

10. Эшбернер М. Генетический и гормональный контроль пуфинга политенных хромосом *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. - 1974. - Т. 5, №2.-С. 107-121.
11. Гвоздев В.А. Пространственное расположение хромосом в клеточном ядре определяет активность генов // Соросовский образовательный журнал.- 2000.- Т. 7, № 2.- С. 4- 10.
12. Ланга Г.Е., Шахбазов В.Г. Анализ специфичности эктопической конъюгации теломерных концов политенных хромосом *Drosophila melanogaster* // Генетика.-1986.- Т. 22, № 5.- С. 121 – 125.
13. Шакина Л.А., Страшнюк В.Ю., Шахбазов В.Г. Особенности гомологичного и негомологичного спаривания политенных хромосом у инбредных линий и гибридов дрозофилы // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна: Серія біологія.- 2005.- № 709.- С. 105-110.
14. Природа, проявления и прогнозирование гетерозиса.- Киев.: Накова думка, 1992.- с.

### Резюме

В работе приведены данные о структурных особенностях политенных хромосом у межлинейных гибридов дрозофилы, имеющих отношение к их пространственной организации и способных влиять на проявление генетических функций клеточного ядра.

У роботі приведені дані про структурні особливості політенних хромосом у міжлінійних гібридів дрозофіли, що мають відношення до їх просторової організації і здатні впливати на прояв генетичних функцій клітинного ядра.

Data presented shows the structural peculiarities of polytene chromosomes of drosophila interlinear hybrids, which relates with its space organization and can influence on the genetic function of cell nucleus.

### ТЕРНОВСЬКА Т.К.

Національний університет «Києво-Могилянська Академія МОН України,  
Україна, 04070, Київ, вул. Г. Сковороди, 2, e-mail: tern@ukma.kiev.ua

#### **ПРОБЛЕМА СПОТВОРЕННЯ РОЗЩЕПЛЕННЯ У ГЕНЕТИЧНОМУ АНАЛІЗІ РОСЛИННОГО МАТЕРІАЛУ З ВКЛЮЧЕННЯМИ ЧУЖИННОГО ХРОМАТИНУ**

Встановлення генетичного контролю ознаки завжди починається з встановлення кількості генів, які беруть участь у її контролі. Воно базується на встановленні величини  $n$ , яка вказує ступінь поліному  $(1:2:1)^n$ , що кладеться у основу розрахунку теоретичних співвідношень розщеплення. Сьогодні, коли генетичний аналіз бажано завершувати на рівні встановлення нуклеотидних послідовностей гена, який контролює ознаку, що вивчається, особливо велике наше прагнення мати справу тільки з моногенними розбіжностями, адже в іншому разі ускладнюється процес генетичного маркерування цільового гену та його молекулярної ідентифікації. Ми прагнемо привернути увагу дослідників до фактів спотворення картини розщеплення проти очікуваної на основі моногенних розбіжностей через наявність у геномах компонентів схрещувань чужинного хроматину. Саме цим характеризуються всі інтрогресивні лінії пшениці, які достатньо широко залучаються у процес гібридологічного аналізу. Причому нічого нового немає в тих чинниках, які сприяють формуванню розходжень між емпіричними співвідношеннями фенотипних класів та теоретично очікуваними. Це відхилення у частках формування гамет двох сортів моногетерозиготою від співвідношення 0,5:0,5, різниця у життєздатності гамет з різною кількістю хромосом та різниця у життєздатності зигот на різних стадіях онтогенетичного розвитку, коли оцінювалась ознака, яка вивчається. При використанні для генетичного аналізу інтрогресивних ліній м'якої пшениці, стійких до борошністої роси і тому надзвичайно привабливих для генетичного аналізу, нами було показано експериментально, як легко можна зробити помилку в інтерпретації результатів генетичного аналізу щодо

кількості генів, які беруть участь у розщепленні, якщо не враховувати показники цитологічної стабільності самих ліній та особливо гібридів F<sub>1</sub> від їх схрещування одна з однією чи з нативним генотипом пшениці.

