

УДК 575.12:632.9

І. І. МОЦНИЙ, к. б. н., пров. наук. співроб.,
Л. В. СУДАРЧУК, м. н. с.,
О. І. РИБАЛКА, д. б. н., ст. наук. співроб., зав. від.,
СГІ–НЦНС, Одеса
e-mail: motsnyyii@gmail.com

ПОВЕДІНКА ХРОСОМ У МЕЙОЗІ ГІБРИДІВ F_1 ЛІНІЇ PAVON MA1 З СОРТОМ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) КУЯЛЬНИК

У лінії пшениці Pavon MA1, яка має пшенично-житню транслокацію $1BL.1RS_{mod}$ із модифікованим житнім плечем хромосоми, виявлено вірогідне зниження рівня кон'югації гомологічних хромосом, що спричиняє анеуплоїдію з частотою 5,3 %. Лінія не містить реци-прокних міжгеномних транслокацій стосовно сорту Куяльник. У гібридів F_1 (Куяльник \times Pavon MA1) спостерігається «гібридний десинапсис» – передчасне повне або часткове розходження бівалентів. При цьому серед 571 досліджених МКП не спостерігалось жодного випадку формування 21_3^{II} , що свідчило б про наявність кон'югації між короткими плечима транслокації $1BL.1RS_{mod}$ та інтактною хромосоми 1B. Означені гібриди не є цитологічно стабільними; їхній мейотичний індекс варіював у межах 77,8–95,5 %.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., лінія Pavon MA1, транслокація $1BL.1RS_{mod}$, кон'югація хромосом, цитологічна стабільність.

Вступ. Досить значного поширення в селекційній практиці та виробництві зерна набули сорти з пшенично-житньою транслокацією $1BL.1RS$, яка нині є найпоширенішою з-поміж усіх пшенично-чужинних транслокацій. Її мають понад 1000 сортів світу (<http://www.rye-gene-map.de/rye-introgression/>). Донорами цієї транслокації для більшості комерційних сортів слугували російські сорти Аврора і Кавказ [1], а її коротке плече походить від німецького сорту озимого жита Petkus [2]. Вважається, що зазначені транслокації, завдяки присутнім у них генам *Pm8*, *Yr9*, *Lr26*, *Sr31*, *Dn2414*, забезпечують стійкість до низки хвороб та шкідників [3]. Однак більш суттєвим видається її позитивний вплив на потенційну зернову продуктивність та адаптивність пшениці [4; 5], зокрема в умовах та на генетичному тлі сортів степової зони Південно-Західного селекцентру [6], а також на потужність кореневої системи [7].

На жаль, і це широко відомо, транслокація $1BL.1RS$ має дуже негативні щодо якості хліба генетичні чинники [8]. Це специфічні запасні білки жита секаліни, які контролюються генним кластером *Sec-1* (тип пше-

ничних гліадинів — знаменитий алель *Gld1B3* [9] (*Gli-B1* [3]). Секаліни характеризуються високою розчинністю і майже повністю можуть переходити в розчин при замішуванні борошна з водою. В результаті катастрофічно знижується сила борошна (тісто пливе й липне, погано підходить) [10].

Для подолання цієї вади створена лінія з модифікованою пшенично-житньою транслокацією (1BL.1RS_{mod}), у якій замість житнього кластера *Sec-1* інтегровано пшеничний і, отже, в коротке плече транслокації перенесено дещо більш позитивні щодо якості гени пшениці, зокрема алель *Gld1B2* (*Gli-B1d*) [11].

Мета роботи — дослідження поведінки хромосом у мейозі в гібридів F₁ від схрещування пшениці м'якої озимої з лінією, що має модифіковану пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS_{mod}, на стадіях метафази (MI) і тетрад, порівняно з аналогічними показниками батьківських форм за 2014–2015 роки для визначення кон'югаційної спроможності означеної транслокації, щільності кон'югації гомологічних хромосом в MI, цитологічної стабільності гібридів та частоти анеуплоїдії.

Матеріал та методи дослідження. Як материнський компонент для схрещувань використовували чисту лінію, створену у відділі генетичних основ селекції СГ методом індивідуального добору з багатолінійного сорту Куяльник. Як запильник використовували лінію пшениці м'якої ярої Ravon MA1 (має пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS_{mod}) із модифікованим житнім плечем хромосоми походженням з джерела Кавказ/Аврора, у якій замість житнього локусу *Sec-1* в короткому плечі (1RS) присутні генний кластер *Gli-B1/Glu-B3* та два окремих інтеркалярних сегменти 1BS плеча пшеничної хромосоми. Модифікована транслокація створена доктором А. Лукашевським методом хромосомної інженерії із залученням *ph1b*-мутанта м'якої пшениці [11] та люб'язно надана д. б. н. О. І. Рибалці для ексклюзивного використання.

