

Ж.В. ВДОВИЧЕНКО,
 М.З. АНТОНЮК, Т.К. ТЕРНОВСКАЯ
 Институт агроэкологии и биотехнологии УААН, Киев

ВОЗДЕЙСТВИЕ ГАМЕТОЦИДНОЙ ХРОМОСОМЫ 4S¹ НА СООТНОШЕНИЕ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ ПРИ ГЕНЕТИЧЕСКОМ АНАЛИЗЕ ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ



Экспериментальные данные генетического анализа интрогрессивных линий мягкой пшеницы по признаку опущение листового влагалища, контролируемому «кушккиной» хромосомой 4S¹, положены в основу разработки алгоритма для расчета теоретически ожидаемого расщепления в F₂. Нарушение расщепления обусловлено нежизнеспособностью большинства гамет, лишенных хромосомы 4S¹. Частота функционирующих гамет без этой хромосомы определяется величиной р, а не теоретически ожидаемым соотношением 7 нежизнеспособных : 9 жизнеспособных. Для расчета р методом максимального правдоподобия использовали теоретическое расщепление 15 опущенных к 1 неопущенному и 16 популяций F₂ от скрещивания линий, контрастных по изучаемому признаку.

© Ж.В. ВДОВИЧЕНКО, М.З. АНТОНЮК,
 Т.К. ТЕРНОВСКАЯ, 2003

Введение. Представители подтрибы *Triticinae* имеют широкий спектр полезных генов, которые было бы желательно включить в генетический пул мягкой пшеницы и использовать в селекции. Прежде всего это гены устойчивости к болезням, вредителям и неблагоприятным условиям произрастания. Успешному переносу таких генов от родственных таксонов в мягкую пшеницу препятствует много факторов, среди которых не последнее место занимает гаметоцидное действие некоторых хромосом. В самом общем виде гаметоцидное действие определяется как отрицательный отбор против гамет, не имеющих гаметоцидной хромосомы, если гамета формируется на растении, в состав генома которого такая хромосома входит [1, 2]. На сегодняшний день гаметоцидные хромосомы выявлены во 2, 3, 4-й и 6-й гомеологичных группах хромосом нескольких видов эгилопсов (для обзора см. [3]). Наличие такой хромосомы в геноме интрогрессивной линии одновременно с геном, являющимся объектом внимания исследователя, может значительно снижать шансы на достижение конечной цели интрогрессии: перенос нужного гена в минимальном объеме чужеродного генетического материала. Вместе с тем наличие гаметоцидной хромосомы является фактором, который искажает соотношение классов фенотипического расщепления при выполнении гибридологического анализа и может иметь своим следствием появление артефактов, если не найти способ учета последствий действия гаметоцидной хромосомы при формировании расщепляющейся популяции. В нашей работе представлены результаты исследования, направленного на изучение зависимости соотношения фенотипических классов расщепления от двух факторов: наличие в анализируемом геноме чужеродной хромосомы и гаметоцидная способность этой хромосомы при генетическом анализе признака, который контролируется геном, расположенным в гаметоцидной хромосоме.

Материал и методика. Объектом генетического анализа были интрогрессивные линии мягкой пшеницы с чужеродными хромосомами от вида *Aegilops sharonensis* Eig., замесившими гомеологичные хромосомы из субгенома D пшеницы [4]: линии 788, 790, 791, 890, 891, 1025 и 1026 с опущенным краем листового влагалища и линии 834, 835, 933, 1077, 1096 с неопущенным краем листового влагалища (градация признака, присутствующая рекуррентному генотипу — сорту мягкой

пшеницы Аврора); F_1 и F_2 от скрещивания друг с другом линий, обладающих контрастными градациями признака, включая рекуррентный генотип. Изучали также геномно-замещенную форму Аврозис (AABBS'S¹, $2n = 42$), полученную в результате замещения субгенома D сорта озимой мягкой пшеницы Аврора (*Triticum aestivum* L., AABBDD) геномом диплоидного вида *Aegilops sharonensis* Eig. [5], и исходный сорт мягкой пшеницы Аврора.

Гибридные семена получали, помещая зрелый пыльник отцовской линии в каждый крайний цветок колоска материнской линии через 2–3 дня после эмаскуляции цветков колоса (центральные цветки удаляли, чешуи не обрезали). На колосе оставляли по 16–20 колосков, верхние и нижние удаляли. Число хромосом растений устанавлива-

ли в первичных корешках проростков, используя стандартную для пшеницы методику [6]. Для изучения мейоза использовали материнские клетки пыльцы (МКП) из пыльников, которые взяты из колосьев, фиксированных в 2%-ном растворе ацетокармина на стадии нахождения колоса в трубке между вторым и третьим листом, считая флаговый первым.

