС приводятся в соответствии с общепринятой терминологией, с добавлением в конце аббревиатуры гена символов *T* для генов, контролирующих трубчатые (*RFT* – *Restore Fertility of Male Sterility of Tubular flower*) или *O* открытые (*RFO* – *Restore Fertility of Male Sterility of Open flower*) мужские стерильные цветки.

## Материалы и методы

Работу проводили в 2006–2016 гг. на полях научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт-Петербург). В скрещивания включали линии шестого поколения инбридинга, созданные в отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР (табл. 1).

В качестве источников ЦМС использованы три линии: гк-204 – линия 1 из к-7091 (DTV 7381, Франция, INRA), с открытым цветком и укороченными изогнутыми тычиночными

нитеями и стерильными, практически без пыльцы, пыльниками, но завязывающая небольшое количество семян при самоопылении в конце вегетации. Эта линия имеет *Cyt*<sup>s1</sup> тип цитоплазмы. Гк-208 линия 1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США,) и гк-188 линия 3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar) были фертильны, стерильность проявлялась только при гибридизации с не имеющими генов восстановителей фертильности линиями. Эти линии обладают *Cyt*<sup>s2</sup> и *Cyt*<sup>s3</sup> типами цитоплазмы, соответственно.

Таблица 1. Характеристика линий генетической коллекции льна ВИР, различающихся по морфологическим признакам и фертильности пыльцы  
Table 1. Characteristics of lines from VIR flax genetic collection differing in morphological characters and pollen fertility

| Линия  | Родословная   | Цитоплазма и гены                            |                                  | Цвет растения | Венчик                            | Деформация тычиночных нитей | Пыльники                     | Реснички у коробочек | Окраска семян         |
|--------|---|--|----------------------------------|---------------|-----------------------------------|-----------------------------|------------------------------|----------------------|-----------------------|
|        |   | стерильности                                 | окраски                          |               |                                   |                             |                              |                      |                       |
| гк-204 | л-1 из к-7091 (DTV 7381, Франция)                   | <i>Cyt<sup>s1</sup>, rfo6</i>                | <i>CSB1</i>                      | зеленый       | голубой, плоский                  | есть                        | желтые, почти стерильные     | есть                 | красно-коричневая     |
| гк-208 | л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США)              | <i>Cyt<sup>s2</sup>, RFO6</i>                | <i>pbc1, csb1</i>                | —"            | белый с голубым оттенком, плоский | нет                         | желтые, фертильные           | есть                 | —"                    |
| гк-188 | л-3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)                   | <i>Cyt<sup>s3</sup>, rft5-2?</i>             | <i>pbc1, CSB1</i>                | —"            | —"                                | нет                         | —"                           | есть                 | —"                    |
| гк-53  | л-1-4 из к-1044 (Витебский крак, Беларусь)          | <i>Cyt<sup>t</sup>, rft3-2</i>               | <i>pbc3, csb1</i>                | —"            | очень светло голубой, звездчатый  | нет                         | светло оранжевые, фертильные | нет                  | —"                    |
| гк-129 | л-2 из к-6392 (Bolley Golden, США)                  | <i>Cyt<sup>t</sup>, rft5?</i>                | <i>pf-ad, RPF1, CSB1</i>         | —"            | очень светло розовый, плоский     | нет                         | —"                           | есть                 | желтая                |
| гк-458 | л-1 из к-7776 (восстановитель фертильности, ВНИИМК) | <i>Cyt<sup>t</sup>, RFO8, RFO9</i>           | <i>pf-ad, CSB1</i>               | —"            | —"                                | нет                         | —"                           | есть                 | желтая                |
| гк-176 | л-1 (л-1 к-6815 × л-4 к-5896), Россия, ВИР          | <i>Cyt<sup>t</sup>, rfo7, rft3-6, rft3-7</i> | <i>pf1, s1, csb1</i>             | —"            | белый, плоский                    | нет                         | —"                           | нет                  | —"                    |
| гк-103 | л-4 из к-5896 (Lin 225, Нидерланды)                 | <i>Cyt<sup>t</sup>, rfo7, rft5-2</i>         | <i>s1, CSB1</i>                  | —"            | белый, звездчатый                 | нет                         | желтые, фертильные           | нет                  | желтая                |
| гк-159 | л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)                  | <i>Cyt<sup>t</sup>, rft3-3, rfo6?</i>        | <i>CSB1, YSED1</i>               | —"            | голубой, плоский                  | нет                         | голубые, фертильные          | есть                 | —"                    |
| гк-210 | л-1 из и-588294 (Б-125, Упитская оп. ст., Литва)    | <i>Cyt<sup>t</sup>, rfo6-3, rft6, rft7</i>   | <i>ygp1, dlb3, csb1</i>          | желто-зеленый | светло голубой, плоский           | нет                         | —"                           | нет                  | красно-коричневая     |
| гк-124 | л-1 из к-6284 (Starmont Maley, Сев. Ирландия)       | <i>Cyt<sup>t</sup>, rft3-7, rfo6-2</i>       | <i>f<sup>e</sup>, csb1</i>       | зеленый       | очень светло голубой, плоский     | нет                         | серые, фертильные            | нет                  | пятнистая             |
| гк-368 | л-1 (л-3 к-3178 × л-1 к-6284), Россия, ВИР          | <i>Cyt<sup>t</sup>, rfo6, RFT4-3</i>         | <i>ora1, f<sup>e</sup>, csb1</i> | —"            | —"                                | нет                         | светло оранжевые, фертильные | нет                  | пятнистая и крапчатая |

В качестве отцовских форм использовали линии различного эколого-географического происхождения, несущие гены, контролирующие изменение морфологических признаков. Большинство из этих генов обладает плейотропным эффектом на признаки других частей растения (Porokhovina, 2011, 2012), а также имеет значение для селекции (табл. 2).