Цитологічні спостереження проводились у період 2014–2015 рр. Для дослідження мейозу матеріал фіксували у фіксаторі Карнуа (6:3:1) та забарвлювали 2 %-м розчином ацетокарміну після попередньої обробки 4 % залізо-амонійними галунами [12]. Вивчення хромосом і облік порушень регулярності мейозу виконували на тимчасових давлених препаратах. З кожного зразка дослідили від 3 до 19 рослин і не менш ніж 30 чітких метафазних пластинок на стадії MI та 228–643 тетрад на рослину. Для зіставлення числа порушень в MI із загальною кількістю порушень мейозу та оцінки корелятивних зв'язків між цитологічними ознаками облік метафаз і тетрад проводили в одній рослині.

Для зіставлення результатів спостережень, одержаних на матеріалі з різною спроможністю до кон'югації, застосовували інтегральні показники. При цьому число точок хромосомної асоціації (ТХА) на материнську клітину пилку (МКП) визначали з розрахунку, що кожне з'єднання двох пліч хромосом відповідає одній ТХА. Аналіз даних виконували після

відповідних переутворень з метою нормування відношення виявленого числа ТХА до максимально можливого ($maxTXA$) в кутовий коефіцієнт Фішера (ϕ) в радіанах за формулою [13]. Вважається, що ця величина має близький до нормального розподіл і, отже, підлягає застосуванню параметричних методів статистичної обробки даних [14]. Крім ϕ , детальному дослідженню підлягали: 1) число унівалентів на МКП — ознака, що безпосередньо призводить до анеуплоїдії; 2) відсоток нормальних тетрад (мейотичний індекс); 3) число мікроядер на тетраду — ознаки, що були критеріями мейотичної стабільності в цілому. Статистичну обробку результатів дослідження проводили методом двофакторного дисперсійного аналізу. Вірогідність різниці між середніми значеннями визначали за допомогою довірчого інтервалу 95 % рівня значимості ($\pm t_{0,05} \times$ стандартна похибка), який і наводиться в таблицях і тексті статті.

Результати та їх обговорення. Шляхом зіставлення статистичних показників щільності кон'югації гомологічних хромосом в МІ визначено вплив пшенично-житньої транслокації із модифікованим житнім плечем хромосоми на рівень кон'югації хромосом пшениці у досліджених гібридів F_1 . У батьківської лінії пшениці м'якої ярої Ravon MA1 (має пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS_{mod} із модифікованим житнім плечем хромосоми) виявлено мінімальне, але вірогідне зниження рівня кон'югації (в середньому $\phi=2,713\pm 0,041$ на МКП) порівняно з другим батьком — сортом пшениці м'якої озимої Куяльник (в середньому $\phi=2,854\pm 0,041$), що проявилось у незначному підвищенні частоти утворення унівалентів і більш значному підвищенні частоти відкритих бівалентів (табл. 1). Це може зумовлюватися генетичними причинами — як частковою залишковою гетерозиготністю рослин лінії Ravon MA1 внаслідок неповного відновлення генофону вихідного сорту Ravon, так і присутністю транслокації. Наявність унівалентів у МІ спричиняє анеуплоїдію серед потомків лінії, хоча і з низькою частотою (5,3 %). Так, серед 19 цитологічно вивчених на різних стадіях рослин F_1 (Куяльник \times Ravon MA1) знайдено 18 еуплоїдних ($2n=42$; 21^{II} ; рис. 1 а) та одна анеуплоїдна рослина з моносомією за однією із пшеничних хромосом ($2n=41$; $20^{II}+1^I$; рис. 1 б). Отже, частота життєздатних анеуплоїдних чоловічих гамет у лінії Ravon MA1 складає $5,3\pm 10,1$ %. Очевидно, що частота життєздатних анеуплоїдних яйцеклітин значно вища.

У гібридів F_1 спостерігалось вірогідне зниження рівня кон'югації гомологічних хромосом (табл.1), спричинене, очевидно, значною гетерозиготністю гібридів, половина геному яких представлена хромосомами ярого сорту Ravon, інша половина — хромосомами озимого сорту Куяльник, а також присутністю транслокації 1BL.1RS_{mod} в гетерозиготному стані. Це зниження відбувається шляхом передчасного повного або часткового розходження бівалентів («гібридний десинапсис» [15]). У результаті чого утворюються уніваленти (рис. 1 в) або відкриті біваленти (рис. 1 б, в), що зумовлює зниження середніх значень числа ТХА/МКП порівняно

з теоретично очікуваними для еуплоїдних рослин 41 ТХА. В цілому зазначений ефект досить сильний (табл. 1) і призводить до суттєвого збільшення кількості унівалентів (в середньому, порівняно з сортом Куяльник, на $1,1 \pm 0,1$ на МКП), а також частоти відкритих бівалентів (в середньому на $2,4 \pm 0,1$ на МКП). В той же час відмінності між F_1 та лінією Paxon MA1 не настільки значні, хоча тенденція проглядається досить чітко (рис. 2).

