

В. В. Костиным. Пентаплоидные гибриды беккроссировали к соответствующим сортам мягкой пшеницы. У растений этих беккроссов определили числа хромосом и пентаплоидные потомки вновь скрестили с гексаплоидными родителями. Продолжая таким образом скрещивания, получили потомство пентаплоидов от каждого из пяти последующих беккроссов к сорту Саратовская 29 (CB_1-CB_5), от двух беккроссов к сортам Аврора (AB_1, AB_2) и Кальян Сона (KB_1, KB_2). Кроме того, получены потомства пентаплоидов от двух беккроссов гибрида Кальян Сона $\times M59h132$ к тетраплоидному родителю M59h132. В каждом скрещивании использовали от 2 до 15 растений. Весь материал выращивали в камере искусственного климата в сосудах с почвенной смесью.

Подсчет чисел хромосом осуществлен на давленных препаратах кончиков корешков прорастающих семян, приготовленных по методике, разработанной для анеуплоидного анализа [14].

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Анализ жизнеспособности женских гамет. Сопоставление расщеплений по числу хромосом беккроссных потомков пентаплоидов указывает на значительные различия между ними. Прежде чем подробно анализировать эти различия, рассмотрим основные факторы, под влиянием которых находится распределение D-хромосом. Отправной точкой будет служить гипотеза о случайном отхождении каждого из семи унивалентов с разной вероятностью 0,5 к полюсам мейозита, т. е. биномиальная модель $(0,5+0,5)^7$. Известные в литературе причины, нарушающие эту модель, сводятся к следующему: 1) потеря того или иного количества унивалентов в результате отставания и элиминации в цитоплазме [4, 15, 16]; 2) тенденция к неслучайному расхождению унивалентов [17]; 3) гибель некоторой части гамет, зигот или семян как следствие пониженной жизнеспособности, вызванной хромосомным или генным дисбалансом [4, 18–23]. Поскольку в нашем материале во всех случаях пыльцевые зерна имели стабильное число хромосом, снижение жизнеспособности происходит за счет женских гамет.

Первую причину можно учесть, не изменяя биномиальной модели расщепления, если за p принять вероятность того, что любой из унивалентов отойдет к полюсу клетки и в конце концов примет участие в формировании ядра гаметы, а за q — вероятность того, что он не попадает в ядро: $(p+q)^7$.

Два последних фактора, хотя и имеют разную природу, оказывают сходное влияние на распределение D-хромосом — вызывают избыток или недостаток гамет с определенными числами хромосом. Эти факторы, по-видимому, могут действовать как в одинаковых, так и в противоположных направлениях. Например, тенденция D-хромосом отходить к разным полюсам клетки преимущественно в равных количествах нейтрализует в той или иной степени действие фактора повышенной жизнеспособности гамет с полным набором или полным отсутствием D-хромосом. Для упрощения дела объединим оба эти фактора в один под общим термином «жизнеспособность» и рассмотрим его эффект, используя данные табл. 1.

Все эмпирические распределения частот гамет по числу хромосом далеко не соответствуют теоретическим, полученным на основе биномиальной модели $(0,5+0,5)^7$. Они несколько ближе распределению $(p+q)^7$, где p — вероятность отхождения унивалента к полюсу определена согласно Нелда-

на [24] по формуле $\hat{p} = \frac{m}{n}$, (m — среднее число D-хромосом у потомства, n — полное их число), но все еще достоверно отличается от него (χ^2 от 8,14