### Матеріал та методика

Матеріалом для дослідження слугували: остисті інтрогресивні лінії *Triticum aestivum/Aegilops sharonensis*, що є похідними геномно-заміщеної форми Аврозис (AABBS<sup>1S</sup>), їх гібриди одна з однією; інтрогресивні лінії того ж походження, стійкі до борошнистої роси, та їх гібриди одна з однією та з сортами озимої м'якої пшениці Аврора (AABBDD), Ніконія, Одеська 267, Тіра, сприйнятливі до борошнистої роси у різному ступені. Оцінку стійкості проводили за 9-бальною шкалою. Статистичну обробку результатів виконували згідно загальноприйнятих методів.

### Результати та обговорення

Сорт Аврора безостий, має домінуючий інгібітор *B1* (5AL). За нашими попередніми даними, у хромосомі 6D можлива наявність промотора остеподібних відростків *b<sub>n</sub>*, гіпостатичного до *B1*. Колос *Ae. sharonensis* має слабо розвинені ості. Через гомеологію хромосом у представників *Triticinae*, можна припустити розташування промотора остистості *awn<sup>P</sup>* у хромосомі 6S<sup>1</sup>. Появу у інтрогресивних лініях рецесивної ознаки можна пояснити втратою гена *B1* через перебудову хромосом під час створення ліній. Всі чотири з наведених у таблиці остистих ліній мають у мітотичних пластинках телоцентричну хромосому. Така наочна перебудова хромосом дає змогу припустити генотип для остистих ліній *del del b<sub>n</sub>b<sub>n</sub> awn<sup>P</sup>awn<sup>P</sup>*, де *del* є делеція плеча 5AL з геном *B1*. Від схрещування остистих ліній одна з однією очікували відсутність розщеплення. Проте у F<sub>2</sub> від 5 комбінацій схрещування серед 693 рослин було 10 з остеподібними відростками. Вивчення цитологічної стабільності ліній показало, що кількість хромосом у корінцях паростків для всіх ліній коливається від 40 до 43. Зважаючи на результати багаторічного дослідження цього рослинного матеріалу можна стверджувати, що певна цитологічна нестабільність ліній *T. aestivum/Ae. sharonensis* є їх перманентною особливістю. У схрещування залучалися рослини без попередньої перевірки їх числа хромосом. Моносоміки та трисоміки у пшениці життєздатні та фертильні. За результатами вивчення цитологічної стабільності інтрогресивних ліній та картини хромосомних конфігурацій у M1 мейоза МКП слід вважати, що поява рослин з неочікуваним фенотипом є проявом спотворення розщеплення проти теоретично очікуваного через цитологічну нестабільність компонентів схрещування.

Таблиця 1.

Характеристика остистих ліній та розщеплення серед гібридів F<sub>2</sub>

Комбінація схрещування	Максимальна асоціація хромосом у M1 МПК	Відомості про наявність інтрогресій		Обсяги фенотипних класів у F <sub>2</sub>	
		1-й компонент схрещування	2-й компонент схрещування	Остисті	Остеподібні відростки
932 x 834	20 <sup>113</sup> + 1 <sup>110(t)</sup> + 0 <sup>1</sup>	7S <sup>1</sup>	7S <sup>1</sup>	102	0
932 x 835	19 <sup>113</sup> + 1 <sup>110(t)</sup> + 2 <sup>1</sup>	7S <sup>1</sup>	–	171	4
1076 x 1077	18 <sup>113</sup> + 2 <sup>110(1t)</sup> + 1 <sup>1</sup>	7S <sup>1</sup>	–	216	6
1076 x 1079	18 <sup>113</sup> + 1 <sup>110</sup> + 4 <sup>1t</sup>	7S <sup>1</sup>	–	38	0
1077 x 1079	20 <sup>113</sup> + 1 <sup>110(t)</sup> + 0 <sup>1</sup>	–	–	136	0

Схрещування стійких інтрогресивних ліній з сортами Ніконія, Одеська 267 та Тіра підтвердило домінуючу природу гену стійкості, переданого до інтрогресивних ліній від егілопса Шарона у складі хромосоми 3S<sup>1</sup> чи її транслокації, що раніше нами було показано на гібридах між лініями та сортом Аврора [1]. Результати розщеплення у поколінні F<sub>2</sub> (табл. 2) показують нестачу чутливих рослин, якщо прийняти за нульову гіпотезу про моногенний контроль ознаки. Крім того, при схрещуванні стійких ліній у F<sub>2</sub> постійно вищеплюються

сприйнятливі форми, що також підтверджує припущення про участь у контролі ознаки не одного гена.