Таблиця 1

Цитологічна характеристика вивченого матеріалу на стадії першої метафази мейозу (в середньому на клітину)

Лінія / гібридна комбінація	Хромосомні асоціації					Інтегральні показники		
	I	II			III	IV	ТХА*	ϕ^*
		відкритих	закритих	всього				
Куяльник 4; 128**	$0,1 \pm 0,1$ (0–2) #	$1,3 \pm 0,2$ (0–5)	$19,7 \pm 0,2$ (16–21)	$20,9 \pm 0,1$ (20–21)	0,0	0,0	$40,6 \pm 0,3$ (36–42)	$2,854 \pm 0,041$ (2,366–3,142)
Paxon MA1 3; 91	$0,3 \pm 0,2$ (0–4)	$2,0 \pm 0,3$ (0–8)	$18,9 \pm 0,3$ (13–21)	$20,1 \pm 0,1$ (19–21)	0,0	0,0	$39,7 \pm 0,4$ (34–42)	$2,713 \pm 0,041$ (2,238–3,141)
K × P MA1 $2n=42$ 18; 571	$1,2 \pm 0,1$ (0–8)	$3,7 \pm 0,1$ (0–10)	$16,8 \pm 0,1$ (10–22)	$20,4 \pm 0,1$ (17–22)	0,0	0,0	$37,2 \pm 0,2$ (29–41)	$2,488 \pm 0,013$ (1,961–2,832)
K × P MA1 $2n=41$ 1; 27	$1,6 \pm 0,6$ (0–4)	$3,7 \pm 0,7$ (2–8)	$16,5 \pm 0,6$ (12–19)	$20,2 \pm 0,3$ (19–21)	0,0	0,0	$36,7 \pm 0,7$ (32–40)	$2,496 \pm 0,057$ (2,166–2,828)

Примітка: * ТХА — точки хромосомної асоціації; ϕ — переутворене з метою нормування відношення виявленого числа ТХА до максимально можливого за формулою Фішера [14]; ** — досліджено рослин, клітин; # — в дужках зазначений розмах варіації.

Вважається, що гомозиготні лінії з транслокаціями є, переважно, цитологічно стабільними та характеризуються високою щільністю кон'югації хромосом [16; 17]. В літературі є свідчення про порушення бівалентної кон'югації гомологічних хромосом у їхніх гібридів F_1 з іншими сортами пшениці, в каріотипі яких транслокація знаходиться в гетерозиготному стані. При цьому, в залежності від розміру чужинного сегмента, ступеня його гомології хромосомам пшениці та генотипу сорту, залученого в схрещування, за даними різних авторів, спостерігалось від 47,5 до 85,3 % МКП з нормальною кон'югацією (21^{II}) [18; 2; 19]. В інших клітинах зустрічались уніваленти (як правило, від 2 до 4, зрідка до 6 в МКП) [2].

Серед ліній з пшенично-пирійними транслокаціями розмах середніх значень числа унівалентів на МКП складав $0,12$ – $2,84$ [17]. У нашому дослідженні у лінії Paxon MA1 уніваленти спостерігались у $12,1 \pm 6,7$ % МКП, головним чином у кількості 2 на МКП. Лише $1,1 \pm 2,1$ % МКП мали

4 уніваленти; клітин з більшим числом унівалентів не виявляли. У еуплоїдних гібридів F_1 частота МКП з 2 унівалентами складала $48,2 \pm 4,1$ %, з 4 унівалентами — $7,7 \pm 2,2$ %, зустрічались клітини з 6 і 8 унівалентами. У батьківського сорту Куяльник у $93,0 \pm 2,3$ % МКП спостерігався 21 бівалент (рис. 1 г).