По признаку опушения края листового влагалища растения оценивали визуально на стадии развития до выхода в трубку, в апреле, в полевых условиях.

Результаты исследований и их обсуждение. Нами было показано ранее, что ген опушения края листового влагалища, *Hs*, находится в хромосомах 4D пшеницы так же, как и в 4S¹ *Ae. sharonensis* [4]. Наличие опушения доминирует над его от-

Расщепление в F_2 от скрещивания интрогрессивных линий пшеницы по признаку опушение края листового влагалища

Таблица 1

| Комбинация скрещивания | № комбинации | Растений | С опушением | Без опушения | $\chi^2(3:1)$ | Доля неопушенных растений, $x \pm s_x$ |
|-----------------------------|--------------|----------|-------------|--------------|---------------|--|
| Результаты оценки 2001 г. | | | | | | |
| 788 × 834 | 1 | 80 | 76 | 4 | 15,63 *** | 0,050 ± 0,028 |
| 791 × 1096 | 2 | 36 | 36 | 0 | 12,00 *** | 0 |
| 890 × 933 | 3 | 30 | 28 | 2 | 5,38 * | 0,07 ± 0,045 |
| 1026 × 1077 | 4 | 32 | 31 | 1 | 8,17 ** | 0,031 ± 0,031 |
| 834 × 790 | 5 | 47 | 45 | 2 | 10,79 ** | 0,043 ± 0,029 |
| 933 × 790 | 6 | 86 | 82 | 4 | 19,96 *** | 0,047 ± 0,023 |
| 835 × 1025 | 7 | 41 | 41 | 0 | 13,67 *** | 0 |
| 1077 × 791 | 8 | 58 | 56 | 2 | 14,37 *** | 0,034 ± 0,024 |
| Средняя доля по комбинациям | | | | | | 0,0366 ± 0,009 |
| Результаты оценки 2002 г. | | | | | | |
| 788 × 1096 | | 158 | 152 | 6 | 37,88 *** | 0,038 ± 0,015 |
| 788 × Аврора | | 103 | 102 | 1 | 31,71 *** | 0,01 ± 0,01 |
| 933 × 790 | | 103 | 101 | 2 | 29,21 *** | 0,019 ± 0,014 |
| 1096 × 790 | | 232 | 231 | 1 | 74,69 *** | 0,004 ± 0,004 |
| 834 × 790 | | 182 | 179 | 3 | 52,93 *** | 0,016 ± 0,009 |
| 835 × 1025 | | 114 | 112 | 2 | 32,85 *** | 0,018 ± 0,012 |
| 1077 × 1025 | | 319 | 312 | 7 | 88,49 *** | 0,022 ± 0,008 |
| 1096 × 891 | | 110 | 104 | 6 | 22,41 *** | 0,055 ± 0,022 |
| Средняя доля по комбинациям | | | | | | 0,0212 ± 0,004 |

Примечание. Линии с опушенным краем влагалища подчеркнуты, все гибриды F_1 от скрещивания контрастных форм имеют опушенное листовое влагалище. Комбинации пронумерованы для возможности ссылки на них в табл. 4.

сутствием. Растения сорта Аврора, реципиентного генотипа, на базе которого созданы исследуемые нами чужеродно-замещенные линии *T. aestivum/Ae. sharonensis* [7], имеют неопущенный край листового влагалища и несут, следовательно, рецессивный аллель этого гена. Интрогрессивные (чужеродно-замещенные) линии с хромосомой 4S¹ несут доминантный аллель гена *Hs* в составе этой хромосомы, который контролирует появление опущения на крае листового влагалища [4]. Учитывая моногенный характер контроля признака [4, 8], следовало ожидать выщепления в F₂ четвертой части растений без опущения. На практике наблюдали, однако, совсем другое расщепление (табл. 1). Мы предположили, что отсутствие соответствия между наблюдаемым и теоретически ожидаемым соотношениями расщепления может быть следствием любой из двух причин или обеих вместе, обусловленных присутствием в геноме анализируемых линий чужеродной хромосомы: 1) поведение в мейозе пары хромосом, представленной двумя унивалентами, отклоняется от нормального, свойственного членам бивалента; 2) преимущественная передача

гамет с хромосомой 4S¹, известной как гаметоцидная хромосома [1, 2].