Таблица 2. Гены, контролирующие морфологические признаки льна, и их хозяйственное значение

Table 2. Genes controlling flax morphological characters and their economic importance

| Ген                  | Линии                      | Фенотип   | Хозяйственное значение                          |
|----------------------|----------------------------|---|---|
| <i>s1</i>            | гк-176, 103                | Зеленый гипокотиль, белые сложенные и гофрированные лепестки, белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники и семена.   | Хлебопекарное использование                     |
| <i>pbc1</i>          | гк-208, 188                | Светло-фиолетовый гипокотиль, очень светло голубые гофрированные лепестки, белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники.   |   |
| <i>pbc3</i>          | гк-53                      | Зеленый гипокотиль, лепестки очень светло-голубые, сложенные и гофрированные, голубые тычиночные нити, темно-голубые столбики, светло-оранжевые пыльники              |   |
| <i>f<sup>e</sup></i> | гк-124, 368                | Светло-фиолетовый гипокотиль, очень светло-голубой венчик, белые тычиночные нити и столбики, серые пыльники, семена красно-коричневые с желтым пятном.                | Возможна связь с раннеспелостью                 |
| <i>pf1</i>           | 176                        | Розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, голубые тычиночные нити и столбики, темно-желто-коричневые семена.   |   |
| <i>pf-ad</i>         | 129, 458                   | Розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, почти белые тычиночные нити и столбики, семена от желтых до темно-желто-коричневых в зависимости от генов модификаторов. | Желтосемянность, кондитерское использование     |
| <i>YSEDI</i>         | гк-159                     | Желтая окраска семян  | Кондитерское использование                      |
| <i>CSBI</i>          | гк-129, 159, 188, 204, 458 | Реснички на ложной перегородке коробочки. Как правило, у льна-долгунца ресничек нет, а у масличного – есть.   | Входит в классификатор UPOV (Protocol..., 2007) |
| <i>ygpl</i>          | гк-210                     | Желто-зеленая окраска растущего растения  |   |

Гибриды первого поколения изолировали и обмолачивали индивидуально. Растения F<sub>2</sub> выращивали рядом с родительскими формами. Определение стерильных и фертильных форм у гибридов проводили во время цветения по первому и второму цветкам, а при несовпадении фенотипов – по следующим. Почти всегда стерильность пыльников сопровождалась изогнутостью и (или) укороченностью тычиночных нитей.

Окончательное разделение на фенотипические классы по стерильности проводили с применением дискриминантного анализа при помощи программы Statistica 7.0 (Nasledov, 2012, StatSoft, Inc. 2013) по среднему числу семян в 5 коробочках, одной – I порядка и

четырёх – II порядка, а также проценту не завязавшихся коробочек.

Гены восстановители фертильности пыльцы для тех же скрещиваний подробно рассматривались в предыдущей статье (Porokhovina, 2017) и в данной публикации анализируется наследование только некоторых из них, необходимое для понимания совместных расщеплений.

В статье приняты следующие сокращения для описания стерильности и формы цветка: ферт. – фертильный; стер. – стерильный; откp. – открытый; труб. – стерильный трубчатый. Открытые цветки могут быть как фертильными, так и стерильными, а трубчатые – всегда стерильны, поэтому при необходимости уточняется форма стерильных цветков.

## Результаты и обсуждение

Линии гк-204 ( $Cyt^{s1}$ ,  $CSB1$ ) и гк-53 ( $Cyt^f$ ,  $pbc3$ ,  $rft3-2$ ) отличаются по типу ЦМС, гену восстановления фертильности, альтернативная аллель  $rft3-2$  которого к образованию стерильных трубчатых цветков, а также генам окраски цветка ( $pbc3$ ) и наличию ресничек на ложной перегородке коробочек ( $CSB1$ ). По результатам анализа  $F_2$  ♀гк-204 × ♂гк-53 было доказано независимое наследование генов  $pbc3$  с  $CSB1$  и  $rft3-2$ . Гены  $rft3-2$  и  $CSB1$  сцеплены с частотой кроссинговера 28сМ (табл 3). Ранее нами было доказано сцепление генов  $CSB1$  и  $pfl$  (контролирующего розовую окраску венчика) с частотой кроссинговера 35сМ (Porokhovinova, 2012). V. Comstock (1970) обнаружил сцепление генов мужской стерильности  $ms3$  и розовой окраски в 28сМ. Мы предположили, что гены, имеющие сходное наследование и входящие в одну группу сцепления могут быть аллельны, поэтому ген стерильности  $rft3-2$  и подобные ему имеют тот же номер «3» и отличаются только добавочным индексом «-2». Действие генов  $pbc3$ ,  $CSB1$  и  $rft3-2$  комбинаторно (независимо).

Таблица 3. Расщепление  $F_2$  ♀гк-204 ( $Cyt^{s1}$ ,  $CSB1$ ) × ♂гк-53 ( $Cyt^f$ ,  $pbc1$ ,  $rft3-2$ ) по морфологическим признакам и стерильности пыльцы  
Table 3.  $F_2$  ♀gc-204 ( $Cyt^{s1}$ ,  $CSB1$ ) × ♂gc-53 ( $Cyt^f$ ,  $pbc1$ ,  $rft3-2$ ) segregation of morphological characteristics and pollen sterility

| Моногенное расщепление (3:1)                                 |                                     |           |                                |          |                                   |                                  |                                |          |                                       |     |       |          |          |      |           |      |     |          |
|--|-------------------------------------|-----------|--------------------------------|----------|-----------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|----------|---------------------------------------|-----|-------|----------|----------|------|-----------|------|-----|----------|
| Расщепление  | Цветок                              |           | Σ                              | $\chi^2$ | Цветок                            |                                  | Σ                              | $\chi^2$ | Реснички                              |     | Σ     | $\chi^2$ |          |      |           |      |     |          |
|  | Откр <sup>1</sup>                   | Трубчатый |                                |          | Голубой, плоский                  | Очень светло-голубой, звездчатый |                                |          | Есть                                  | Нет |       |          |          |      |           |      |     |          |
| Практ.   | 98                                  | 26        | 124                            | 1,03     | 97                                | 27                               | 124                            | 0,69     | 92                                    | 32  | 124   | 0,04     |          |      |           |      |     |          |
| Дигенное расщепление   |                                     |           |                                |          |                                   |                                  |                                |          |                                       |     |       |          |          |      |           |      |     |          |
| Цветок   | по генам $pbc1$ и $rft3-6$ , незав. |           |                                |          | по генам $pbc1$ и $CSB1$ , незав. |                                  |                                |          | по генам $rft3-2$ и $CSB1$ , $r=28сМ$ |     |       |          |          |      |           |      |     |          |
|  | Голубой, плоский                    |           | Оч. светло-голубой, звездчатый |          | Σ                                 | $\chi^2$                         | Голубой, плоский               |          | Оч. светло-голубой, звездчатый        |     | Σ     | $\chi^2$ | Открытый |      | Трубчатый |      | Σ   | $\chi^2$ |
|  | Откр <sup>1</sup>                   | Трубч.    | Откр.                          | Трубч.   |                                   |                                  | Есть                           | Нет      | Есть                                  | Нет |       |          | Есть     | Нет  | Есть      | Нет  |     |          |
| Реснички   |                                     |           |                                |          |                                   |                                  |                                |          |                                       |     |       |          |          |      |           |      |     |          |
| Практ.   | 79                                  | 18        | 19                             | 8        | 124                               |                                  | 7                              | 223      | 18                                    | 9   | 124   |          |          |      |           |      |     |          |
| Теор.  | 9                                   | 3         | 3                              | 1        | 16                                |                                  | 9                              | 3        | 3                                     | 1   | 16    |          | 9        | 3    | 3         | 1    | 16  |          |
| Незав.   | 69,8                                | 23,3      | 23,3                           | 7,8      | 124                               | 3,20                             | 69,8                           | 23,3     | 23,3                                  | 7,8 | 124   | 1,65     | 69,8     | 23,3 | 23,3      | 7,8  | 124 | 20,75    |
| Теор.  |                                     |           |                                |          |                                   |                                  |                                |          |                                       |     |       |          | 10,1     | 1,9  | 1,9       | 2,1  | 16  |          |
| Сцепл.   |                                     |           |                                |          |                                   |                                  |                                |          |                                       |     |       |          | 78,0     | 15,0 | 15,0      | 16,0 | 124 | 1,94     |
| Тригенное расщепление (по генам $pbc1$ , $CSB1$ и $rft3-2$ ) |                                     |           |                                |          |                                   |                                  |                                |          |                                       |     |       |          |          |      |           |      |     |          |
| Расщепление  | Фенотип                             | Цветок    | Голубой плоский                |          |                                   |                                  | Оч. светло-голубой, звездчатый |          |                                       |     | Σ     | $\chi^2$ |          |      |           |      |     |          |
|  |                                     |           | Открытый                       |          | Трубчатый                         |                                  | Открытый                       |          | Трубчатый                             |     |       |          |          |      |           |      |     |          |
|  |                                     |           | Есть                           | Нет      | Есть                              | Нет                              | Есть                           | Нет      | Есть                                  | Нет |       |          |          |      |           |      |     |          |
| практ.   |                                     |           | 66                             | 13       | 8                                 | 10                               | 16                             | 3        | 2                                     | 6   | 124   |          |          |      |           |      |     |          |
| Теор.  | Незав.                              | Частоты   | 27                             | 9        | 9                                 | 3                                | 9                              | 3        | 3                                     | 1   | 64    |          |          |      |           |      |     |          |
|  |                                     | Ожид.     | 52,3                           | 17,4     | 17,4                              | 5,8                              | 17,4                           | 5,8      | 5,8                                   | 1,9 | 25,33 |          |          |      |           |      |     |          |
|  | Сцепл.                              | Частоты   | 30,2                           | 5,8      | 5,8                               | 6,2                              | 10,1                           | 1,9      | 1,9                                   | 2,1 | 64    |          |          |      |           |      |     |          |
|  |                                     | Ожид.     | 58,5                           | 11,3     | 11,3                              | 12,0                             | 19,5                           | 3,8      | 3,8                                   | 4,0 | 5,10  |          |          |      |           |      |     |          |