Таблица 1

Распределение женских гамет с разными числами D-хромосом у пентаплоидов пшеницы

Пента- плоиды	Рас- преде- ление *	Численность классов гамет с числом D-хромосом								χ^{2**}
		0	1	2	3	4	5	6	7	
CB ₁	I	22	69	123	184	163	102	30	23	
	II	8,38	52,20	138,90	205,28	182,08	96,87	28,64	3,65	135,28
	III	23,51	74,68	129,42	159,24	150,00	108,17	55,36	15,62	21,28
CB ₂	I	30	83	145	143	142	87	39	10	
	II	11,75	64,51	152,03	199,08	156,44	73,74	19,28	2,17	109,61
	III	30,44	87,64	138,21	154,53	131,74	86,34	39,95	10,15	2,32
CB ₃	I	15	47	58	85	81	58	27	7	
	II	4,36	27,19	72,36	106,94	94,85	50,47	14,92	1,90	74,36
	III	14,95	44,41	71,99	84,01	75,84	53,03	26,57	7,40	3,76
CB ₄	I	14	27	33	45	39	19	6	1	
	II	4,58	22,28	46,44	53,78	37,39	15,55	3,61	0,35	29,32
	III	13,42	33,41	44,70	41,72	29,32	15,29	5,02	1,11	8,87
CB ₅	I	7	14	56	63	52	34	19	0	
	II	2,87	17,86	47,53	70,24	62,30	33,15	9,80	1,25	19,81
	III	7,13	24,59	45,16	57,21	54,12	38,17	18,62	0	8,28
AB ₁	I	44	77	98	113	89	36	13	6	
	II	16,76	71,92	132,23	134,90	82,78	30,46	6,24	0,67	108,25
	III	42,84	90,92	110,91	99,01	69,98	39,51	16,18	4,28	12,39
AB ₃	I	25	16	23	13	11	8	1	0	
	II	9,73	26,49	30,90	20,02	7,79	1,81	0,23	0	57,66
	III	22,02	27,35	21,24	13,48	7,45	3,95	1,43	0	11,24
KB ₁	I	13	51	130	185	182	87	31	16	
	II	7,16	46,15	127,88	196,69	181,53	100,57	30,93	4,10	42,37
	III	13,62	56,78	119,96	165,97	162,49	112,73	51,22	11,82	21,32
KB ₂	I	2	12	37	61	77	49	24	8	
	II	1,19	9,67	34,05	66,64	78,22	55,11	21,55	3,62	8,14
	III	2,00	11,74	33,44	59,38	70,79	56,87	28,38	6,83	2,68
MB ₁	I	42	83	117	89	100	39	19	6	
	II	15,54	69,60	133,50	142,21	90,88	34,90	7,43	0,69	129,83
	III	42,08	90,09	110,39	101,97	76,23	46,04	20,79	5,59	11,28
MB ₂	I	62	51	65	43	29	9	4	0	
	II	29,12	75,34	84,49	51,08	19,71	4,12	1,02	0	71,29
	III	55,33	76,96	62,83	37,65	18,73	7,13	4,37	0	16,54

* I — Эмпирическое распределение; II — теоретическое распределение, построенное на основе биномиальной $(p+q)^7$ модели; III — распределение II, преобразованное на основе модели жизнеспособности гамет [4].

** Первое значение χ^2 из каждой пары рассчитано для распределений I и II, второе — для I и III:

$\chi^2_{0,05} = 14,1$; $\chi^2_{0,01} = 18,5$ для числа степеней свободы 7;

$\chi^2_{0,05} = 12,6$; $\chi^2_{0,01} = 16,8$ для числа степеней свободы 6.

у KB₂ до 135,28 у CB₁). Следовательно, фактор жизнеспособности играет существенную роль в этом материале.

При сравнении теоретических и эмпирических рядов отчетливо видно, что разница во всех случаях в основном возникает за счет нехватки гамет средних классов и избытка гамет в крайних классах эмпирического распределения. По-видимому, дисгармония связана с фактором жизнеспособности таким образом, что гаметы с промежуточными числами хромосом устраняются из популяции в большей степени, чем гаметы с числами D-хромосом, приближающимися к 0 и 7.

Таблица 2

Фактическая и теоретическая жизнеспособность гамет с разными числами D-хромосом *

Пента- плоиды	Жизнеспособность гамет с числом D-хромосом							
	0	1	2	3	4	5	6	7
CB ₁	2,625	1,322	0,886	0,896	0,895	1,053	1,047	6,001
	2,625	1,339	0,872	0,726	0,771	1,045	1,809	4,003
CB ₂	2,553	1,287	0,954	0,718	0,907	1,180	2,023	4,608
	2,553	1,339	0,896	0,765	0,830	1,154	2,042	4,608
CB ₃	3,440	1,729	0,802	0,795	0,854	1,149	1,810	3,684
	3,440	1,631	0,998	0,788	0,802	1,054	1,786	3,907
CB ₄	3,057	1,212	0,711	0,837	1,043	1,222	1,667	2,857
	3,057	1,564	1,004	0,809	0,818	1,026	1,657	3,314
CB ₅	2,439	0,784	1,178	0,897	0,835	1,026	1,939	—
	2,439	1,352	0,933	0,800	0,853	1,131	1,866	—
AB ₁	2,625	1,071	0,741	0,838	1,075	1,182	2,083	8,955
	2,625	1,294	0,858	0,748	0,864	1,322	2,677	7,185
AB ₃	2,569	0,604	0,744	0,649	1,412	4,420	4,348	—
	2,569	1,172	0,783	0,767	1,103	2,312	7,120	—
KB ₁	1,816	1,105	1,167	0,941	1,003	0,865	1,002	3,902
	1,816	1,172	0,893	0,803	0,852	1,067	1,578	2,754
KB ₂	1,681	1,241	1,087	0,915	0,984	0,889	1,114	2,210
	1,681	1,214	0,982	0,891	0,905	1,032	1,317	1,886
MB ₁	2,703	1,192	0,876	0,626	1,099	1,118	2,557	8,696
	2,703	1,281	0,820	0,712	0,829	1,310	2,795	8,061
MB ₂	2,142	0,681	0,774	0,840	1,535	2,260	4,001	—
	2,142	1,151	0,839	0,828	0,106	2,001	4,904	—

* Первый ряд для каждого потомства пентаплоидов — фактическая жизнеспособность, второй — теоретическая.