Таблиця 2.

Результати оцінки популяцій F<sub>2</sub> від схрещування стійких інтрогресивних ліній з сортами м'якої пшениці та одна з однією за ознакою стійкості до борошнистої роси

Комбінація схрещування	Кількість рослин		Комбінація схрещування	Кількість рослин	
	Стійких (9б.)	Чутливих		Стійких (9б.)	Чутливих
834 x Ніконія	64	3	933 x Аврора	147	12
791 x Ніконія	89	8	932 x 933	64	0
791 x Тіра	123	16	791 x 932	113	2
835 x Од.267	47	0	834 x 932	118	0
933 x Од.267	54	2	834 x 1077	87	0

Лінії 834, 835, 932 та 933 вивчено щодо асоціації хромосом у M1 МПК гібридів F<sub>1</sub> з Авророю, всі гібриди мають пару обов'язкових унівалентів та відкриті біваленти. Отже, лінії мають одну пару чужинних та транслокованих хромосом. Судячи з результатів вивчення мейозу у гібридів вказаних ліній одна з однією, вони не відрізняються за структурою геному, отже дані розщеплення можна об'єднати. Для гібридів з м'якою пшеницею гіпотези про моногенний контроль не пройшла ( $\chi=120,56$ ). Гібрид з лінією 791 має чотири уніваленти з сортом Аврора та зі всіма іншими лініями. Ген стійкості розташований у цілій чужинній хромосомі, яка не створює бівалент з хромосомою пшениці у гібридних рослинах, або у транслокації на пшеничну хромосому. Е. Сірсом було показано, що для пшеничного унівалента імовірність відійти до полюсу складає 0,25, а бути втраченим у цитоплазмі – 0,75. При однаковій життєздатності всіх гамет частина чутливих рослин складе 0,563 (табл.3), тобто частка буде ще більша за одну з чотирьох. Якщо припустити, що серед чоловічих гамет функціонують тільки 21-хромосомні, частка рослин без опушення скоротиться до 0,375, але все ж залишиться занадто високою. Якщо це припущення розповсюдити також і на жіночі гамети, ми отримаємо 0,25 рослин без опушення, тобто ту четверту частину, невідповідність якої даним оцінювання вже було показано.

При роботі з інтрогресивними лініями та їх гібридами кидається в очі неповна озерненість колосів. Всі лінії походять від гібрида AABBD<sup>S1</sup>, який містив хромосому S<sup>1</sup>, відому своїм сильним гаметоцидним ефектом. За нашими даними, лінії 834, 835, 932, 933 та 1077 позбавлені цієї хромосоми, проте завжди, з року в рік, характеризуються низькою фертильністю. Лінія 791 має хромосому 4S<sup>1</sup>. Порівняння показників цитологічної стабільності ліній та гібридів F<sub>1</sub>, озерненості колосся від реципрокних гібридів дає всі підстави зробити висновок про диференційну життєздатність гамет та зигот з різними хромосомними конституціями. За нашими даними, зниженою життєздатністю характеризуються гамети та зиготи, які не містять чужинних хромосом. Це розглядається нами як післядія гаметоцидної хромосоми, яка була присутня у ініціюючому гібриді. За даними оцінки розщеплення у гібридних нащадків з застосуванням молекулярно-генетичного маркера з кодомінантним типом успадкування було встановлено, що життєздатність зигот, що не містять жодної чужинної хромосоми складає V = 0,1. Якщо врахувати параметр життєздатності зигот з його експериментальною оцінкою 0,1, від схрещування ліній з однією заміщеною хромосомою та сортами м'якої пшениці очікуваний розподіл рослин у клас стійких та чутливих у F<sub>2</sub> складає 12 та 318, а спостерігали 18 та 312 (табл. 2),  $\chi^2=0,87$ , розраховано з поправкою Єйтса.

Таблиця 3.