\* $\chi^2_{0,05,1}=3,84$ ,  $\chi^2_{0,05,3}=7,81$ ,  $\chi^2_{0,05,7}=14,07$ .

<sup>1</sup>откр. – открытый, трубч. – трубчатый.

Линии гк-204 ( $Cyt^{s1}$ ,  $CSB1$ ) и гк-176 ( $Cyt^f$ ,  $s1$ ,  $pfl$ ,  $rft3-6$ ) различаются по типу стерильной цитоплазмы, гену восстановления фертильности, альтернативная аллель которого  $rft3-6$  приводит к образованию стерильных трубчатых цветков, а также ге-

нам розовой окраски цветка (*pf1*) и наличию ресничек у коробочек (*CSB1*). По результатам анализа  $F_2$  ♀гк-204 × ♂гк-176 доказано сцепленное наследование трех генов *rft3-6* – *pf1* – *CSB1* с частотой кроссинговера 10сМ для *pf1* – *rft3-6*, 28сМ для *pf1* –

*CSB1* и 34сМ для *rft3-6* – *CSB1* (табл. 4). Эта группа сцепления подтверждает гипотезу об аллельности генов *ms3*, *rft3-2* и *rft3-6*. Незначительные же отличия с предыдущими скрещиваниями в тесноте сцепления могут объясняться размером выборок. Действие генов *pf1*, *CSB1* и *rft3-6* комплементарно.

Таблица 4. Расщепление  $F_2$  ♀гк-204 (*Cyt<sup>s1</sup>*, *CSB1*) × ♂гк-176 (*Cyt<sup>f</sup>*, *pf1*, *rft3-6*) по морфологическим признакам и стерильности пыльцы  
Table 4.  $F_2$  ♀ gc-204 (*Cyt<sup>s1</sup>*, *CSB1*) × ♂ gc-176 (*Cyt<sup>f</sup>*, *pf1*, *rft3-6*) segregation by morphological characteristics and pollen sterility