Для дальнейшего анализа необходимо найти подходящую оценку жизнеспособности гамет. Если бы было известно первоначальное распределение гамет с определенными числами хромосом, не затронутых еще действием этого фактора, то наиболее точной его оценкой было бы отношение численности классов эмпирического распределения гамет, полученного на основе подсчета чисел хромосом у потомков пентаплоида, к соответствующим численностям первоначального. В этом случае жизнеспособность гамет будет выражаться числами в интервале от 0 до 1. Поскольку в нашем распоряжении нет первоначального распределения гамет, можно использовать вместо него биномиальное распределение, но с определенными ограничениями: 1) первоначальное распределение D-хромосом по гаметам несущественно отличается от распределения $(p+q)^7$ и 2) среднее число D-хромосом как в начальной, так и в конечной (после отбора) популяциях остается приблизительно одинаковым. В самом деле, при построении теоретических распределений II в табл. 1 использовалось только среднее число хромосом эмпирического распределения. В зависимости от направления и силы действия фактора жизнеспособности это число может существенно или незначительно отклоняться от первоначального. Следовательно, если соблюдаются оба условия, то за величину жизнеспособности определенных классов гамет можно принять отношение соответствующих численностей эмпирического и биномиального распределений. Поскольку в этом случае

мы имеем дело с относительной жизнеспособностью, она выражается любыми положительными числами, которые будут пропорциональны при соблюдении принятых допущений истинным величинам жизнеспособности. Вычисленные таким путем значения жизнеспособности даны в табл. 2 (первый ряд для каждого пентаплоида).

Попробуем теперь найти закономерности изменения жизнеспособности от одного класса гамет к другому. Рассмотрим, например, средний ряд по потомствам CB_1-CB_3 . Заметим прежде всего, что числа в этом ряду слева направо сначала уменьшаются, а затем, начиная с класса гамет, имеющих четыре D-хромосомы, постепенно увеличиваются, достигая максимума в классе гамет с полным набором D-хромосом. Иначе говоря, увеличение жизнеспособности с возрастанием числа D-хромосом сначала отрицательно, а затем положительно. Чтобы объяснить эти явления, выдвинем следующую гипотезу: жизнеспособность гамет зависит от числа «приобретенных» и числа «потерянных» D-хромосом таким образом, что с их приобретением она увеличивается, а с потерей — уменьшается. Термины «приобретенные» и «потерянные» означают, что клетка, например, с одной D-хромосомой имеет одну приобретенную и шесть потерянных D-хромосом. Обозначив Δy -величину изменения жизнеспособности, эту гипотезу можно записать в алгебраической форме:

$$\Delta y = V - W, \quad (1)$$

где V — величина увеличения жизнеспособности за счет приобретения D-хромосом, а W — величина падения жизнеспособности за счет потери D-хромосом.

Можно заметить далее, что разность по жизнеспособности между соседними классами в центре распределения выражена менее ярко, чем между соседними классами по краям распределения, где жизнеспособность выше, т. е. как падение, так и возрастание жизнеспособности зависит от самой этой величины. Таким образом,

$$V = f(x, y, \Delta x); \quad W = g(x_{\max} - x, y, \Delta x),$$

где x — число приобретенных D-хромосом, y — величина жизнеспособности, $x_{\max} = 7$ и Δx — приращение числа D-хромосом.

Предположим, что функции V и W пропорциональны аргументам. Тогда

$$\Delta y = \alpha y x \Delta x - \beta y (x_{\max} - x) \Delta x, \quad (2)$$

где α — некоторый коэффициент пропорциональности, отражающий скорость возрастания жизнеспособности, а β — скорость ее падения.

Хотя число хромосом — дискретная величина, можно перейти к удобному для анализа дифференциальному уравнению, если учесть, что популяция гамет может быть очень велика и очень малым изменениям жизнеспособности будут соответствовать очень малые изменения числа хромосом. В этом смысле величину x можно считать непрерывной, а динамику жизнеспособности описать дифференциальным уравнением:

$$\frac{dy}{dx} = \alpha y x - \beta y (x_{\max} - x). \quad (3)$$

Решением этого уравнения является функция

$$y = y_0 e^{\frac{\alpha + \beta}{2} x^2 - \beta x_{\max} x}, \quad (4)$$

где y_0 — жизнеспособность гамет, не имеющих D-хромосом. В этой формуле не известны постоянные α и β . Определить их можно следующим путем: подставляя значения y_n из табл. 2 и соответствующие значения x