Частоти гамет та зигот серед нащадків гібрида 3D3S<sup>1</sup> за умов участі у заплідненні різних типів гамет

Типи гамет та їх частоти материнського компоненту	Типи гамет та їх частоти батьківського компоненту схрещування
---	---

схрещування	3D 0,19	3S <sup>1</sup> 0,19	3D3S <sup>1</sup> 0,06	00 0,56
3D 0,19	0,0361	0,0361	0,0114	0,1064
3S <sup>1</sup> 0,19	0,0361	0,0361	0,0114	0,1064
3D3S <sup>1</sup> 0,06	0,0114	0,0114	0,0036	0,0336
00 0,56	0,1064	0,1064	0,0336	0,3136
0,5625 чутливі, 0,4375 стійкі				
	3D 0,50	3S <sup>1</sup> 0,50		
3D 0,19	0,095	0,095		
3S <sup>1</sup> 0,19	0,095	0,095		
3D3S <sup>1</sup> 0,06	0,030	0,030		
00 0,56	0,280	0,280		
0,375 чутливі, 0,625 стійкі				

Наслідок цитологічної нестабільності гібридів має також виявитися при схрещуванні інтрогресивних стійких ліній одна з однією, якщо вони мають різну хромосомну структуру. Дійсно, серед трьох комбінацій схрещування (тїбл. 2) тільки в одному випадку гібриди F<sub>1</sub> мали у M1 чотири уніваленти і саме в цьому випадку серед нащадків F<sub>2</sub> вищипилося 2 чутливі рослини. Наше дослідження свідчить, що це є наслідок втрати унівалента у мейозі та формування анеуплоїдних рослин, які не несуть ген стійкості у складі чужинного хроматину і тому є чутливими. Тому розрахунки часток різних гамет ми зробили, маючи на увазі 4 можливих унівалента. Як завжди ми вважаємо, що серед чоловічих гамет функціонують тільки еуплоїдні, а серед жіночих – ті, що мають не менше 21-хромосоми. Оскільки всі гамети з виключно пшеничними хромосомами за цією умовою не беруть участь у заплідненні, показник життєздатності у цьому випадку не враховуємо. Чи решта гамет не бере участі у заплідненні, чи має місце загибель зигот з незбалансованими наборами хромосом, але результат буде один: у популяції F<sub>2</sub> від схрещування двох стійких ліній, стійкість яких обумовлено одним та тим же геном чужинного походження, будуть вищеплюватися сприйнятливі рослини, і це не пов'язано з розщепленням за критичним геном, а обумовлено наявністю у метафазі мейозу унівалентних хромосом замість бівалентів. Теоретично очікуване розщеплення 0,978 стійких : 0,022 сприйнятливих. Фактично спостерігали 113 та 2. Відсутність сприйнятливих рослин серед нащадків F<sub>2</sub> від схрещування ліній з подібною структурою геному показує, що утворення еуплоїдних гамет, позбавлених критичної хромосоми з геном стійкості, та їх об'єднуватися у життєздатні зиготи, є подією якщо й можливою, але досить рідкісною.

Отже, основним висновком з наведених результатів є те, що генетичний аналіз ліній за ознакою, що контролюється генами чужинного походження, треба виконувати на значно більших вибірках, ніж при аналізі генів, що розщеплюються за умов нормальній кон'югації хромосом у мейозі. Очікувані частоти фенотипних класів мають складатися тільки після цитологічного вивчення ліній, що аналізуються, стосовно їх цитологічної стабільності, особливостей кон'югації хромосом у мейозі гібридів F<sub>1</sub> та фертильності рослин F<sub>2</sub>. Тому при виконанні генетичного аналізу з залученням інтрогресивного рослинного матеріалу потрібно виконувати ретельне попереднє вивчення ліній за насінневою фертильністю, схожістю, успіхом при схрещуванні з різними партнерами.

#### Література

1. *Vdovychenko Zh.V., Antonyuk M.Z., Ternovskaya T.K.* Genetic analysis of the *T. aestivum/Ae. sharonensis* introgressive lines of common wheat for resistance to powdery mildew // *Cytology and Genetics*. – 2005. – V. **39**, N. – P. 21–30.

#### Резюме

Гибридологический анализ с участием интрогрессивных линий растений должен сопровождаться цитологическим контролем стабильности интрогрессивных линий и изучением картины поведения хромосом в M1 МКП растений F<sub>1</sub>. В противном случае нельзя

правильно определить теоретические частоты фенотипических классов расщепления, что скажется на выводе о количестве расщепляющихся генов.