В мейозе гибрида от скрещивания двух линий пшеницы, одна из которых имеет пару чужеродных хромосом, а другая — пару пшеничных хромосом той же гомеологичной группы, гомеологичные хромосомы, в нашем случае 4D и 4S¹, будут представлены двумя унивалентами вместо бивалента. Известно, что для пшеничного унивалента вероятность отойти к одному, любому, из полюсов составляет 0,25 и 0,75 составляет вероятность быть утраченным в цитоплазме [9]. Если функционируют все гаметы, от 20- до 22-хромосомных, доля растений без чужеродной хромосомы и, значит, без опущения будет 0,563, что не соответствует данным оценки. Предположив, что среди мужских гамет функционируют только 21-хромосомные, мы сократим долю растений без опущения до 0,375 и до 0,25, если это предположение относится к женским гаметам. На этом возможность сокращать число зигот без чужеродной хромосомы за счет легитимных особенностей мейоза дисомного гибрида F₁, полученного при участии чужеродно-замещенной линии, исчер-

Таблица 2
Исследование связи озерненности чужеродно-замещенных линий с признаками цитологической стабильности

| Линии | Озерненность | В метафазе I мейоза линии среднее число: | | | Доля анеуплоидов | Лабораторная всхожесть |
|---------------------|--------------|--|----------------|------------|-------------------|------------------------|
| | | унивалентов | мультивалентов | бивалентов | | |
| 788 | 0,34 | 0,52 | 0,02 | 20,7 | 0,18 | 0,41 |
| 790 | 0,53 | 0,5 | 0,07 | 20,62 | 0,23 | 0,67 |
| 791 | 0,19 | 0,49 | 0,17 | 20,45 | 0,13 | 0,47 |
| 834 | 0,19 | 0,1 | 0,04 | 20,88 | 0,14 | 0,22 |
| 835 | 0,48 | 0,41 | 0 | 20,8 | 0,08 | 0,36 |
| 890 | 0,27 | 1,05 | 0,21 | 20,09 | 0,09 | 0,45 |
| 891 | 0,44 | 0,35 | 0,06 | 20,72 | 0,19 | 0,77 |
| 933 | 0,55 | 0,56 | 0,06 | 20,62 | 0,14 | 0,75 |
| 1025 | 0,46 | 0,37 | 0,01 | 20,79 | 0,05 | 0,58 |
| 1026 | 0,46 | 0,13 | 0,21 | 20,42 | 0,07 | 0,36 |
| 1077 | 0,40 | 0,56 | 0,04 | 20,64 | 0,03 | 0,31 |
| 1096 | 0,41 | 0,15 | 0 | 20,81 | 0,22 | 0,26 |
| Аврора | 1,00 | 0,34 | 0,03 | 20,78 | 0 | 0,97 |
| r_s | | -0,06 | -0,21 | 0,03 | 0,56** | -0,16 |
| $t_{\text{факт}}^*$ | | 0,13 | 0,44 | 0,05 | 1,64 > $t_{0,01}$ | 0,32 |

*Для $n = 13$ $k = 11$ и $t_{0,05} = 0,61$, $t_{0,01} = 0,76$.

паны и следует признать, что даже теоретически только специфика поведения в мейозе унивалентных хромосом не может быть признана ответственной за уменьшение в F_2 количества растений с неопушенным листовым влагалищем против теоретически ожидаемого. Учитывая накопленный другими исследователями опыт [9–11], а также собственные результаты изучения частоты выявления анеуплоидных растений в чужеродно-замещенных линиях (табл. 2), для упрощения дальнейших расчетов мы будем считать, что в формировании жизнеспособных зигот участвуют только 21-хромосомные гаметы как среди пыльцы, так и среди яйцеклеток. По нашим данным (табл. 2), слабая озерненность чужеродно-замещенных линий и гибридов с их участием в сравнении с реципиентным сортом Аврора не может рассматриваться как следствие цитологической нестабильности. Формирование нежизнеспособных гамет или зигот связано скорее всего со второй из рассматриваемых нами причин отклонения от теоретического расщепления.