в формулу (4) и логарифмируя полученные выражения, будем иметь для каждого потомства пентаплоидов систему линейных уравнений:

$$0,5\alpha - 6,5\beta = \ln y_1 - \ln y_0$$

$$2\alpha - 12\beta = \ln y_2 - \ln y_0$$

$$24,5\alpha - 24,5\beta = \ln y_7 - \ln y_0.$$

Оценки α и β и их стандартные ошибки можно теперь получить, используя способ наименьших квадратов и метод анализа множественных регрессий, как это описано Мазером [25]. Результаты таких вычислений пред-

Таблица 3

Значение величин α и β , стандартные ошибки и их соотношения

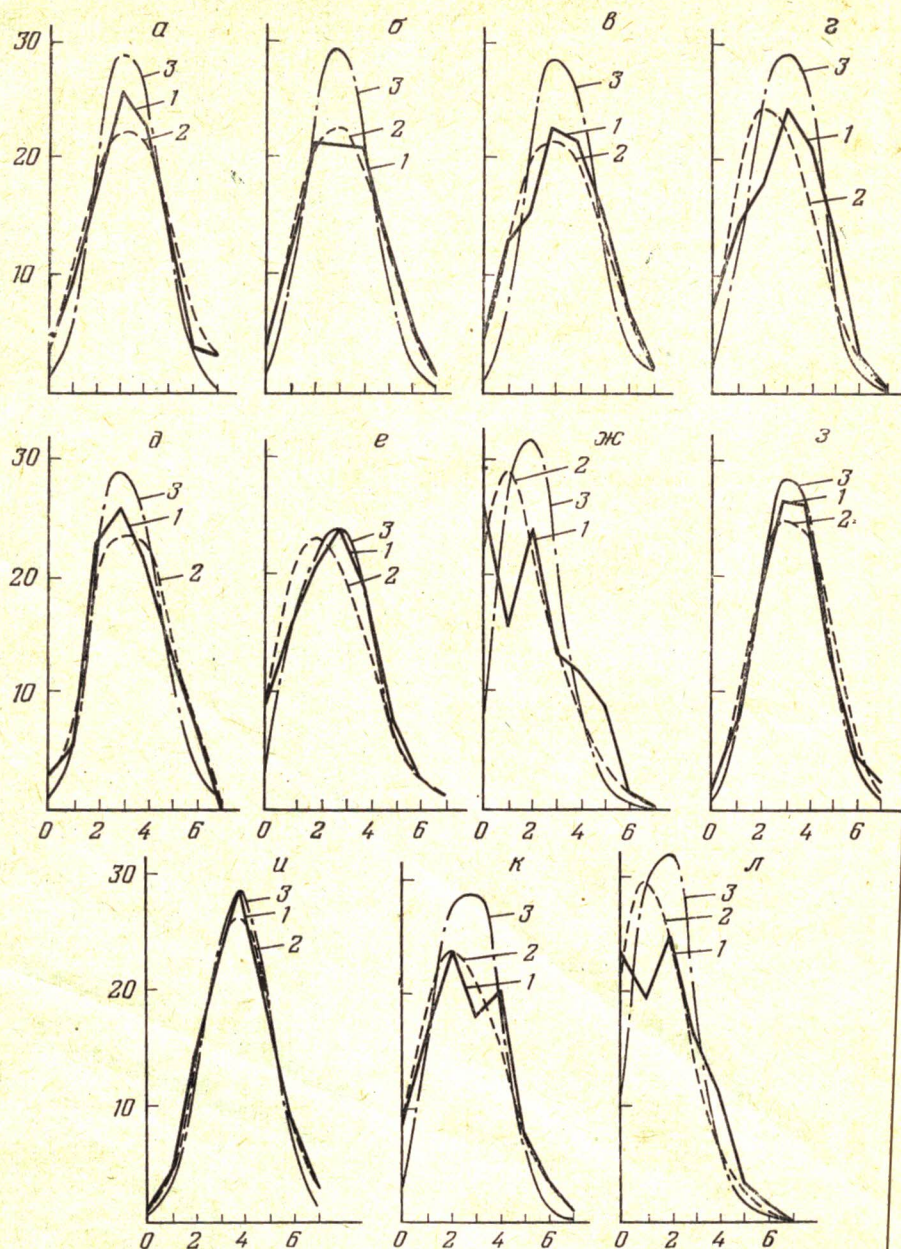
Пента- плоиды	$\alpha \pm m$	$\beta \pm m$	α/β
CB ₁	0,1308±0,3170	0,1136±0,0215	1,15
CB ₂	0,1336±0,0033	0,1095±0,0022	1,22
CB ₃	0,1300±0,0102	0,1248±0,0069	1,04
CB ₄	0,1153±0,0169	0,1120±0,0114	1,03
CB ₅	0,1182±0,0197	0,0998±0,0134	1,18
AB ₁	0,1600±0,0155	0,1200±0,0105	1,33
AB ₃	0,2425±0,0315	0,1394±0,0215	1,74
KB ₁	0,0914±0,0214	0,0744±0,0145	1,23
KB ₂	0,0594±0,0099	0,0547±0,0067	1,09
MB ₁	0,1728±0,0119	0,1282±0,0081	1,35
MB ₂	0,1930±0,0211	0,1102±0,0143	1,75