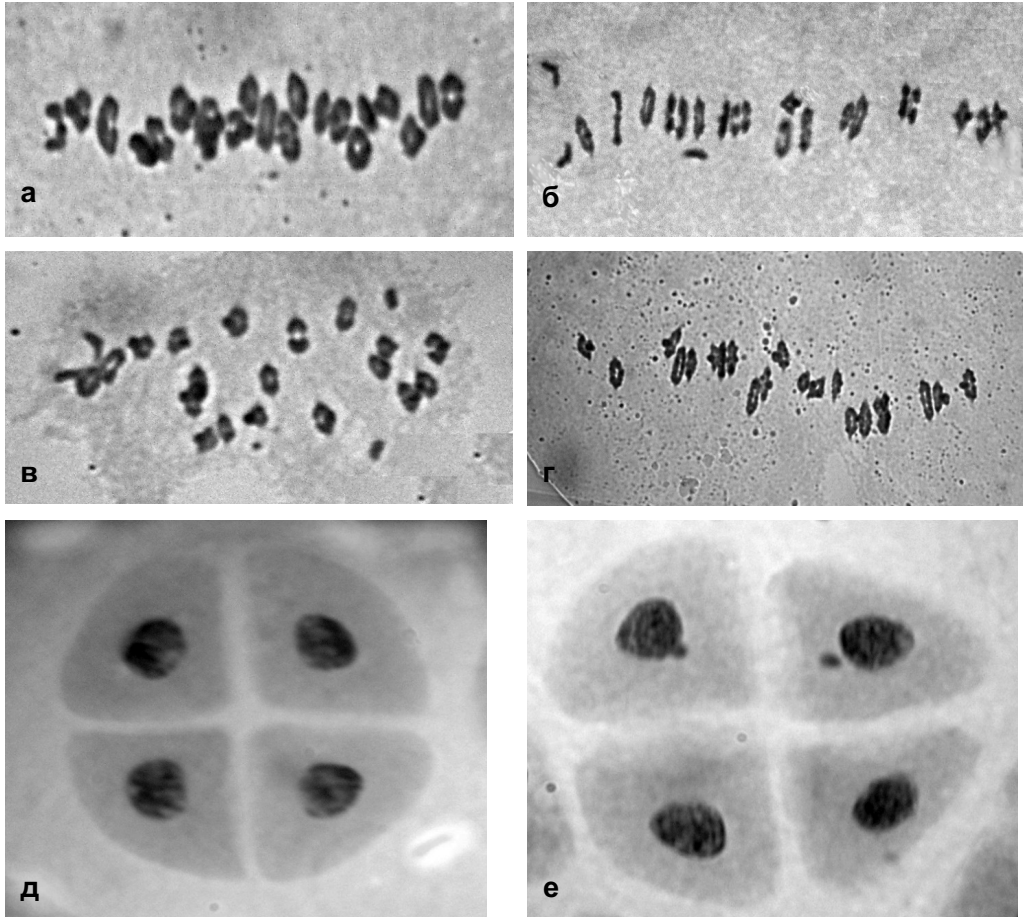


Рис. 1. Хромосомні пластинки на стадії МІ, тетради мейозу у досліджених гібридних та батьківських рослин (590 \times): а) еуплоїдна гібридна рослина з транслокацією 1BL. 1RS_{mod} в гетерозиготному стані ($2n=42$; $20_3^{II} + 1_B^{II}$); б) анеуплоїдна гібридна рослина з моносомією за однією із пшеничних хромосом ($2n=41$; $20^{II} + 1^I$); в) еуплоїдна гібридна рослина, клітина з унівалентами ($2n=42$; $20^{II} + 2^I$); г) рослина сорту Куяльник, клітина з вищою асоціацією хромосом ($2n=42$; 21_3^{II}); д) нормальна тетрада без мікроядер; е) тетрада з двома мікроядрами

Слід особливо підкреслити, що відсутність мультівалентів у гібридів F_1 , одержаних від схрещування Куяльник \times Равон МА1 (табл. 1), свідчить про відсутність реципрокних міжгеномних транслокацій у батьківських форм, у всякому разі — стосовно один до одного [17]. У першу чергу це важливо для лінії Равон МА1, зважаючи на складний характер її одержання [11].

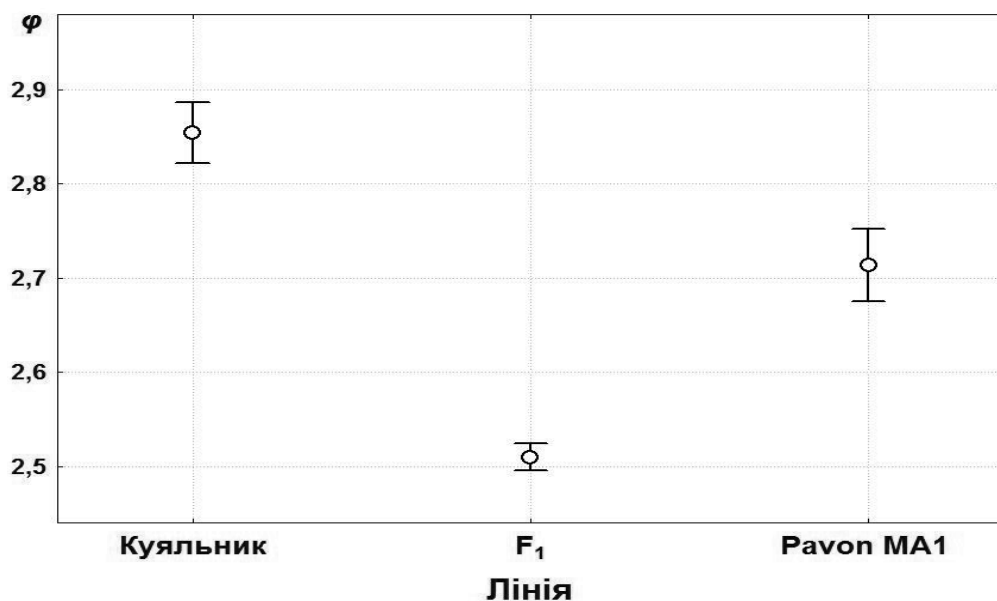


Рис. 2. Рівень кон'югації хромосом (φ) у сорту Куяльник, лінії Ravon MA1 та їхніх гібридів F₁,