Гаметоцидное действие хромосомы $4S^l$ проявляется как дифференциальная жизнеспособность гамет: гаметы, не содержащие гаметоцидную хромосому, нежизнеспособны. Однако выщепление в F_2 растений без опушения свидетельствует о функционировании части жизнеспособных гамет без хромосомы $4S^l$ с геном Hs . Сопоставление долей растений без опушения, выщепившихся в F_2 от разных комбинаций скрещивания, выявило только одно различие между долями: 0,038 и 0,004 за 2002 г. различались на уровне значимости $0,01 < p < 0,05$. Мы считаем, что результаты расщепления по комбинациям могут быть объединены в пределах каждого года исследования. Кроме того, средние по годам одна от другой тоже не отличаются ($t = 1,53$). В ряде случаев значения па-

раметра выходили за пределы доверительного интервала, определяемого выборочными x и σ , даже для уровня 99,9 % вероятности. Поэтому принимая во внимание очень маленькие значения долей неопушенных растений в популяции (0,0366 и 0,0212) и небольшие в ряде случаев объемы выборок, мы полагаем, что нужно ориентироваться все же на среднее значение этой величины по популяциям F_2 в целом.

Для того чтобы экспериментальные данные использовать для расчетов, направленных на определение частоты того редкого события, каким есть сохранение гаметы без гаметоцидной хромосомы, сделаем формальное допущение: пусть для гаметы, которая имеет хромосому $4D$, но не имеет хромосомы $4S^l$, существует некая вероятность p принять участие в формировании жизнеспособной зиготы. Формализация наших рассуждений предпринята с целью использовать в расчетах метод максимального правдоподобия и заключается она в умозрительном сцеплении с пшеничной хромосомой D фактора нежизнеспособности гаметы L . Чтобы гамета оказалась жизнеспособной, сцепление $D-L$ должно быть разрушено и заменено сочетанием $D-l$, и такое событие осуществляется с вероятностью p . Фактор l в исходных компонентах скрещивания умозрительно сцеплен с $4S^l$. Тогда от скрещивания $4S^l/4S^l \times 4DL/4DL$ имеем гибрид $4S^l/4DL$ с гаметоцидной хромосомой и опушенным листовым влагалищем. Гибрид формирует нежизнеспособные гаметы DL с вероятностью $0,5(1-p)$, все остальные типы гамет жизнеспособны (табл. 3).

Принимая во внимание генотипы жизнеспособных гамет, которые будут участвовать в формировании генотипов гибридных растений F_2 от скрещивания линий с опушенным листовым влагалищем и неопушенным листовым влагали-

Таблица 3

Типы и доли гамет и зигот, формируемые гибридом $4S^l/4DL$

| Частота гамет | $0,5(1-p) DL$ | $0,5p D/l$ | $0,5(1-p) S^l/l$ | $0,5p S^l/L$ |
|------------------|------------------------|------------------------|----------------------------|---------------------------|
| $0,5(1-p) DL$ | $0,25(1-p)^2 DLDL$ | $0,25p(1-p) DL D/l$ | $0,25(1-p)^2 DL S^l/l$ | $0,25p(1-p) DL S^l/L$ |
| $0,5p D/l$ | $0,25p(1-p) D/DL$ | $0,25p^2 D/l D/l$ | $0,25p(1-p) D/l 4S^l/l$ | $0,25p^2 D/l 4S^l/L$ |
| $0,5(1-p) S^l/l$ | $0,25(1-p)^2 S^l/l DL$ | $0,25p(1-p) S^l/l D/l$ | $0,25(1-p)^2 S^l/l 4S^l/l$ | $0,25p(1-p) S^l/l 4S^l/L$ |
| $0,5p S^l/L$ | $0,25p^2 S^l/L DL$ | $0,25p^2 S^l/L D/l$ | $0,25p(1-p) S^l/L 4S^l/l$ | $0,25p^2 S^l/L$ |

Примечание. Затенены клетки с нежизнеспособными гаметами и зиготами; частота зигот, из которых вырастут растения без опушения, помещена в рамке.

Рабочий пример расчета частоты p методом максимального правдоподобия по данным оценки популяций F_2 за 2001 г., положение отталкивания