ставлены в табл. 3. В табл. 2 (второй ряд для каждого пентаплоида) приведены ожидаемые величины жизнеспособности, полученные из формулы (4) подстановкой соответствующих значений $\hat{\alpha}$ и $\hat{\beta}$.

По теоретическим значениям жизнеспособности и частотам гамет биномиального распределения II вычислены частоты теоретического распределения III, включающие поправку на жизнеспособность (см. табл. 1 и рисунок). Все они, за исключением распределений CB₁, KB₁ и MB₂, достаточно хорошо соответствуют эмпирическим распределениям. Это свидетельствует о том, что предполагаемая функциональная зависимость (4) между числами D-хромосом и жизнеспособностью гамет действительно существует. Достоверные различия между эмпирическим и теоретическим рядами CB₁ и KB₁ возникли в основном за счет избытка в эмпирическом ряду гамет с нехваткой одной D-хромосомы, а соответствующими рядами MB₂ — за счет избытка гамет с нехваткой шести D-хромосом. Возможно, что в этих случаях существенное влияние на распределение D-хромосом оказали факторы, не включенные в нашу модель, например преимущественное отхождение большинства хромосом к одному из полюсов в первом случае и преимущественная потеря большинства хромосом — во втором. Тем не менее эти распределения гораздо ближе к эмпирическим, чем распределения, построенные на основе только биномиальной модели.

Влияние генотипа родителей на передачу D-хромосом потомству пентаплоидов. Различия в распределении числа D-хромосом по женским гаметам между различными пентаплоидами можно характеризовать теперь не только в целом, но и по отдельным параметрам, т. е. по вероятности p включения D-хромосомы в ядро гаметы и величинам α и β , определяющим реакцию жизнеспособности гамет на изменение числа D-хромосом.

Сравним сначала между собой группы потомств пентаплоидов, различающихся по рекуррентному родителю. Наибольшие различия среди сор-



Распределение потомков пентаплоидов пшеницы по числу хромосом:
 а — СВ₁; б — СВ₂; в — СВ₃; г — СВ₄; д — СВ₅; е — АВ₁; ж — АВ₃; з — КВ₁;
 и — КВ₂; к — МВ₁; л — МВ₂; 1 — эмпирическое распределение; 2 — распределение,
 преобразованное на основе модели жизнеспособности гамет (4); 3 — теоретическое распределение,
 построенное на основе биномиальной модели $(\bar{p} + \bar{g})^7$.

По оси абсцисс — число D-хромосом; по оси ординат — частота растений с данным числом D-хромосом

тов мягкой пшеницы здесь обнаруживаются между Авророй и Кальян Соной. Вероятности перехода унивалента в ядро женской гаметы в группе Кальян Соны выше как для первого, так и для второго беккроссов. Ближе всего в группе Авроры стоят распределения М59h132, а группа Саратов-

ской 29 занимает промежуточное положение между группами Кальян Соны и Авроры. Таким образом, эти группы можно разделить на три типа по способности передавать потомству D-хромосомы: с низкой частотой p , средней и высокой. Поскольку у всех пентаплоидов в качестве тетраплоидного родителя была использована одна и та же линия твердой пшеницы, различия между ними можно отнести за счет генотипов мягкой пшеницы. Это заключение подтверждается при рассмотрении потомства пентаплоидов от беккрасса к беккросу. Пентаплоиды сорта Аврора снижают величину p от первого беккрасса (0,38) к третьему (0,28), тогда как пентаплоиды сорта Кальян Сона в том же направлении увеличивают ее (0,48 и 0,54). Пентаплоиды MB₁ и MB₂, рекуррентными родителями которых являлась твердая пшеница, подобно пентаплоидам сорта Аврора, снижают способность передавать потомству D-хромосомы. Только пентаплоиды сорта Саратовская 29 обнаруживают тенденцию существенно не менять эту способность.

