

УДК 576.143.6.633.11

АНАЛІЗ МЕЙОЗУ В СОРТІВ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ М'ЯКОЇ — НОСІЇВ ПШЕНИЧНО-ЖИТНІХ ТРАНСЛОКАЦІЙ 1BL.1RS ТА 1AL.1RS

І. І. ЛЯЛЬКО¹, О. В. ДУБРОВНА¹, Б. В. МОРГУН^{1,2}

¹ Інститут фізіології рослин і генетики НАН України
Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17

² Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України
Україна, 03143, м. Київ, вул. Академіка Заболотного, 152
e-mail: dubrovny@ukr.net

Мета. Дослідження особливостей перебігу мейозу в сортів пшениці м'якої озимої — носіїв транслокацій 1BL.1RS та 1AL.1RS. **Методи.** Методом тимчасових чавлених препаратів проведено порівняльний аналіз перебігу мейозу в сортів пшениці — носіїв різних транслокацій. **Результати.** Встановлено частоту та спектр аномалій мейозу в інтрогресивних сортів пшениці м'якої озимої з пшенично-житніми транслокаціями 1BL.1RS та 1AL.1RS. Показано варіабельність частоти порушень на різних стадіях мікроспорогенезу в сортів — носіїв певної транслокації, що може бути пов'язано з різним періодом стабілізації їхніх геномів. З'ясовано, що частота порушень мейозу в сортів з різними транслокаціями не перевищувала 10 %, що є нормальним для стабільних інтрогресивних сортів. **Висновки.** Виявлено, що на всіх стадіях мікроспорогенезу за кількістю клітин з порушеннями та їхнім спектром сорти із транслокацією 1BL.1RS незначною мірою відрізняються від сортів з транслокацією 1AL.1RS.

Ключові слова: пшениця м'яка озима, транслокації 1BL.1RS та 1AL.1RS, перебіг мейозу.

Вступ. Створення нових сортів пшениці, які поєднують високі продуктивність і технологічні якості насіння, зокрема мають підвищений вміст білка, а також підвищену стійкість до різноманітних біотичних та абіотичних стресів, є нагальною потребою сьогодення. Генетичного матеріалу самої м'якої пшениці недостатньо для вирішення цих завдань. На сучасному етапі проблема розширення її генетичного різноманіття вирішується за рахунок використання методів інтрогресивної селекції та експериментального мутагенезу.

В якості донорів агрономічно цінних ознак використовують як близькоспоріднені пшениці види, так і більш віддалені: *Aegilops*, *Agropyron*, *Hordeum*, *Secale* та ін. На сьогодні у м'якої пшениці зареєстровано біля 70 чужинних транслокацій, що несуть гени стійкості до хвороб, шкідників та інші цінні агрономічні ознаки (Rabinovich, 1998). Проте, господарське значення з них мають лише 5, в тому числі пшенично-житні транслокації — 1BL.1RS та 1AL.1RS, утворені в результаті перенесення короткого плеча хромосоми 1R жита на довге плече хромосоми 1B або 1A пшениці, відповідно (Rabinovich, 1998).

Слід зазначити, що хромосома 1R жита набула найбільш широкого використання в інтрогресивній селекції м'якої пшениці, оскільки дана хромосома в процесі еволюції на відміну від інших хромосом жита зберегла повну гомеологію по відношенню до гомеологічних хромосом пшениці (Devos et al., 1993). Завдяки цьому хромосома 1R та її коротке плече 1RS здатні повністю компенсувати відсутність гомеологічних хромосом у пшенично-житних гібридів, зберігаючи цитогенетичну стабільність та фертильність рослин (Friebe et al., 1996; Landjeva et al., 2006; Трубачева и др., 2011). На короткому плечі хромосоми 1RS жита розташовані гени *Sr27*, *Sr31*, *Pm8*, *Pm17*, *Sr31*, *Yr9*, *Lr26*, *Gb2*, що контролюють стійкість рослин до різних патогенів.