| № комбинации из табл. 1 | Наблюдаемые величины фенотипических классов | | | | | | | | | | | |
|-------------------------|---|----------|------------------------|-----------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | <i>a</i> | <i>d</i> | $p = 0,5$ | | $p = 0,373$ | | $p = 0,25$ | | $p = 0,227$ | | $p = 0,22$ | |
| | | | <i>b</i> | <i>e</i> | <i>b</i> | <i>e</i> | <i>b</i> | <i>e</i> | <i>b</i> | <i>e</i> | <i>b</i> | <i>e</i> |
| 1 | 76 | 4 | 62,2222 | 142,222 | 102,8228 | 182,8228 | 124,8 | 204,8 | 132,5499 | 212,5499 | 134,996 | 214,996 |
| 2 | 86 | 0 | 66,8889 | 152,889 | 110,5345 | 196,5345 | 134,16 | 220,16 | 142,4911 | 228,4911 | 145,1207 | 231,1207 |
| 3 | 28 | 2 | 23,3333 | 53,3333 | 38,55854 | 68,55854 | 46,8 | 76,8 | 49,7062 | 79,7062 | 50,62349 | 80,62349 |
| 4 | 31 | 1 | 24,8889 | 56,8889 | 41,12911 | 73,12911 | 49,92 | 81,92 | 53,01995 | 85,01995 | 53,99839 | 85,99839 |
| 5 | 45 | 2 | 36,5556 | 83,5556 | 60,40838 | 107,4084 | 73,32 | 120,32 | 77,87305 | 124,8731 | 79,31013 | 126,3101 |
| 6 | 82 | 4 | 66,8889 | 152,889 | 110,5345 | 196,5345 | 134,16 | 220,16 | 142,4911 | 228,4911 | 145,1207 | 231,1207 |
| 7 | 41 | 0 | 31,8889 | 72,8889 | 52,69667 | 93,69667 | 63,96 | 104,96 | 67,93181 | 108,9318 | 69,18543 | 110,1854 |
| 8 | 56 | 2 | 45,1111 | 103,111 | 74,54651 | 132,5465 | 90,48 | 148,48 | 96,09866 | 154,0987 | 97,87208 | 155,8721 |
| | | | Оценка (Sc) | Информ. (I) | Оценка (Sc) | Информ. (I) | Оценка (Sc) | Информ. (I) | Оценка (Sc) | Информ. (I) | Оценка (Sc) | Информ. (I) |
| 1 | | | -20,8593 | 151,7037 | -4,8855 | 187,7189 | 6,501587 | 208,0508 | 11,26297 | 215,3237 | 12,05223 | 217,7025 |
| 2 | | | -40,7704 | 163,0815 | -32,5903 | 201,7978 | -27,9568 | 223,6546 | -26,2722 | 231,473 | -26,0944 | 234,0302 |
| 3 | | | -5,68889 | 56,88889 | 1,346825 | 70,39459 | 6,501587 | 78,01905 | 8,686392 | 80,7464 | 9,060341 | 81,63844 |
| 4 | | | -10,9037 | 60,68148 | -5,76887 | 75,08756 | -2,27556 | 83,22032 | -0,85014 | 86,12949 | -0,62802 | 87,081 |
| 5 | | | -13,7481 | 89,12593 | -5,09545 | 110,2849 | 0,975238 | 122,2298 | 3,493052 | 126,5027 | 3,902153 | 127,9002 |
| 6 | | | -23,7037 | 163,0815 | -7,15925 | 201,7978 | 4,551111 | 223,6546 | 9,430029 | 231,473 | 10,23169 | 234,0302 |
| 7 | | | -19,437 | 77,74815 | -15,5373 | 96,20594 | -13,3283 | 106,626 | -12,5251 | 110,3534 | -12,4403 | 111,5725 |
| 8 | | | -18,963 | 109,9852 | -9,26399 | 136,0962 | -2,60063 | 150,8368 | 0,132656 | 156,1097 | 0,564501 | 157,8343 |
| | | | ΣSc | ΣI | ΣSc | ΣI | ΣSc | ΣI | ΣSc | ΣI | ΣSc | ΣI |
| | | | -154,074 | 872,2963 | -78,9538 | 1079,384 | 1209,137 | -27,6317 | -6,64234 | 1238,111 | -3,35181 | 1251,789 |
| | | | -0,17663 ¹⁾ | 0,32337 ²⁾ | -0,07315 | 0,249853 | 0,240372 | -0,0231 | -0,00536 | 0,221635 | -0,00268 | 0,220322 |
| | | | $p = 0,5$ | | $p = 0,323$ | | $p = 0,25$ | | $p = 0,227$ | | $p = 0,22$ | 0,028264 |

Примечание. *a* — количество растений с опушением, *b* — без опушения, *c* — количество нежизнеспособных зигот, *d* — общая численность популяции F_2 ; ¹⁾ $\Sigma Sc/\Sigma I$, ²⁾ $p = \Sigma Sc/\Sigma I$.