Виникнення природної рекомбінації між гомеологічними хромосомами жита і пшениці, за відсутності пригнічення активності 5В хромосоми, в науковій літературі вважається неможливим, оскільки, незважаючи на деяку генетичну спорідненість, цитологічно вони занадто різноманітні і між ними ніколи не відбувається кон'югація [20–23, Zeller 2016 (особисте повідомлення)]. Поодинокі випадки, де можна припустити кон'югацію між короткими плечима немодифікованої транслокації 1BL.1RS та інтактною хромосоми 1В (у гібридів F₁ з частотою 0,3 % формувалось 21₃^{II} у вигляді вищої асоціації хромосом [24]), очевидно є результатом супресії системи *Ph*-генів у цих гібридних рослин внаслідок фізіологічних причин.

Оскільки модифікована транслокація А. Лукашевського має 2 невеликих пшеничних сегменти в короткому плечі, вона напевно спроможна кон'югувати з хромосомою 1В короткими плечима. До того ж за допомогою молекулярних маркерів нами були віднайдені рекомбінанти — похідні кросинговеру між цими плечима [25]. Однак у нашому дослідженні серед 571 вивчених МКП не спостерігалось жодного випадку формування 21₃^{II}, що гарантовано свідчило б про можливість кон'югації між короткими плечима транслокації 1BL.1RS_{mod} та інтактною хромосоми 1В; вищою асоціацією хромосом в МІ мейозу у еуплоїдних рослин було 20₃^{II} + 1_В^{II} (рис. 1 а). Можливо випадки такої кон'югації маскуються відкритими бівалентами, сформованими іншими гомологічними хромосомами. Отже, в даному конкретному випадку більш коректно вихідні лінії і гібриди F₁ порівнювати саме за величиною φ (рис. 2), а не середнім значенням ТХА/МКП (табл. 1). Хоча вони мають однакове число хромосом (2n=42), але відрізняються за вищою асоціацією хромосом (ВАХ) в МІ мейозу і відпо-

відно значеннями $maxTXA$. У батьківських форм $BAH=21_3^{II}$ ($maxTXA=42$), а у F_1 $BAH=20_3^{II} + 1_B^{II}$ ($maxTXA=41$).

Відомо, що стадія тетради мікроспор служить показником загальної нестабільності мейозу [16]. Відсталі хромосоми або їхні фрагменти, якщо вони залишаються в цитоплазмі до закінчення другого поділу мейозу, можуть утворювати мікроядра, точну кількість яких легко визначити перед розпадом тетрад на мікроспори (рис. 1 д, е). Дослідження цитологічної стабільності ліній на стадії тетрад виявило незначне підвищення середніх значень частот мікроядер у тетрадах у лінії Ravon MA1 порівняно з сортом Куяльник (табл. 2). У еуплоїдних гібридів F_1 порушення чіткіше виражені, що є наслідком підвищеної частоти унівалентів в MI (табл. 1), однак ці показники вірогідно варіювали в залежності від індивідуальних особливостей гібридних рослин ($F=6,6$ при $p<0,001$), хоча і не залежали від умов року ($F=0,05$ при $p=0,82$). Таке формування, а в подальшому елімінація мікроядер, в кінцевому результаті, призводить до виникнення анеуплоїдних гамет. В цілому частота аномальних тетрад (від $4,5\pm 2,1$ до $22,2\pm 3,2$ %) була досить високою. Як правило, формувалось лише 1–3 (інколи 4–5 і максимум до 6–7) мікроядер в тетрадах (рис. 1 е).

Визначення частоти і кількості мікроядер у тетрадах особливо актуальне щодо матеріалу, перспективного для використання в селекційній практиці. Високий відсоток нормальних тетрад (тобто тетрад без мікроядер, рис. 1 д) — мейотичний індекс [26] служить доказом нормального перебігу мейозу. Вважається, що мейотичний індекс 90–100 % відображає цитологічну стабільність, тоді як при значеннях нижче 90 % можуть виникати труднощі при залученні такого матеріалу в селекційні програми. Отже, лінію Ravon MA1, а тим більше сорт Куяльник, можна вважати цитологічно стабільними, тоді як гібриди F_1 — ні.