| Моногенное расщепление (3:1)   |   |           |          |                |           |                       |   |                |           |        |     |                |  |        |           |        |     |                |    |      |
|--|---|-----------|----------|----------------|-----------|-----------------------|---|----------------|-----------|--------|-----|----------------|--|--------|-----------|--------|-----|----------------|----|------|
| Расщепление  | Цветок  |           | Σ        | χ <sup>2</sup> | Цветок    |                       | Σ   | χ <sup>2</sup> | Реснички  |        | Σ   | χ <sup>2</sup> |  |        |           |        |     |                |    |      |
|  | Открытый  | Трубчатый |          |                | Голубой*  | Розовый <sup>2*</sup> |   |                | Есть      | Нет    |     |                |  |        |           |        |     |                |    |      |
| Практ.   | 44  | 20        | 64       | 1,33           | 48        | 16                    | 64  | 0,00           | 50        | 14     | 64  | 0,33           |  |        |           |        |     |                |    |      |
| Дигенное расщепление   |   |           |          |                |           |                       |   |                |           |        |     |                |  |        |           |        |     |                |    |      |
| Цветок   | По генам <i>pf1</i> и <i>rft3-6</i> , <i>r=10сМ</i> |           |          |                |           |                       | По генам <i>pf1</i> и <i>CSB1</i> , <i>r=28сМ</i> |                |           |        |     |                | По генам <i>rft3-6</i> и <i>CSB1</i> , <i>r=34сМ</i> |        |           |        |     |                |    |      |
|  | Голубой   |           | Розовый  |                | Σ         | χ <sup>2</sup>        | Голубой   |                | Розовый   |        | Σ   | χ <sup>2</sup> | Открытый   |        | Трубчатый |        | Σ   | χ <sup>2</sup> |    |      |
|  | Откр.   | Трубч.    | Откр.    | Трубч.         |           |                       | Откр.   | Трубч.         | Откр.     | Трубч. |     |                | Откр.  | Трубч. | Откр.     | Трубч. |     |                |    |      |
| Ресн.  |   |           |          |                |           | Есть                  | Нет   | Есть           | Нет       |        |     | Есть           | Нет  | Есть   | Нет       |        |     |                |    |      |
| Практ.   | 41  | 3         | 7        | 13             | 64        |                       |   | 42             | 6         | 8      | 8   | 64             |  |        | 37        | 7      | 13  | 7              | 64 |      |
| Теор.  | 9   | 3         | 3        | 1              | 16        | 7,81                  |   | 9              | 3         | 3      | 1   | 16             | 7,81   |        | 9         | 3      | 3   | 1              | 16 | 7,81 |
| Незав.   | 36  | 12        | 12       | 4              | 64        | 29,78                 |   | 36             | 12        | 12     | 4   | 64             | 9,33   |        | 36        | 12     | 12  | 4              | 64 | 4,44 |
| Теор.  | 11,2  | 0,8       | 0,8      | 3,2            | 16        | 7,81                  |   | 10,1           | 1,9       | 1,9    | 2,1 | 16             | 7,81   |        | 9,7       | 2,3    | 2,3 | 1,7            | 16 | 7,81 |
| Сцепл.   | 45  | 3         | 3        | 13             | 64        | 5,51                  |   | 40,3           | 7,7       | 7,7    | 8,3 | 64             | 0,47   |        | 39        | 9      | 9   | 8              | 64 | 1,94 |
| Тригенное расщепление (по генам <i>pf1</i> , <i>CSB1</i> и <i>rft3-6</i> ) |   |           |          |                |           |                       |   |                |           |        |     |                |  |        |           |        |     |                |    |      |
| Расщепление  | Фенотип   | Цветок    | Голубой  |                |           |                       | Розовый   |                |           |        | Σ   | χ <sup>2</sup> |  |        |           |        |     |                |    |      |
|  |   |           | Открытый |                | Трубчатый |                       | Открытый  |                | Трубчатый |        |     |                |  |        |           |        |     |                |    |      |
|  |   |           | Есть     | Нет            | Есть      | Нет                   | Есть  | Нет            | Есть      | Нет    |     |                |  |        |           |        |     |                |    |      |
| Практическое   |   |           |          |                |           | 37                    | 4   | 5              | 2         | 0      | 3   | 8              | 5  | 64     |           |        |     |                |    |      |
| Теоретическое  | независимое   | частоты   |          |                |           | 27                    | 9   | 9              | 3         | 9      | 3   | 3              | 1  | 64     |           |        |     |                |    |      |
|  |   | ожидаемое |          |                |           | 27                    | 9   | 9              | 3         | 9      | 3   | 3              | 1  | 64     | 41,93     |        |     |                |    |      |
|  | сцепленное  | частоты   |          |                |           | 37,8                  | 7,1   | 2,4            | 0,6       | 1,5    | 1,6 | 6,2            | 6,7  | 64     |           |        |     |                |    |      |
|  |   | ожидаемое |          |                |           | 37,8                  | 7,1   | 2,4            | 0,6       | 1,5    | 1,6 | 6,2            | 6,7  | 64     | 11,07     |        |     |                |    |      |

\*Голубой плоский или белый звездчатый; <sup>2\*</sup>Розовый или белый плоский,  $\chi^2_{0,05,1} = 3,84$ ,  $\chi^2_{0,05,3} = 7,81$ ,  $\chi^2_{0,05,7} = 14,07$ .

Линии гк-204 (*Cyt<sup>s1</sup>*) и гк-159 (*Cyt<sup>f</sup>*, *YSED1*, *rft3-3*) отличаются по типу ЦМС, гену восстановления фертильности, альтернативная аллель которого *rft3-3* приводит к образованию стерильных трубчатых цветков и гену окраски семян (*YSED1*). По результатам анализа  $F_2$  гк-204 × гк-159 показано независимое наследование этих генов с взаимодействием по типу комплементарного (табл. 5).

Линии гк-204 (*Cyt<sup>s1</sup>*) и гк-368 (*Cyt<sup>f</sup>*, *f<sup>e</sup>*, *RFT4-3*) отличаются по типу ЦМС, гену восстановления фертильности, альтернативная аллель которого приводит к образованию стерильных трубчатых цветков (*RFT4-3*) и гену окраски цветка (*f<sup>e</sup>*). В расщеплении у  $F_2$  гк-204 × гк-368 выявлен существенный недостаток класса очень светло-голубые, трубчатые цветки (*f<sup>e</sup>* *RFT4-3*), приводящий к отклонению и в

расщеплении по гену  $f^e$  (см. табл. 5). Воз- лью гибридов, гомозигот по генам  $f^e$  и можно, это связано с избирательной гибе- *RFT4-3*.

Таблица 5. Расщепление  $F_2$  от скрещивания ♀гк-204 с ♂гк-159, 368, 129, 458 и ♀гк-204×♀гк-208 по морфологическим признакам и стерильности пыльцы  
Table 5. Segregation of  $F_2$  from cross ♀gc-204 with ♂gc-159, 368, 129, 458 and ♀gc-204×♀gc-208 on morphological characteristics and pollen sterility

| F <sub>2</sub> ♀гк-204 (Cyt <sup>s1</sup> ) × ♂гк-159 (Cyt <sup>f</sup> , <i>rft3-3</i> , <i>YSEDI</i> ) |          |           |            |           |               |           |    |                |  |  |  |
|--|----------|-----------|------------|-----------|---------------|-----------|----|----------------|--|--|--|
| Семена   | Желтые   |           | Коричневые |           | Не завязались |           | Σ  | χ <sup>2</sup> |  |  |  |
|  | Открытый | Трубчатый | Открытый   | Трубчатый | Открытый      | Трубчатый |    |                |  |  |  |
| теор.  | 9        | 3         | 3          | 1         |               |           | 16 | 7,81           |  |  |  |
| практ.   | 52       | 9         | 17         | 1         | 4             | 8         | 79 | 7,03           |  |  |  |
| практ.   | 55       | 16        | 18         | 2         |               |           | 91 | 3,04           |  |  |  |

  

| F <sub>2</sub> ♀гк-204 (Cyt <sup>s1</sup> ) × ♂гк-368 (Cyt <sup>f</sup> , $f^e$ , <i>RFT4-3</i> ) |                      |       |                   |       |    |                |                        |                   |    |                |             |            |    |                |
|---|----------------------|-------|-------------------|-------|----|----------------|------------------------|-------------------|----|----------------|-------------|------------|----|----------------|
| Цветок  | Дигенное расщепление |       |                   |       |    |                | Моногенное расщепление |                   |    |                |             |            |    |                |
|   | Голубой              |       | Оч. св.-го- лубой |       | Σ  | χ <sup>2</sup> | Голу- бой              | Оч. св.-го- лубой | Σ  | χ <sup>2</sup> | Труб- чатый | Откры- тый | Σ  | χ <sup>2</sup> |
|   | Трубч.               | Откр. | Трубч.            | Откр. |    |                |                        |                   |    |                |             |            |    |                |
| теор.   | 9                    | 3     | 3                 | 1     | 16 | 7,81           | 3                      | 1                 | 4  | 3,84           | 3           | 1          | 4  | 3,84           |
| практ.  | 32                   | 14    | 1                 | 3     | 50 | 10,30          | 46                     | 4                 | 50 | 7,71           | 33          | 17         | 50 | 2,16           |