щем, считаем, что в основу расчетов частоты p методом максимального правдоподобия должно быть положено теоретическое соотношение 15 с опущением : 1 без опущения, а не первоначально предполагаемое соотношение 3 : 1. Вместе с тем нежизнеспособные гаметы $0,5(1-p)DL$ обеспечивают неоявление 7 частей зигот из общего числа частей 16 (табл. 3), так что среди растений популяций F_2 эта часть отсутствует, а присутствуют только 9 жизнеспособных частей из всех 16, что должно быть учтено в расчетах. Поскольку соотношение гамет и зигот в данном случае формируется в зависимости от частоты p , соотношение 7 : 9 должно быть выражено как

$$0,75 - 0,5p - 0,25p^2 : 0,25 + 0,5p + 0,25p^2.$$

Для составления уравнения оценки величины p и величины информации из табл. 6 работы Алларда [12] мы использовали те, которые даны для расщепления в F_2 в соотношении 15 доминантных : 1 рецессивный, при положении отталкивания: $(a + b + c)(-2p/4 - p^2) + d(2/p)$ для уравнения

оценки $p \pm s_p$ и $4/4 - p^2$ для расчета величины информации (i_p) от каждой особи F_2 . Для получения полной информации I величину i_p умножают на объем выборки. Алгоритм расчета частоты p на примере данных 2001 г. (из табл. 1) представлен в табл. 4. В качестве источника разнообразия для вычисления p методом максимального правдоподобия использовали 8 однотипных расщеплений F_2 , поскольку при наличии всего двух фенотипических классов в расщепляющейся популяции другого источника разнообразия у нас быть не могло. Величина $(a + b + c)$ из формулы Алларда, реально представленная количеством опущенных растений, включает 8 частей жизнеспособных зигот (мы имели и оценивали эти растения) и 7 частей нежизнеспособных зигот (участвуют в формировании соотношения 15 : 1, но не обнаруживаются как реальные растения, поскольку нежизнеспособны, в табл. 4 столбик *b*). Именно поэтому общее число растений (столбик *e* в табл. 4) зависит от количества нежизнеспособных, не

Таблица 5
Рабочий пример расчета долей зигот с учетом частоты p при формировании нежизнеспособных (затемненные клетки решетки Пеннета) и жизнеспособных зигот

| | | | | |
|--|---------------|---------------|----------------|-------------------|
| Частота гамет | 0,39 DL | 0,11 D/ | 0,39 S/ | 0,11p S/L |
| 0,39 DL | 0,1521 DLDL | 0,0429 DL D/ | 0,1521 DL 4S/ | 0,0429 DL 4S/L |
| 0,11 D/ | 0,0429 D/DL | 0,0121 D/ D/ | 0,0429 D/ 4S/ | 0,0121 D/ 4S/L |
| 0,39 S/ | 0,1521 S/ DL | 0,0429 S/ D/ | 0,1521 S/4S/ | 0,0429 4S/ 4S/L |
| 0,11p S/L | 0,0429 S/L DL | 0,0121 S/L D/ | 0,0429 4S/L4S/ | 0,01214S/L |
| | | | | $\Sigma = 1$ |
| Частота гамет | 0,39 DL | 0,11 D/ | 0,39 S/ | 0,11p S/L |
| 0,39 DL | | | | |
| 0,11 D/ | | 0,0121 D/ D/ | 0,0429 D/ 4S/ | 0,0121 D/ 4S/L |
| 0,39 S/ | | 0,0429 S/ D/ | 0,1521 S/4S/ | 0,0429 4S/ 4S/L |
| 0,11p S/L | | 0,0121 S/L D/ | 0,0429 4S/L4S/ | 0,01214S/L |
| 1/0,3721 = 2,6874 = k, коэффициент для умножения значения доли зигот в каждой клетке таблицы после удаления частот нежизнеспособных зигот (результаты в следующей решетке) | | | | $\Sigma = 0,3721$ |
| Частота гамет | 0,39 DL | 0,11 D/ | 0,39 S/ | 0,11p S/L |
| 0,39 DL | | | | |
| 0,11 D/ | | 0,0325 D/ D/ | 0,1153 D/S/ | 0,0325 D/ S/L |
| 0,39 S/ | | 0,1153 S/ D/ | 0,4088 S/ S/ | 0,1153 S/ 4S/L |
| 0,11p S/L | | 0,0325 S/L D/ | 0,1153 S/L4S/ | 0,0325 S/L |
| | | | | $\Sigma = 1$ |