Эти факты с генетической точки зрения можно объяснить на основании следующего предположения: способность пентаплоидов передавать потомству D-хромосомы контролируется генетической системой, включающей ряд генов с доминантными и частично доминантными аллелями, которые обуславливают свойство повышенной передачи D-хромосом. В самом деле, если считать, что вероятность $p=0,27$ у потомства MB₂ характеризует генотип исследованной линии твердой пшеницы, то эта линия, по-видимому, имеет наибольшее число рецессивных генов низкой передачи D-хромосом, а генотип сорта Кальян Сона — наибольшее число частично доминантных генов высокой передачи D-хромосом ($p_{KB_2}=0,54$). У потомств пентаплоидов от беккроссов к сорту Саратовская 29 разницы по передаче D-хромосом от первого до пятого беккроссов по существу нет. Следовательно, этот сорт имеет полностью доминантные гены повышенной передачи D-хромосом. Судя по вероятности $p=0,28$ у AB₃, сорт Аврора не должен иметь генотипических различий по этому признаку с линией M59h132. Однако потомство пентаплоидов AB₁ существенно отличается от потомства AB₃ более высокой пропорцией передачи D-хромосом. По-видимому, линия твердой пшеницы и сорт Аврора имеют комплементарные доминантные гены повышенной передачи D-хромосом, которые, соединившись в F₁, дали такой эффект.

Конечно, во всех этих случаях речь идет о вероятности передачи D-хромосом потомству как о величине, полученной в результате взаимодействия вероятности включения D-хромосомы в женскую гамету и ее жизнеспособности. Эти вероятности будут одинаковы только при верности принятого ранее допущения о равенстве среднего числа D-хромосом женских гамет и потомства. О том, что это допущение не всегда выполняется в действительности, свидетельствует разница между беккроссными потомствами KB₁ и MB₁. Пентаплоиды, от которых получены эти потомства, имели одинаковый генотип, так как они получены от одного и того же скрещивания Кальян Сона × M59h132. Поэтому женские гаметы должны быть у них одинаковыми, а существующие различия по передаче D-хромосом потомству целиком отнесены за счет влияния генотипа мужского родителя. По-видимому, это влияние таково, что особи с меньшим числом D-хромосом имеют большую жизнеспособность там, где мужским родителем являлась твердая пшеница, и, наоборот, меньшую, когда мужским компонентом выступала мягкая пшеница.

Сопоставление коэффициентов α и β показывает, что у потомков пентаплоидов внутри сорта достоверных различий по этим показателям нет, кроме AB₃, но межсортовые различия существенны. Потомство пентаплоидов группы Кальян Соны имеет наименьшие величины α и β , что указы-

вает на слабую зависимость жизнеспособности гамет от изменения числа D-хромосом. Действительно, распределения потомков этой группы, особенно KB₂, ближе всего подходят к биномиальному ряду, чем все остальные распределения (см. табл. 1). Группе Авроры принадлежат самые высокие значения этих коэффициентов, свидетельствующие о большой разнице между жизнеспособностью гамет средних и крайних классов распределения. Наиболее близки к ним коэффициенты группы M59h132. Группа Саратовской 29 занимает промежуточное положение.

Однако сами по себе коэффициенты α и β не имеют столь большого значения, как их соотношение, так как оно является показателем баланса между возрастанием и уменьшением жизнеспособности гамет соответственно с приобретением и потерей D-хромосом. Иначе говоря, это показатель «жизненной силы» хромосом генома D на фоне определенных генотипов. Наибольших величин этот показатель достигает у MB₂ (1,75) и AB₂ (1,74), наименьших — у CB₂ (1,03), CB₄ (1,04) и KB₂ (1,08) (см. табл. 3). Интересно, что у пентаплоидов Авроры и M59h132 жизненная сила D-хромосом резко возрастает от одного беккрасса к другому, тогда как у Кальян Соны падает. У пентаплоидов Саратовской 29 такие колебания, по-видимому, носят случайный характер.

Таким образом, исследованные генотипы обнаруживают различия не только по способности включать D-хромосомы в ядра женских гамет, но и по реакции жизнеспособности этих гамет на приобретение и потерю D-хромосом.

ОБСУЖДЕНИЕ

Подобную разницу между некоторыми сортами мягкой пшеницы в отношении генов, контролирующих передачу D-хромосом потомству пентаплоидов, описали Кальтсикес с соавторами [26]. Ранее было показано [4, 20, 21], что у потомства пентаплоидных гибридов доля растений с низким числом D-хромосом значительно больше при возвратном скрещивании их с тетраплоидным родителем, чем при скрещивании их с гексаплоидным родителем. Эти данные, подкрепленные затем результатами работ с пентаплоидами, обладающими гомозиготным генотипом AABV твердой пшеницы [27–29], позволили сделать вывод о низком уровне передачи D-хромосом на фоне генома тетраплоидной пшеницы. Наши данные, полученные при возвратном скрещивании пентаплоида Кальян Соны $\times$ M59h132 со своими родителями при применении описанного выше метода, позволяют объяснить эти различия как результат отрицательного влияния генотипа тетраплоидной пшеницы на жизнеспособность особей, имеющих полный набор D-хромосом.