Відомо, що між щільністю кон'югації в MI та мейотичним індексом існує вірогідна позитивна кореляція [27], що вважається свідченням подальшого негативного впливу десинапсиса на весь перебіг мейозу. Справді, при обрахуванні всього масиву даних нами виявлена високовірогідна кореляція між показниками рівня кон'югації гомологічних хромосом в MI ($TXA/MKP, \varphi$), з однієї сторони, та мейотичним індексом ($r=0,81$ при $p<0,001$; $r=0,82$ при $p<0,001$ відповідно) і середнім числом мікроядер на тетраду ($r=-0,74$ при $p<0,001$; $r=-0,75$ при $p<0,001$ відповідно), з іншої (табл. 3), величина якої перевершує літературні дані, одержані при дослідженні цитологічної стабільності ліній тритикале [27; 13].

Дещо нижча кореляція між частотою унівалентів в MI і характеристиками загальної мейотичної нестабільності на стадії тетрад (табл. 3), очевидно, зумовлена не абсолютним внеском частоти унівалентів у варіацію інтегральних показників, що характеризують рівень кон'югації гомологічних хромосом (TXA/MKP переутворене в φ) в MI мейозу (табл. 1), яка визначається, крім того, частотою відкритих бівалентів.

Таблиця 2

Характер порушень на стадії тетрад у батьківських форм та еуплоїдних гібридів
 $F_1 (\bar{x} \pm t_{0,05} S_{\bar{x}})$

Лінія / гібридна комбінація	Досліджено, шт.		% нормальних тетрад	Мікроядер на тетраду, шт.
	рослин	клітин		
Куяльник	4	1396	98,1±0,7	0,03±0,01 (0–4)*
Pavon MA1	3	1476	94,6±1,1	0,09±0,02 (0–4)
F ₁ Куяльник × Pavon MA1	1	228	87,7±4,3	0,27±0,10
	1	359	83,6±3,8	0,38±0,10
	1	619	80,8±3,1	0,44±0,08
	1	254	82,7±4,7	0,38±0,12
	1	377	95,5±2,1	0,08±0,04
	1	643	77,8±3,2	0,53±0,10
	1	597	80,4±3,2	0,45±0,09
	1	133	90,2±5,1	0,20±0,12
	1	252	79,4±5,0	0,47±0,13
	1	308	80,9±4,4	0,41±0,11
	1	494	80,9±3,5	0,43±0,09
Σ по F ₁	12	4610	82,4±1,1	0,40±0,03 (0–7)

Примітка: * — в дужках зазначено розмах варіації.

Таблиця 3

Корелятивні зв'язки між показниками кон'югації хромосом в МІ та характеристиками загальної мейотичної нестабільності в тетрадах (n=18)

Пари ознак	Мейотичний індекс (% тетрад без мікроядер)	Число мікроядер на тетраду
Частота унівалентів	-0,722**	0,664*
Частота ТХА/МКП	0,808***	-0,744***
φ	0,822***	-0,751***

Примітка: * — вірогідно при p<0,05; ** — вірогідно при p<0,01; *** — вірогідно при p<0,001.

Висновки. У лінії пшениці Pavon MA1 виявлено вірогідне зниження рівня кон'югації, що проявилось у підвищенні частоти утворення унівалентів і відкритих бівалентів та спричиняє анеуплоїдію. Життєздатні анеуплоїдні чоловічі гамети у лінії формувались з частотою 5,3 %. Незважаючи на складний характер одержання лінії Pavon MA1, вона не містить реципрокних міжгеномних транслокацій стосовно сорту Куяльник. У гібридів F₁ (Куяльник × Pavon MA1) спостерігається «гібридний десинапсис» — вірогідне зниження рівня кон'югації гомологічних хромосом шляхом передчасного повного або часткового розходження бівалентів. При цьому серед 571 досліджених МКП не спостерігалось жодного випадку

формування 21_3^{II} , що свідчило б про наявність кон'югації між короткими плечима транслокації $1BL \cdot 1RS_{mod}$ та інтактною хромосоми $1B$; вищою асоціацією хромосом в метафазі I мейозу в еуплоїдних гібридних рослин F_1 було $20_3^{II} + 1_B^{II}$.