  

| F <sub>2</sub> ♀гк-204 (Cyt <sup>s1</sup> , <i>rfo6</i> ) × ♂гк-129 (Cyt <sup>f</sup> , <i>pf-ad</i> ) |            |  |            |  |            |            |    |                |
|--|------------|--|------------|--|------------|------------|----|----------------|
| Цветок   | Голубой    |  |            |  | Розовый    |            | Σ  | χ <sup>2</sup> |
|  | Фертильный |  | Стерильный |  | Фертильный | Стерильный |    |                |
| теоретическое  | 9          |  | 3          |  | 3          | 1          | 16 | 7,81           |
| практическое   | 59         |  | 19         |  | 11         | 6          | 95 | 3,26           |

  

| F <sub>2</sub> ♀гк-204 (Cyt <sup>s1</sup> , <i>rfo6</i> ) × ♂гк-458 (Cyt <sup>f</sup> , <i>pf-ad</i> , <i>RFO8</i> , <i>RFO9</i> ) |            |  |            |  |            |            |     |                |
|--|------------|--|------------|--|------------|------------|-----|----------------|
| Цветок   | Голубой    |  |            |  | Розовый    |            | Σ   | χ <sup>2</sup> |
|  | Фертильный |  | Стерильный |  | Фертильный | Стерильный |     |                |
| теоретическое  | 171        |  | 21         |  | 57         | 7          | 256 | 7,81           |
| практическое   | 102        |  | 14         |  | 51         | 6          | 173 | 5,98           |

  

| F <sub>2</sub> ♀гк-204 (Cyt <sup>s1</sup> , <i>rfo6</i> ) × ♀гк-208 (Cyt <sup>s2</sup> , <i>pbcl</i> ) |               |                  |              |                                     |              |     |                |
|--|---------------|------------------|--------------|-------------------------------------|--------------|-----|----------------|
| Направление  | Цветок        | Голубой, плоский |              | Очень светло-голубой, гофрированный |              | Σ   | χ <sup>2</sup> |
|  |               | Фертиль- ный     | Стериль- ный | Фертиль- ный                        | Стериль- ный |     |                |
| гк-204 ×гк-208   | теоретическое | 9                | 3            | 3                                   | 1            | 16  | 7,81           |
|  | практическое  | 73               | 32           | 18                                  | 6            | 129 | 4,64           |
| гк-208 ×гк-204   | теоретическое | 3                | нет          | 1                                   | нет          | 4   | 3,84           |
|  | практическое  | 102              | нет          | 34                                  | нет          | 136 | 0,00           |

Линии гк-204 (Cyt<sup>s1</sup>, *rfo6*) и гк-129 (Cyt<sup>f</sup>, *pf-ad*) отличаются по типу ЦМС, гену восстановления фертильности, альтернативная аллель которого *rfo6* приводит к образованию стерильных открытых цветков и гену окраски цветка (*pf-ad*). По результатам анализа  $F_2$  гк-204 × гк-129 было доказано

независимое наследование этих генов с взаимодействием по типу комплементарного (см. табл. 5).

Линии гк-204 (Cyt<sup>s1</sup>, *rfo6*) и гк-458 (Cyt<sup>f</sup>, *pf-ad*, *RFO8*, *RFO9*) отличаются по типу ЦМС, генам восстановления фертильности пыльников (*RFO6*, *RFO8*, *RFO9*) и окраски

цветка (*pf-ad*) По результатам анализа F<sub>2</sub> было доказано независимое наследование этих генов с взаимодействием по типу комплементарного (см. табл. 5).

Линии гк-204 (Cyt<sup>s1</sup>, *rfo6*) и гк-208 (Cyt<sup>s2</sup>, *pbcl*) отличаются по типу стерильной цитоплазмы (Cyt<sup>s1</sup>, Cyt<sup>s2</sup>), гену восстановителю фертильности, альтернативное состояние которого, приводит к образованию стерильных открытых цветков (*rfo6*) и гену окраски и формы цветка (*pbcl*). По результатам анализа F<sub>2</sub> было доказано независимое наследование этих генов с взаимодействием по типу комплементарного (см. табл. 5).

Линии гк-208 (Cyt<sup>s2</sup>, *pbcl*) и гк-124 (Cyt<sup>f</sup>, *f<sup>e</sup>*, *rft3-7*) отличаются по гену восстановления фертильности, альтернативная аллель которого приводит к образованию стериль-

ных трубчатых цветков (*rft3-7*) и окраски (*f<sup>e</sup>*), окраски и формы цветка (*pbcl*). По результатам анализа F<sub>2</sub> было доказано независимое наследование этих генов с взаимодействием по типу комплементарного (табл. 6).

Линии гк-208 (Cyt<sup>s2</sup>, *pbcl*) и гк-221 (Cyt<sup>f</sup>, *ygpl*, *rft6*, *rft7*) отличаются по двум генам восстановления фертильности, альтернативные аллели которых (*rft6*, *rft7*) приводят к образованию стерильных трубчатых цветков и генам хлорофильной окраски растения (*ygpl*), окраски и формы цветка (*pbcl*). По результатам анализа F<sub>2</sub> гк-208 × гк-221 было доказано независимое наследование этих генов с взаимодействием по типу комплементарного (см. табл. 6).

Таблица 6. Расщепление F<sub>2</sub> от скрещивания ♀гк-208 с ♂гк-124 и гк-221 по морфологическим признакам и стерильности пыльцы  
Table 6. Segregation of F<sub>2</sub> from cross ♀gc-208 with ♂ c-124 and 221 on morphological characteristics and pollen sterility

| ♀гк-208 (Cyt <sup>s2</sup> , <i>pbcl</i> ) × ♂гк-124 (Cyt <sup>f</sup> , <i>f<sup>e</sup></i> , <i>rft3-7</i> ) |                              |        |                                  |        |                               |        |                |        |     |                |
|---|------------------------------|--------|----------------------------------|--------|-------------------------------|--------|----------------|--------|-----|----------------|
| Цветок  | Голубой или светлее, плоский |        | Очень светло-голубой, звездчатый |        | Очень светло-голубой, плоский |        | Белый, плоский |        | Σ   | χ <sup>2</sup> |
|   | Откр.                        | Трубч. | Откр.                            | Трубч. | Откр.                         | Трубч. | Откр.          | Трубч. |     |                |
| Теоретическое   | 27                           | 9      | 9                                | 3      | 9                             | 3      | 3              | 1      | 64  | 14,07          |
| Практическое  | 44                           | 16     | 12                               | 5      | 13                            | 10     | 4              | 3      | 107 | 7,20           |