Результаты проверки на соответствие эмпирических соотношений двух фенотипических классов и теоретических, рассчитанных на основе величины p

| Частоты в фенотипических классах | | | | χ^2 | Частоты в фенотипических классах | | | | χ^2 |
|----------------------------------|-------------|---------------|-------------|----------|----------------------------------|-------------|---------------|-------------|----------|
| Эмпирические | | Теоретические | | | Эмпирические | | Теоретические | | |
| опушенные | неопушенные | опушенные | неопушенные | | опушенные | неопушенные | опушенные | неопушенные | |
| Данные 2001 г. | | | | | Данные 2002 г. | | | | |
| 76 | 4 | 77,4 | 2,6 | 0,779 | 152 | 6 | 154,63 | 3,37 | 2,107 |
| 36 | 0 | 35,233 | 0,77 | 0,783 | 102 | 1 | 100,81 | 2,19 | 0,664 |
| 28 | 2 | 29,361 | 0,64 | 2,962 | 101 | 1 | 99,827 | 2,17 | 0,647 |
| 31 | 1 | 31,318 | 0,68 | 0,152 | 231 | 1 | 227,06 | 4,94 | 3,212 |
| 45 | 2 | 45,999 | 1 | 1,018 | 179 | 3 | 178,12 | 3,88 | 0,203 |
| 82 | 4 | 84,168 | 1,83 | 2,622 | 112 | 2 | 111,57 | 2,43 | 0,077 |
| 41 | 0 | 40,127 | 0,87 | 0,892 | 312 | 7 | 312,21 | 6,79 | 0,006 |
| 56 | 2 | 56,765 | 1,24 | 0,484 | 104 | 6 | 107,66 | 2,34 | 5,832 |
| | | | | 9,693 | | | | | 12,75 |
| При объединении выборок | | | | | При объединении выборок | | | | |
| 395 | 15 | 396,68 | 13,32 | 0,28 | 1293 | 28 | 1292,9 | 28,14 | 0,60 |

Примечание. $df = 7, \chi^2_{0,05} = 14,07; df = 1, \chi^2_{0,05} = 3,84.$

наблюдаемых нами растений и не является суммой опушенных (столбик a) и неопушенных (столбик d) наблюдаемых растений. Величина b изменяется вместе с величиной p и вычисляется по формуле $(a + d) (0,75 - 0,5p - 0,25p^2) / (0,25 + 0,5p + 0,25p^2).$

Полученное значение p подставляем к данным табл. 3 и получаем результаты первой решетки Пеннета в табл. 5. Частота появления растений с неопушенным влагилицем (клетка решетки в рамке) не соответствует наблюдаемой частоте. Однако генотипы, помещенные в затемненных клетках, отсутствуют, они не принимают участие в формировании объема выборки и должны быть исключены (вторая решетка из табл. 5). После этого суммарная частота оставшихся генотипов должна быть приведена к единице (третья решетка из табл. 5). Соотношение 0,0325 без опушения : 0,9675 с опушением является теоретически ожидаемым на основе величины p , рассчитанной методом максимального правдоподобия по данным 2001 г. и 0,0213 : 0,9787 по данным 2002 г. Учитывая величину p , рассчитали теоретически ожидаемые в F_2 расщепления (табл. 6). Тест на однородность χ^2 показал, что эмпирические распределения по фенотипическим классам однородны и не отличаются от

теоретически ожидаемых, рассчитанных на основе частоты возникновения жизнеспособных гамет без гаметоцидной хромосомы, p . Конечно, слишком низкие значения частот неопушенных растений в теоретических рядах ставят под сомнение правомерность использования метода χ^2 . Объединение всех выборок за один год в одну общую выборку и расчет значения χ^2 подтверждает отсутствие различий между эмпирическими и теоретически ожидаемыми частотами в двух фенотипических классах.

Полученные нами оценки частоты передачи хромосомы $4S^1$ потомкам гибридов не противоречат опубликованным другими исследователями данным [13]. Эти результаты дают ответ на вопрос, почему в условиях моногенного контроля доминантного признака при скрещивании контрастных по фенотипу гомозиготных родительских форм в F_2 мы имеем 15 растений с рецессивным фенотипом вместо 152 (данные 2001 г.) и 28 вместо 330 (данные 2002 г.). Искажение соотношения расщепления 3 : 1 обусловлено отрицательным отбором против гамет, лишенных гаметоцидной хромосомы, на которой локализован ген, контролирующей рассматриваемый признак. Возможность искажения соотношения фенотипических

классов за счет действия гаметоцидной хромосомы может стать причиной неправильных выводов о количестве и типе действия генов, которые контролируют критический признак. Эту возможность никогда нельзя исключать без целенаправленной проверки, когда генетическому анализу подвергается растительный материал интрогрессивного происхождения.