На відміну від лінії Pavon MA1 її гібриди F_1 з м'якою пшеницею не є цитологічно стабільними. Їхній мейотичний індекс варіював у межах 77,8–95,5 % і, отже, частота аномальних тетрад була досить високою; однак ці показники вірогідно варіювали в залежності від індивідуальних особливостей гібридної рослини і не залежали від умов року. Між показниками рівня кон'югації гомологічних хромосом в метафазі I, з однієї сторони, та характеристиками загальної мейотичної нестабільності на стадії тетрад, з іншої, існує вірогідна кореляція, що свідчить про негативний вплив десинапсиса в MI на весь подальший процес мейозу.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Rabinovich S. V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. / S. V. Rabinovich // *Euphytica*. — 1998. — Vol. 100 (1). — P. 323–340.
2. Zeller F. J. 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations / F. J. Zeller // *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp.* — Columbia (USA), 1973. — P. 209–221.
3. Catalogue of gene symbols for wheat / R. A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky [et al.] // *12th Int. Wheat Genet. Symp., Yokohama (Japan), 8–13 September 2013 : proc.* / KOMUGI, Wheat Genetic Resources Database [Електронний ресурс]. — Режим доступу: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2013/GeneSymbol.pdf>.
4. Villareal R. L. The effect of chromosome 1B/1R translocation on the yield potential of certain spring wheats (*Triticum aestivum* L.) / R. L. Villareal, S. Rajaram, A. Mujeeb-Kazi, E. Del-Toro // *Plant Breed.* — 1991. — V. 106. — P. 77–81.
5. The 1BL/1RS translocation: agronomic performance of F_3 -derived line from a winter wheat cross / B. Moreno-Sevilla, P. S. Baenzinger, C. J. Peterson [et al.] // *Crop. Sci.* — 1995. — V. 35, № 4. — P. 1051–1055.
6. Топал М. М. Селекційна цінність генотипів пшениці м'якої озимої із пшенично-житніми транслокаціями 1BL/1RS, 1AL/1RS в умовах Півдня України: дис. ... канд. с.-г. наук : спец. 06.01.05 «Селекція і насінництво» / Топал Микола Миколайович. — Одеса: СГІ–НЦНС, 2015. — 167 с.
7. Integrated genetic map and genetic analysis of a region associated with root traits on the short arm of rye chromosome 1 in bread wheat / S. Sharma, P. R. Bhat, B. Ehdai [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* — 2009. — V. 119, № 5. — P. 783–793.
8. Литвиненко М. А. Ефекти пшенично-житніх транслокацій 1AL/1RS і 1BL/1RS на якість зерна у сортів пшениці м'якої озимої / М. А. Литвиненко, М. М. Топал // *ScienceRise: Scientific Journal*. — 2015. — № 3 (8). — С. 82–87.
9. Попереля Ф. А. Электрофорез глиадины как метод идентификации пшениц, у которых 1В-хромосома полностью или частично замещена 1R-хромосомой ржи / Ф. А. Попереля, А. А. Созинов // *Доклады ВАСХНИЛ*. — 1977. — № 2. — С. 2–4.

10. Рибалка О. І. Генетичне поліпшення якості пшениці : автореф. дис. ... д. б. н. : спец. 03.00.15 «Генетика» / Рибалка Олександр Ілліч. — Одеса: СГІ–НЦНС, 2009. — 44 с.
11. Lukaszewski A. Manipulation of the 1BL. 1RS translocation in wheat by induced homoologous recombination // *Crop. Sci.* — 2000. — V. 40, № 1. — P. 216–225.
12. Паушева Э. П. Практикум по цитологии растений / Э. П. Паушева. — М.: Колос, 1980. — 304 с.
13. Моцний І. І. Цитогенетична характеристика нових зразків озимого тритикале з підвищеними адаптивними властивостями / І. І. Моцний, О. І. Рибалка, Д. В. Аксельруд // *Зб. наук. праць СГІ–НАЦ НАІС.* — Одеса, 2007. — Вип. 9 (49). — С. 31–46.
14. Лакин Г. Ф. Биометрия: учебное пособие для университетов и педагогических институтов / Г. Ф. Лакин. — М.: Высшая школа, 1973. — 343 с.
15. Mettin D. The monosomic analysis of the genes for «hybrid desynapsis» in common wheat / D. Mettin, G. Kimber // *Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp.* — Kyoto (Japan), 1983. — P. 315–319.
16. Моррис Е. Р. Цитогенетика пшеницы и родственных форм / Е. Р. Моррис, Э. Р. Сирс // *Пшеница и ее улучшение* / под ред. М. М. Якубцинера, Н. П. Кузьминой, Л. Н. Любарского. — М.: Колос, 1970. — С. 33–102.
17. Ortiz L. T. Chromosomal structure of homozygous common wheat lines obtained from wheat x *Agropyron* x *Aegilops speltoides* derivatives. I. A screening of the reciprocal translocations / L. T. Ortiz, A. Gonzalez, M.-C. Chueca, Y. Cauderon // *Can. J. Genet. Cytol.* — 1986. — V. 28, № 1. — P. 69–75.
18. Riley R. The incorporation of alien disease resistance in wheat by genetic interference with the regulation of meiotic chromosome synapsis / R. Riley, V. Chapman, R. Johnson // *Genet. Res.* — 1968. — V. 12, № 2. — P. 199–219.
19. Mettin D. Additional evidence on spontaneous 1R/1B wheat-rye substitutions and translocations / D. Mettin, W. D. Bluthner, G. Schlegel // *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp.* — Columbia (USA), 1973. — P. 179–184.
20. Riley R. The transfer of alien genetic variation to wheat / R. Riley, G. Kimber // *Repts Plant Breed. Inst.* 1964–1965. — Cambridge, 1966. — P. 6–36.
21. Lukaszewski A. J. Improvement of breadmaking quality of triticale through chromosome translocations / A. J. Lukaszewski // *Proc. 4th Int. Triticale Symp.*, 26–31 July, 1990, Red Deer, Alberta (Canada) / *International Triticale Assoc.*, 1998. — V. 1. — P. 102–110.
22. Рибалка О. Поставимо останню крапку в дискусії навколо тритикале сорту Житниця / О. Рибалка, М. Литвиненко, М. Червоніс, І. Топораш // *Зерно і хліб.* — 2007. — № 2 (46). — С. 35–37.
23. Моцний І. І. Идентификация и характеристика 1R(1B) замещенных линий мягкой пшеницы / И. И. Моцный, В. И. Файт, Е. М. Благодарова // *Цитология и генетика.* — 2009. — Т. 43, № 3. — С. 26–35.
24. Идентификация замещения (1B)1R и транслокации 1BL. 1RS у интрогрессивных линий озимой пшеницы цитологическим и молекулярно-генетическим методами / И. И. Моцный, С. В. Чеботарь, Л. В. Сударчук [и др.] // *Вавиловский журнал генетики и селекции.* — 2012. — Т. 16, № 1. — С. 217–223.
25. Сударчук Л. В. Детекція модифікованої транслокації 1BL. 1RS за допомогою молекулярних маркерів у селекційному матеріалі м'якої пшениці / Л. В. Су-