  

| ♀гк-208 (Cyt <sup>s2</sup> , <i>pbcl</i> ) × ♂гк-221 (Cyt <sup>f</sup> , <i>ygpl</i> , <i>rft6</i> , <i>rft7</i> ) |                              |        |                                  |        |                              |        |                                  |        |      |                |
|--|------------------------------|--------|----------------------------------|--------|------------------------------|--------|----------------------------------|--------|------|----------------|
| Цветок   | Зеленое                      |        |                                  |        | Желто-зеленое                |        |                                  |        | Σ    | χ <sup>2</sup> |
|  | Голубой или светлее, плоский |        | Очень светло-голубой, звездчатый |        | Голубой или светлее, плоский |        | Очень светло-голубой, звездчатый |        |      |                |
| Расщепление  | Откр.                        | Трубч. | Откр.                            | Трубч. | Откр.                        | Трубч. | Откр.                            | Трубч. |      |                |
| теор.  | 567                          | 9      | 189                              | 3      | 189                          | 3      | 63                               | 1      | 1024 | 14,07          |
| практ.2015   | 130                          | 3      | 39                               | 1      | 32                           | 0      | 20                               | 0      | 225  | 6,90           |
| практ.2016   | 34                           | 2      | 13                               | 0      | 11                           | 0      | 3                                | 0      | 63   | 1,06           |

Линии гк-188 (Cyt<sup>s3</sup>, *pbcl*, *rft5-2*) и гк-103 (Cyt<sup>f</sup>, *s1*, *CSB1*, *rfo7*) отличаются по генам восстановления фертильности, альтернативная аллель которых приводит к образованию стерильных открытых (*rfo7*) или трубчатых (*rft5-2*) цветков, и генам окраски и формы цветка (*pbcl*, *s1*), наличию ресничек у корбочек (*CSB1*). По результатам анализа F<sub>2</sub> гк-188 × гк-103 было доказано независимое наследование генов окраски формы цветка и

стерильности. Не исключено сцепление генов *rft5-2* и *CSB1* в 28сМ (табл. 7).

Гены *rfo7* и *rft5-2* обладают кумулятивным действием. Гибриды генотипа *rfo7rfo7RFT5-2-* имеют стерильные открытые цветки, а трубчатость проявляется только у дигомозигот по генам *rfo7* и *rft5-2*. Взаимодействие генов восстановления фертильности и генов морфологических признаков *pbcl*, *s1*, *CSB1* было по типу комплементарного (см. табл. 7).

Таблица 7. Ращепление F<sub>2</sub> ♀гк-188 (Cyt<sup>s3</sup>, pbc1) × ♂гк-103 (Cyt<sup>f</sup>, s1, CSB1, rfo7, rft5-2) по морфологическим признакам и стерильности пыльцы  
Table 7. F<sub>2</sub> ♀gc-188 (Cyt<sup>s3</sup>, pbc1) × ♂gc-103 (Cyt<sup>f</sup>, s1, CSB1, rfo7, rft5-2) segregation by morphological characteristics and pollen sterility

| Моногенное расщепление (3:1) |          |       |     |                |         |                 |     |                |            |            |     |                |          |     |     |                |
|------------------------------|----------|-------|-----|----------------|---------|-----------------|-----|----------------|------------|------------|-----|----------------|----------|-----|-----|----------------|
| Расщ.                        | Цветок   |       | Σ   | χ <sup>2</sup> | Цветок  |                 | Σ   | χ <sup>2</sup> | Цветок     |            | Σ   | χ <sup>2</sup> | Реснички |     | Σ   | χ <sup>2</sup> |
|                              | Не белый | Белый |     |                | Голубой | Оч. св.-голубой |     |                | Фертильный | Стерильный |     |                | есть     | нет |     |                |
| практ.                       | 134      | 39    | 173 | 0,56           | 102     | 32              | 134 | 0,09           | 134        | 39         | 173 | 0,56           | 124      | 49  | 173 | 1,02           |

| Дигенное расщепление |       |                        |                |     |                |             |             |                |     |                |            |           |            |           |     |                |
|----------------------|-------|------------------------|----------------|-----|----------------|-------------|-------------|----------------|-----|----------------|------------|-----------|------------|-----------|-----|----------------|
| Цветок               | Гол.¹ | Оч. св.-гол. звездчат. | Бел. звездчат. | Σ   | χ <sup>2</sup> | Откр. ферт. | Откр. стер. | Трубчат. стер. | Σ   | χ <sup>2</sup> | Ферт. Есть | Ферт. Нет | Стер. Есть | Стер. Нет | Σ   | χ <sup>2</sup> |
|                      |       |                        |                |     |                |             |             |                |     |                |            |           |            |           |     |                |
| практ.               | 102   | 32                     | 39             | 173 | 0,65           | 134         | 33          | 6              | 173 | 2,29           | 100        | 34        | 24         | 15        | 173 | 3,97           |
| теор.                | 9     | 3                      | 4              | 16  | 5,99           | 12          | 3           | 1              | 16  | 5,99           | 9          | 3         | 3          | 1         | 16  | 7,81           |

| Тригенное расщепление |       |       |              |       |       |       |     |                |       |      |          |     |     |                |      |      |              |     |      |      |     |                |
|-----------------------|-------|-------|--------------|-------|-------|-------|-----|----------------|-------|------|----------|-----|-----|----------------|------|------|--------------|-----|------|------|-----|----------------|
| Цветок                | Гол.  |       | Оч. св.-гол. |       | Бел.  |       | Σ   | χ <sup>2</sup> | Откр. |      | Трубчат. |     | Σ   | χ <sup>2</sup> | Гол. |      | Оч. св.-гол. |     | Бел. |      | Σ   | χ <sup>2</sup> |
|                       | Ферт. | Стер. | Ферт.        | Стер. | Ферт. | Стер. |     |                | Есть  | Нет  | Есть     | Нет |     |                | Есть | Нет  | Есть         | Нет | Есть | Нет  |     |                |
| Реснички              |       |       |              |       |       |       |     |                | Есть  | Нет  | Есть     | Нет |     |                | Есть | Нет  | Есть         | Нет | Есть | Нет  |     |                |
| практ.                | 84    | 18    | 25           | 7     | 25    | 14    | 173 |                | 124   | 43   | 0        | 6   | 173 |                | 73   | 29   | 23           | 9   | 28   | 11   | 173 |                |
| теор.                 | 27    | 9     | 9            | 3     | 12    | 4     | 64  | 11,07          | 45    | 15   | 3        | 1   | 64  | 7,81           | 27   | 9    | 9            | 3   | 12   | 4    | 64  | 11,07          |
| 50сМ <sup>2</sup>     | 73,0  | 24,3  | 24,3         | 8,1   | 32,4  | 10,8  | 173 | 6,12           | 121,6 | 40,5 | 8,1      | 2,7 | 173 | 12,31          | 73,0 | 24,3 | 24,3         | 8,1 | 32,4 | 10,8 | 173 | 1,68           |
| теор.                 |       |       |              |       |       |       |     |                | 46,1  | 13,9 | 1,9      | 2,1 | 64  | 5,94           |      |      |              |     |      |      |     |                |
| 28сМ <sup>2</sup>     |       |       |              |       |       |       |     |                | 124,6 | 37,6 | 5,1      | 5,7 | 173 |                |      |      |              |     |      |      |     |                |
| теор.                 |       |       |              |       |       |       |     |                | 45,7  | 14,3 | 2,3      | 1,7 | 64  |                |      |      |              |     |      |      |     |                |
| 34сМ <sup>2</sup>     |       |       |              |       |       |       |     |                | 123,5 | 38,7 | 6,2      | 4,6 | 173 | 7,14           |      |      |              |     |      |      |     |                |