SUMMARY. Using experimental data on genetic analysis of introgressive lines for the character «hairy leaf sheath» controlled by the «cuckoo» chromosome 4S¹, the algorithm for calculation of the theoretical segregation ratio in F₂ was developed. Segregation distortion is caused by non-viability of the majority of gametes lacking the chromosome 4S¹. The frequency of functioning gametes without the chromosome 4S¹ is determined by the probability *p* versus the theoretically expected ratio 7 nonviable : 9 viable ones. Since segregation involves two characters, gamete viability and hairiness, the ratio 15 hairy : 1 hairless was used as a basis for search of the frequency *p* by maximum-likelihood method using 16 populations F₂ from crossing the lines differing in the character studied.

РЕЗЮМЕ. Експериментальні дані генетичного аналізу інтрогресивних ліній м'якої пшениці за ознакою опушення листкової піхви, що контролюється «зозулиною» хромосомою 4S¹, використано для розробки алгоритму розрахунку теоретично очікуваного розщеплення у F₂. Порушення розщеплення обумовлено нежиттєздатністю більшості гамет, позбавлених хромосоми 4S¹. Частота життєздатних гамет без цієї хромосоми визначається величиною *p*, а не теоретично очікуваним розщепленням 7 нежиттєздатних : 9 життєздатних. Розрахунок *p* методом максимальної правдоподібності провадили за теоретичним співвідношенням 15 опушених : 1 неопушених, застосовуючи 16 популяцій F₂ від схрещування ліній, контрастних за ознакою, що вивчається.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Endo T.R., Tsunewaki K. Sterility of common wheat with *Aegilops triuncialis* cytoplasm // J. Hered. — 1975. — 66. — P. 13–18.

2. Endo T.R. Two types of gametocidal chromosome of *Aegilops sharonensis* and *Ae. longissima* // Japan. J. — 1985. — 60. — P. 125–135.
3. Nasuda Sh., Friebe B., Gill B.S. Gametocidal genes induce chromosome breakage in the interphase prior to the first mitotic cell division of the male gametophyte in wheat // Genetics. — 1998. — 149. — P. 1115–1124.
4. Вдовиченко Ж.В., Злацкая А.В., Терновская Т.К. Новый морфологический маркер хромосом четвертой гомеологической группы *Triticinae* // Цитология и генетика. — 2001. — 35. — С. 28–33.
5. Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Геномная инженерия у пшеницы // Вест. с.-х. науки. — 1984. — № 10. — С. 58–66.
6. Waning J. A modified method of counting chromosomes in root tip cells of wheat // Euphytica. — 1965. — 14. — P. 249–250.
7. Терновская Т.К., Антолюк М.З., Созинов А.А. Замещенные линии мягкой пшеницы с одной-тремя парами хромосом *Aegilops sharonensis* // Доклады НАН Украины. — 1995. — № 12. — С. 118–120.
8. Майстренко О.И. Идентификация и локализация генов, контролирующих опушение листа у молодых растений мягкой пшеницы // Генетика. — 1976. — 12, № 1. — С. 5–15.
9. Kihara H. Wheat studies. Retrospect and prospect. — Tokyo: Kodansha LTD, 1982. — 310 p.
10. Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Наследование хромосом генома D в потомстве пентаплоидов пшеницы. 1. Анализ беккроссов // Генетика. — 1979. — 15, № 1. — С. 120–130.
11. Терновская Т.К., Жиров Е.Г. Наследование хромосом генома D в потомстве пентаплоидов пшеницы. 2. Анализ плотности эндосперма семян с разными числами хромосом // Генетика. — 1979. — 15, № 4. — С. 701–707.
12. Allard R.W. Formulas and tables to facilitate the calculation of recombination values in heredity // Hilgardia. — 1956. — 24, № 10. — P. 235–278.
13. King I.P., Miller T.E., Koeber R.M.D. Determination of the transmission frequency of chromosome 4S¹ of *Aegilops sharonensis* in a range of wheat genetic backgrounds // Theor. Appl. Genet. — 1991. — 81. — P. 519–523.

Поступила 20.05.03