Изучение потомства пентаплоидов от разных беккроссов к сорту мягкой пшеницы Аврора в сравнении с потомством от беккроссов к твердой пшенице показывает, что эти два генотипа обнаруживают сходство по всем показателям, характеризующим распределение D-хромосом. Макино [30] высказал предположение, что аллели высокой степени передачи D-хромосом возникли в результате мутации после появления мягкой пшеницы, и, следовательно, среди ее сортов могут существовать генотипы, контролирующие как высокую, так и низкую передачу D-хромосом. Кальтсикес с соавторами [26] обнаружили такие различия среди трех сортов мягкой пшеницы. Однако все они включают в свои родословные тетраплоидную пшеницу, тем самым предположение Макино не получило экспериментального подтверждения. В этом отношении интересно проследить родословную исследованных нами сортов. Источником сорта Саратовская 29 послужило скрещивание сорта тетраплоидной пшеницы Белотурка с сортом мягкой пшеницы Полтавка. Полученный гибрид еще дважды

вовлекался в скрещивание с мягкой пшеницей, прежде чем был получен этот сорт. Сорт Кальян Сона в своей родословной имеет два генотипа тетраплоидной пшеницы: со стороны сорта Норе (*T. dicoccum* × *Marquis*) и со стороны сорта Gabo (*Bobin Sel* × *Gaza* твердая) × *Bobin Sel* [31]. Сорт Аврора в своей родословной, насколько это известно из литературы [31, 32], не имеет тетраплоидной пшеницы. Таким образом, оба генотипа мягкой пшеницы, способствующие высокому уровню передачи D-хромосом потомкам пентаплоидов, включают в родословную тетраплоидную пшеницу, тогда как родословная генотипа мягкой пшеницы, способствующая низкому уровню передачи D-хромосом, характерному для тетраплоидной пшеницы, не связана с ней. Следовательно, это подтверждает предположение о существовании у сортов мягкой пшеницы генов низкого уровня передачи D-хромосом потомству пентаплоидов вне связи с гибридизацией их с тетраплоидными формами.

Поступила в редакцию 9 января 1978 г.

Литература

1. H. Kihara. Über cytologische Studien bei einigen Getreidenarten. I. Species Bastard des Weizens und Weizen-Roggen Bastard. Bot. Mag., Bd 33, 95, 1919.
2. H. Kihara. Über cytologische Studien bei einigen Getreidenarten. III. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speziebastarden der Triticum-Arten. Bot. Mag., Bd 35, 19, 1921.
3. K. Sax. Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behaviour in partially sterile hybrids. Genetics, v. 7, 513, 1922.
4. K. Sax. Sterility in wheat hybrids. III. Endosperm development and F₂ sterility. Genetics, v. 7, 553, 1922.
5. K. Sax. The relation between chromosome number, morphological characters and rust resistance in segregates of partially sterile wheat hybrid. Genetics, v. 8, 301, 1923.
6. W. P. Thompson. The correlation of characters in hybrids of *T. durum* and *T. vulgare*. Genetics, v. 10, 285, 1925.
7. Л. А. Сапегин. Гены редукционного деления. Тр. по прикладн. ботан., генет. и селекции, № 5, 5, 1933.
8. Б. А. Вакар. Материалы по изучению пшеничных гибридов. В кн. Цитологический сборник. Омск, Сибирский н.-и. ин-т зернового х-ва, 1934, стр. 13.
9. А. А. Сапегин. Особенности расщепления гибридов мягкой и твердой пшеницы. Тр. ин-та генетики АН СССР, № 12, 5, 1938.
10. R. M. Love. Chromosome behaviour in a plant breeder's sample of pentaploid wheat hybrid derivatives. Canad. J. Res., v. 18, 415, 1940.
11. E. W. Morrison. Pollen formation in pentaploid and near-pentaploid wheat hybrids. Heredity, v. 7, 419, 1953.
12. A. K. Siddiqui. Extraction of ancestral constitutions of natural polyploids. I. Production of pentaploids (AABB) for extracting the tetraploid (AABB) component of the hexaploid *T. aestivum*. Pakistan J. Bot., v. 1, 67, 1969.
13. S. Matsumura. Weitere Untersuchungen über die pentaploiden Triticum-Bastarden. Japan J. Bot., v. 9, 353, 1939.
14. J. Waning. A modified method of counting chromosomes in root tip cells of wheat. Euphytica, v. 14, 249, 1965.
15. W. P. Thompson, L. Hollingshead. Preponderance of durum like characters and chromosome numbers between *T. dicoccum* and *T. vulgare*. J. Genetics, v. 17, 283, 1927.
16. H. Kihara, S. Matsumura. Über die Univalentenelimination in der verschiedenchromosomigen Nachkommen des pentaploiden Triticum Bastards. Japan J. Bot., v. 12, 225, 1942.
17. W. P. Thompson, G. M. Armstrong. Studies on the failure of hybrids germ cell to function in wheat species crosses. Canad. J. Res., v. 6, 362, 1932.
18. A. E. Watkins. Genetic and cytogenetical Studies in wheat. J. Genetics, v. 18, 375, 1927.
19. J. A. Jenkins, W. P. Thompson. Chromosome conditions in the second and third generations in pentaploid wheat hybrid. Canad. J. Res., v. 2, 162, 1930.
20. W. P. Thompson, D. R. Cameron. Chromosome numbers in functioning germ cell of species hybrids in wheat. Genetics, v. 13, 456, 1928.
21. W. P. Thompson. The causes of the cytological results obtained in a wheat species cross. Canad. J. Res., v. 10, 190, 1934.