Гібридологічний аналіз за участю інтрогресивних ліній рослин має супроводжуватися цитологічним контролем стабільності інтрогресивних ліній та вивченням картини поведінки хромосом у М1 МКП рослин F<sub>1</sub>. В іншому разі не можна правильно визначити теоретичні частоти фенотипних класів розщеплення і це відіб'ється на висновку про кількість генів, що расщеплюються.

The hybridological analysis involving the plant introgressive lines must be accompanied by the cytological control of the introgressive lines as to their stability and study of chromosome behavior in M1 of PMC in the F<sub>1</sub> hybrids. In a different way, the theoretical frequencies of the phenotype classes under segregation could not be determined correctly. It will affect on the conclusion about gene number.

**ШЕРЕПТКО Д.В., ЗЛАЦЬКА А.В.**

Український інститут експертизи сортів рослин,

Україна, 03041 Київ, вул. Генерала Родимцева 15, e-mail: [supervirusok@gmail.com](mailto:supervirusok@gmail.com);

[zlatska@hotmail.com](mailto:zlatska@hotmail.com)

**ДОСЛІДЖЕННЯ ПОЛІМОРФІЗМУ СОРТІВ СОЇ (*Glycine max (L.) Merril*),  
ПРИДАТНИХ ДО ПОШИРЕННЯ В УКРАЇНІ, ЗА SSR-МАРКЕРАМИ ЗЧЕПЛЕНИМИ  
З ЛОКУСОМ *Rsv4*, ЩО ЗУМОВЛЮЄ СТІЙКІСТЬ ДО ВІРУСУ МОЗАЇКИ СОЇ**

Серед бобових культур соя займає виняткову позицію завдяки різноманітним напрямкам її використання. Вони зумовлені в першу чергу особливістю хімічного складу насіння: разом з високим вмістом білка – від 30 до 45%, соя містить від 16,5 до 24% олії, тому з позицій енергетичної цінності соєву рослину можна назвати унікальним створінням природи. Внаслідок сприятливого поєднання таких цінних ознак соя широко застосовується як харчова, кормова і технічна рослина. Крім того, ця культура є одним з кращих попередників у сівозмінах, зважаючи на її здатність до симбіотичної азотфіксації [1]. Проте врожай та якість соєвих бобів можуть суттєво знижуватися з причин ураження посівів сої вірусними хворобами, реальну шкодочинність яких оцінити досить складно [2]. Двадцять сім вірусів з 67 відомих, що здатні репродукуватися в рослинах сої, на сьогодні вважаються потенційно небезпечними або проблемними для світової системи соєвого виробництва. Зміни в популяціях комах-переносників протягом останніх років призводять до зростання поширеності вірусів сої у світі. Слід відмітити також проблему змішаних вірусних інфекцій на сої, яка останнім часом постає найбільш гостро [3]. Не зважаючи на значні досягнення сучасної молекулярної біології та генетики в галузі вивчення механізмів взаємодії вірусу та рослини, все ще виникає набагато більше запитань ніж отриманих відповідей [4].

Вірус мозаїки сої (ВМС; рід *Potivirus*; родина *Potiviridae*) є збудником хвороби сої, яка є однією з основних та найбільш шкодочинних вірусних інфекцій цієї культури, що зустрічається в більшості регіонів світу. ВМС може спричиняти значні втрати врожаю, що в деяких випадках сягають близько 90%, хоча в середньому втрати врожаю від ВМС досягають 40%, якщо рослини інфікуються перед або в період квіткоутворення. Ураження на пізніх фазах розвитку має обмежений вплив на врожай і якість зерна. Особливого значення ВМС надає його здатність до передачі з насінням, яка коливається в межах від 0 до 68%. Крім того помічено, що при ураженні ВМС зростає сприйнятливості до іншого патогенна – гриба *Phomopsis sojae* [3,5,6]. Інтенсивно досліджувалася патогенна мінливість серед ізолятів ВМС. Класифіковано різноманітні групи штамів ВМС в різних регіонах світу, проте філогенетичний взаємозв'язок між ними не встановлено. Зокрема відомо 17 штамів (SC1–