- дарчук, С. В. Чеботар, О. І. Рибалка, Ю. М. Сиволап // Вісник ОНУ. — 2010. — Т. 15, вип. 6. — С. 39–48.
26. Love R. M. Varietal differences in meiotic chromosome behavior of Brazilian wheat / R. M. Love // Agron. J. — 1951. — V. 43. — P. 72–76.
27. Федорова Т. Н. Особенности мейоза у 6х и 8х тритикале и фертильность растений / Т. Н. Федорова // Генетика. — 1987. — Т. 23, № 4. — С. 707–716.

Надійшла 20.10.2016

UDC 575.12 : 632.9

Motsny I. I., Sudarchuk L. V., Rybalka O. I. Plant Breeding and Genetics Institute — National Center of Seed and Cultivar investigations

INVESTIGATION OF CHROMOSOME BEHAVIOR IN MEIOSIS OF F₁ HYBRIDS BETWEEN THE LINE PAVON MA1 AND WINTER BREAD WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) CULTIVAR KUYAL'NIK

A significant decrease in the level of homologous chromosome pairing causing aneuploidy with a frequency of 5.3 % has been revealed in the wheat strain Pavon MA1, which has a modified wheat-rye translocation 1BL.1RS_{mod}. The strain does not contain any reciprocal intergenomic translocations with respect to the cultivar Kuyal'nik. The «hybrid desinapsis» — premature complete or partial disjunction of bivalents was observed in F₁ hybrids (Kuyal'nik × Pavon MA1). Moreover, any case of forming 21^{closed} was not observed among 571 PMCs studied, that would indicate the presence of pairing between the short arms of the translocation and intact chromosomes 1B. The hybrids were not cytologically constant; their meiotic index ranged 77.8–95.5 %.

УДК 575.12 : 632.9

Моцный И. И., Сударчук Л. В., Рыбалка А. И. Селекционно-генетический институт — Национальный центр семеноведения и сортоизучения

ПОВЕДЕНИЕ ХРОМОСОМ В МЕЙОЗЕ ГИБРИДОВ F₁ ЛИНИИ PAVON MA1 С СОРТОМ ПШЕНИЦЫ МЯГКОЙ ОЗИМОЙ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) КУЯЛЬНИК

У линии пшеницы Pavon MA1, которая имеет пшенично-ржаную транслокацию 1BL.1RS_{mod} с модифицированным ржаным плечом хромосомы, выявлено достоверное снижение уровня конъюгации гомологичных хромосом, вызывающее анеуплоидию с частотой 5,3 %. Линия не содержит реципрокных межгеномных транслокаций по отношению к сорту Куяльник. У гибридов F₁ (Куяльник × Pavon MA1) наблюдается

«гибридный десинапсис» — преждевременное полное или частичное расхождение бивалентов. При этом среди 571 исследованного МКП не наблюдалось ни одного случая формирования 21_{3}^{II} , что свидетельствовало бы о наличии конъюгации между короткими плечими транслокации $1BL.1RS_{mod}$ и интактной хромосомы 1В. Указанные гибриды не являются цитологически стабильными, их мейотический индекс варьировал в пределах 77,8–95,5 %.