22. W. P. Thompson. Causes of difference in a success of reciprocal interspecific crosses. *Amer. Nat.*, v. 64, 407, 1930.
23. S. Wakakuwa. Embriological studies on the different seed development in reciprocal crosses of wheat. *Japan J. Bot.*, v. 7, 151, 1934.
24. J. B. S. Haldane. The fitting of the binomial distribution. *Ann. Eugenies*, v. 11, 179, 1941.
25. K. Mather. *Biometrical Genetics*. Mathuen, London, 1949, p. 60.
26. P. J. Kaltsices, L. E. Evans, E. N. Larter. Chromosome segregation in hybrids between extracted AABB tetraploids and common wheat varieties. *Cytologia*, v. 35, 242, 1970.
27. F. N. Alston, J. K. Jones. Variation in the transmission of univalent chromosomes from pentaploid wheat hybrid. *Canad. J. Genet. Cytol.*, v. 10, 908, 1968.
28. L. R. Joppa, L. H. McNeal. Development of D-genome disomic addition lines of durum wheat. *Canad. J. Genet. Cytol.*, v. 14, 335, 1972.
29. S. Matsumura. Chromosome analysis of the Dinkel genome in offspring of a pentaploid wheat hybrid. III. 29-chromosome D-haplosomics and their relation to nullisomics. *Cytologia*, v. 17, 35, 1952.
30. J. Makino. Studies of genetics mechanisms controlling univalent transmission in wheat. I. A comparison of two pentaploid hybrids having natural and synthetical wheat as the hexaploid parent. *Cytologia*, v. 39, 815, 1974.
31. С. В. Рабинович. Современные сорта пшеницы и их родословные. Киев, «Урожай», 1972, стр. 193, 230.
32. П. П. Лукьяненко. Селекция озимых пшениц Аврора и Кавказ. Избранные труды М., «Колос», 1973, стр. 342.

STUDIES ON HERITABILITY OF CHROMOSOMES OF THE D GENOME IN PROGENY OF WHEAT PENTAPLOIDS

I. ANALYSIS OF BACKCROSSES

E. G. ZHIROV, T. K. TERNOVSKAYA

P. P. Luk'yanenko Research Institute of Agriculture, Krasnodar

Summary

The account of chromosome numbers in the progenies of 11 types of pentaploids produced as a result of a successive backcrosses to three common wheat varieties (Saratovskaya 29, Avrora, Kalyan Sona and a durum wheat, Mutiko italicum 59h132) has revealed genetic differences between the varieties studied with respect to the rates of D-chromosomes transmission to the backcrosses progeny. The differences between the varieties are genetically determined at least by two factors: the different probability of the inclusion of D-chromosomes in female gamete nuclei and the different viability of the gametes. The value of the relative viability of the gametes of each group (classified according to the number of D-chromosomes) has been estimated as the ratio of total gamete number within the group, the distribution being the empirical one, to the total number of gametes of the group according to a binomial distribution $(p+q)^7$, where $p=m/n$ (m is a mean number of D-chromosomes from the empirical distribution, $n=7$). Based on the hypothesis, that the viability of gametes increases with the increasing number of D-chromosomes acquired (x) and decreases with the increasing number of D-chromosomes lost ($7-x$), a mathematical model of the viability has been designed, where y is the viability of the gametes with x number of D-chromosomes, y_0 — the viability of the gametes without D-chromosomes, α and β are the rate of the increase and decrease of the viability respectively

$$y = y_0 e^{\frac{\alpha + \beta}{2} x^2 - \beta x_{\max} x}$$

3 of the 11 distribution patterns studied do not fit the model. It supports the idea that some other factors along with those discussed above, can play an important role in determining the pattern of segregation for a number of D-chromosomes in progenies of pentaploid hybrids.

The differences between the varieties in respect to the transmission rate of D-chromosomes in their pentaploid progenies are found not to be accounted for by the involvement of tetraploid wheats in their ancestry.