| Четырехгенное расщепление (по генам s1, pbc1, CSB1 и rfo7) |                  |     |            |     |                                |     |            |     |                   |     |            |     |      |                |  |
|--|------------------|-----|------------|-----|--------------------------------|-----|------------|-----|-------------------|-----|------------|-----|------|----------------|--|
| Цветок   | Голубой, плоский |     |            |     | Оч. светло-голубой, звездчатый |     |            |     | Белый, звездчатый |     |            |     | Σ    | χ <sup>2</sup> |  |
|  | Фертильный       |     | Стерильный |     | Фертильный                     |     | Стерильный |     | Фертильный        |     | Стерильный |     |      |                |  |
| Реснички   | Есть             | Нет | Есть       | Нет | Есть                           | Нет | Есть       | Нет | Есть              | Нет | Есть       | Нет | Есть | Нет            |  |
| практ.   | 61               | 23  | 12         | 6   | 19                             | 6   | 4          | 3   | 20                | 5   | 8          | 6   | 173  | 11,29          |  |
| теор.  | 81               | 27  | 27         | 9   | 27                             | 9   | 9          | 3   | 36                | 12  | 12         | 4   | 256  | 19,68          |  |

| Пятигенное расщепление (по генам s1, pbc1, CSB1, rfo7 и rft5-2) |                  |       |           |      |                                |      |           |     |                   |      |           |     |      |                |  |
|---|------------------|-------|-----------|------|--------------------------------|------|-----------|-----|-------------------|------|-----------|-----|------|----------------|--|
| Цветок  | Голубой, плоский |       |           |      | Оч. светло-голубой, звездчатый |      |           |     | Белый, звездчатый |      |           |     | Σ    | χ <sup>2</sup> |  |
|   | Открытый         |       | Трубчатый |      | Открытый                       |      | Трубчатый |     | Открытый          |      | Трубчатый |     |      |                |  |
| Реснички  | Есть             | Нет   | Есть      | Нет  | Есть                           | Нет  | Есть      | Нет | Есть              | Нет  | Есть      | Нет | Есть | Нет            |  |
| практ.  | 73               | 26    | 0         | 3    | 23                             | 9    | 0         | 0   | 28                | 8    | 0         | 3   | 173  |                |  |
| теор.   | 405              | 135   | 27        | 9    | 135                            | 45   | 9         | 3   | 180               | 60   | 12        | 4   | 1024 | 19,68          |  |
| 50сМ  | 68,4             | 22,8  | 4,6       | 1,5  | 22,8                           | 7,6  | 1,5       | 0,5 | 30,4              | 10,1 | 2,0       | 0,7 | 173  | 19,70          |  |
| теор.   | 414,9            | 125,1 | 17,1      | 18,9 | 138,3                          | 41,7 | 5,7       | 6,3 | 184,4             | 55,6 | 7,6       | 8,4 | 1024 |                |  |
| 28сМ  | 70,1             | 21,1  | 2,9       | 3,2  | 23,4                           | 7,0  | 1,0       | 1,1 | 31,2              | 9,4  | 1,3       | 1,4 | 173  | 10,29          |  |
| теор.   | 411,3            | 128,7 | 20,7      | 15,3 | 137,1                          | 42,9 | 6,9       | 5,1 | 182,8             | 57,2 | 9,2       | 6,8 | 1024 |                |  |
| 34сМ  | 69,5             | 21,7  | 3,5       | 2,6  | 23,2                           | 7,2  | 1,2       | 0,9 | 30,9              | 9,7  | 1,6       | 1,1 | 173  | 12,12          |  |

<sup>1</sup>бел. – белый; гол. – голубой; звездчат. – звездчатый; оч. – очень; плоск. – плоский; св. – светло.

<sup>2</sup>сцепление (сМ), расщепление и частоты при теоретическом расщеплении.

Группа сцепления генов *rft3* – *pfl* – *CSB1* логична и могла быть закреплена естественным отбором. Гены, приводящие к образованию стерильных трубчатых цветков, являются нежелательными для селекции льна, потому что исключают возможность перекрестного опыления. Как правило, лен масличного направления использования имеет бахромчатость перегородок коробочек, и наличие сцепления определяющего ее гена с геном трубчатых цветков снижает образование нежелательных гибридов. Один из аллелей гена *pfl* помимо розовой окраски цветка дает желтые семена, которые часто обладают хорошими гастрономическими свойствами, поэтому образование трубчатых цветков у нежелательных, коричневосемянных гибридных форм может быть также востребовано в селекции.

Аллель гена *pfl* – *d* (или *pf-ad* по нашей классификации) был одним из первых позиционирован на физической карте. С помощью пространственной аналогии с районом ДНК *Nevea*, было показано, что этот ген контролирует образование флавоноид

3' гидроксилы (F3'Н) и на 61,69% идентичен аналогичному гену *TT7* у *Arabidopsis* (Sudarshan, 2013).

Открытые цветки со стерильными пыльниками дают преимущественно гибридные семена и необходимы для гетерозисной селекции масличного льна. Хорошей востребованностью здесь будут обладать признаки с доминантным генетическим контролем морфологических признаков. Так, нами отобраны желтосемянные стабильные F<sub>6</sub> гк-204 × гк-159, гомозиготные по генам *rfo6* и *YSED1*.

Нам не удалось до конца разобраться с недостатком гомозигот по гену светло-голубой окраски венчика (*f<sup>e</sup>*) у гибридов гк-204 × гк-368. Возможно, есть проблемы и с геном светло-голубой окраски *dlb3*, сцепленным с *f<sup>e</sup>*, которые встречаются в других скрещиваниях (здесь не приведены). Не находят объяснения и факты появления светло-голубых цветков у некоторых гибридов с гк-204, иногда только в прямом направлении.

### Заключение

Сцепление генов мужской стерильности *ms3* и розовой окраски венчика в 28сМ было обнаружено в конце 1960-х годов (Comstock, 1970). Мы доказали сцепление этих двух генов и гена, контролирующего реснички на ложной перегородке коробочки (*rft3* – *pfl* – *CSB1*).

Остальные из описанных нами генов *RF* наследуются независимо и комплементарно взаимодействуют с генами морфологиче-

ских признаков. Так, показано независимое наследование генов, контролирующих стерильность трубчатых цветков, с другими генами: *YSED1* и *rft3-2*; *pbc1* и *rft3-6*, *rft3-7*, *rft5-2*, *rft6*, *rft7*; *ygp1* и *rft6*, *rft7*; *s1* и *rft5-2*, и независимое наследование генов, восстанавливающих фертильность открытых цветков *RFO6*, *RFO8*, *RFO9* и *pf-ad*; *RFO6*, *RFO7* и *pbc1*; *RFO7* и *s1*.

### References/Литература

- Cloutier S., Ragupathy R., Niu Z., Duguid S. SSR-based linkage map of flax (*Linum usitatissimum* L.) and mapping of QTLs underlying fatty acid composition traits Mol Breeding, 2011, vol. 28, pp. 437–451, DOI 10.1007/s11032-010-9494-1
- Comstock V. E. Natural crossing onto male-sterile flax and association of male sterility with seed color // 40<sup>th</sup> Annual flax Institute of the USA, Minneapolis, 1970, pp. 8-9.
- Kutuzova S. N., Pit'ko G. G. Evaluation of flax collection. Leningrad, VIR, 1988, 29p. [in Russian] (Кутузова С. Н., Пит'ко Г. Г. Изучение коллекции льна (*Linum usitatissimum* L.). Методические указания. Л.: ВИР, 1988. 30 с.).
- Identified plant genepool and breeding Ed. Rigin B. V., Gaevskaya E. I. SPb: VIR, 2005, 896p. (Идентифицированный генофонд растений и селекция под ред. Ригин Б. В., Гаевской Е. И. СПб. ВИР. 2005. 896с.).
- Nasledov A. D. Mathematical methods of psychological analysis. Data analysis and interpretation. St. Petersburg: Rech, 2012, 392 p. [in Russian] (Наследов А. Д. Математические методы психологического исследования Анализ и интерпретация данных. СПб.: Речь. 2012. 392 с.).
- Polyakova I. A., Yaranceva V. V., Levchuk A. N., Lyakh V. A. Phenotypical appearance of chloro-

- phyll-deficient mutations at early stages of ontogenesis in oil flax // Actual questions of ecology and biology chemistry: electronic scientific journal 2013, no. 1, pp. 49–57. <http://sites.znu.edu.ua/bio-eco-chem-sci> [in Russian] (Полякова И. А., Яранцева В. В., Левчук А. Н., Лях В. А. Фенотипическое проявление мутаций хлорофиллдефицитности на ранних этапах онтогенеза льна масличного // Актуальні питання, екології та хімії: електронне наукове видання, 2013. № 1, с. 49–57).
- Porokhvinova E. A. Genetic control of morphological characters in flax // Bulletin of applied botany, genetics and plant breeding, 2011, vol. 167, pp. 159–184 [in Russian] (Пороховинова Е. А. Генетический контроль морфологических признаков льна // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 167. С. 159–184).
- Porokhvinova E. A. Genetic control of morphological characters seedlings bolls, seeds, of flax (*Linum usitatissimum* L.) // Vavilov journal of genetics and breeding, 2012, vol. 16, no. 4/2, pp. 936–947 [in Russian] (Пороховинова Е. А. Генетический контроль морфологических признаков проростков, плода и семян у льна // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2012, Том 16, № 4/2. С. 936–947).
- Porokhvinova E. A. Genetic control of fertility restoration of CMS in Flax (*Linum usitatissimum*) // Proceedings of applied botany, genetics and breeding, 2017, vol. 178, iss. 1., pp. 68–82 [in Russian] (Пороховинова Е. А. Генетический контроль восстановления цитоплазматической мужской стерильности у льна (*Linum usitatissimum* L.) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2017. Т. 178. Вып. 1 С. 68–82).
- Porokhvinova E. A., Pavlov A. V., Kutuzova S. N., Brutch N. B. Flax VIR genetic collection for theoretical research and breeding // Tezisy dokladov mezhdunarodnoj konferencii «genofond i selekciya rastenij», posvyashhennoj 80-letiyu SibNIIRS. Novosibirsk, 29-31 March 2016. Novosibirsk reg.: Mezhdurech'e, 2016, p. 54 [in Russian] (Пороховинова Е. А., Павлов А. В., Кутузова С. Н., Брач Н. Б. Генетическая коллекция льна ВИР для теоретических исследований и селекции // Тезисы докладов международной конференции «генофонд и селекция растений», посвященной 80-летию СибНИИРС. Новосибирск, 29-31 марта 2016 г. Новосибирская обл.: Междуречье, 2016. С. 54).
- Protocol for distinctness, uniformity and stability tests *Linum usitatissimum* L. flax, linseed UPOV Species Code: LINUM\_USI Adopted on 21/03/2007. 2007. 23p.
- Spielmeier W., Green A., Bittisnich D., Mendham N., Lagudah E. Identification of quantitative trait loci contributing to *Fusarium* wilt resistance on an AFLP linkage map of flax (*Linum usitatissimum*). Theoretical and Applied Genetics, 1998, vol. 97, pp. 633–641. DOI: 10.1007/s001220050939.
- StatSoft, Inc. Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. 2013 URL. <http://www.statsoft.com/textbook/>.
- Sudarshan G. P. Genetic analysis of seed and flower colour in flax (*Linum usitatissimum* L.) and identification of a candidate gene in the D locus // Thesis for the degree of Master of Science, university of Saskatchewan, Saskatoon, 2013, 149 p.
- Vaylo V., Lyakh V. Influence of lethal chlorophyll mutation of “albina” type on seedling characters in oil flax and its inheritance // Actual questions of ecology and biology chemistry: electronic scientific journal 2014, vol. 7, no. 1, pp. 111–115. <http://sites.znu.edu.ua/bio-eco-chem-sci> [in Ukrainian] (Вайло В. В., Лях В. О. Вплив летальної хлорофільної мутації типу «albina» на ознаки проростків льону олійного та її успадкування // Актуальні питання, екології та хімії: електронне наукове видання. 2014. Т.7. №1. с. 49–57. <http://sites.znu.edu.ua/bio-eco-chem-sci>).
- Wang Z., Hobson N., Galindo L., Zhu S., Shi D., McDill J., Yang L., Hawkins S., Neutelings G., Datla R., Lambert G., Galbraith D. W., Grassa C. J., Gerald A., Cronk Q. C., Cullis C., Dash P. K., Kumar P. A., Cloutier S., Sharpe A. G., Wong G. K. S., Wang J., Deyholos M. K. The genome of flax (*Linum usitatissimum*) assembled de novo from short shotgun sequence reads // The Plant Journal, 2012, vol. 72, pp. 461–473, doi: 10.1111/j.1365-313X.2012.05093.x