Сорти з пшенично-житною транслокацією характеризуються високим адаптивним потенціалом, підвищеною врожайністю, збільшенням вмісту білка в зерні, можуть бути більш посухостійкими (Hoffmann, 2008).

Джерелом 1BL.1RS транслокацій у сучасних сортів пшениці м'якої в основному є лінія Riebesel 47-51, створена Г. Рібезелем, з транслокацією від жита сорту Petkus (2x) через пшеницю Neuzucht (Rabinovich, 1998). 1AL.1RS транслокація в більшості випадків походить від сорту Amigo. Фрагмент житньої хромосоми 1R Amigo отриманий від аргентинського сорту жита (*Secale cereale* L.) Insave (Козуб и др., 2012). Транслокації 2BS.2RL та 6BS.6RL від *Secale cereale*, а також 7DL.7AG від *Ag. elongatum* в селекційній практиці використовуються значно меншою мірою (Крупнов и др., 2000). Останнім часом отримані лінії з транслокацією 5RL.5BS від *Secale cereale* стійки до ураження жовтою та стебловою іржею з відповідними генами стійкості (Singh et al., 2011).

Показано, що транслокації 1BL.1RS та 1AL.1RS значною мірою відрізняються за проявом у геномі пшениці. 1BL.1RS транслокація від жита Petkus несе гени стійкості до борошнистої роси *Pm8* (збудник — *Erysiphe graminis*), стеблової *Sr31* (збудник — *Puccinia graminis*), борої *Lr26* (збудник — *Puccinia recondita*) та жовтої *Yr9* (збудник — *Puccinia striiformis Puccinia*) іржі. Транслокація 1AL.1RS несе ген *Sr1RS^{Amigo}*, ефективний до 3-х варіантів раси стеблової іржі (Ug99), до біотипів попелиці (*Gb2*, *Gb6*), борошнистої роси (*Pm17*), кліща *Cm3* (збудник — *Aceria tosicheilla*) (Козуб и др., 2005; Козуб и др., 2011).

Виявлена суттєва різниця в передачі житніх транслокацій 1BL.1RS та 1AL.1RS через гамети (Козуб и др., 2008). Авторами не спостерігалось відхилень в передачі 1AL.1RS транслокації через жіночі та чоловічі гамети, на відміну від 1BL.1RS транслокації, частота передачі якої через чоловічі гамети значно нижча ніж через жіночі. Крім того, не зважаючи на те, що пшениця є самозапилювачем, у неї все ж відбувається перехресне запилення, частота якого складає від 0,1 до 10 % і вище (Waines, Hegde, 2003). Встановлено, що підвищену схильність до перезапилення мають рослини з 1R хромосомою або житньою 1BL.1RS транслокацією (Olson et al., 2010). Показано, що сорти із 1B/1R заміщенням або житньою транслокацією мають достовірно вищу частоту хромосомних аберацій в клітинах кореневої меристеми проростків та підвищену стерильність пилку порівняно з формами без хромосомних перебудов (Колючий, Колючая, 2007).

Існують дані, що транслокації 1AL.1RS і 1BL.1RS відрізняються за впливом на продуктивність і хлібопекарну якість зерна. Вважається, що транслокація 1BL.1RS значно знижує показники хлібопекарної якості зерна, в той час як наявність транслокації 1AL.1RS не призводить до різкого

зниження цих показників (McKendry et al., 2001). За даними інших авторів суттєвих відмінностей між сортами — носіями цих транслокацій за ефектами на хлібопекарські властивості борошна, не спостерігали (Литвиненко, Топал, 2015).

Для ідентифікації різноманітних інтрогресивних матеріалів м'якої пшениці за наявності у них транслокацій 1BL.1RS та 1AL.1RS або заміщення хромосоми 1B пшениці на хромосому 1R жита використовують різноманітні біохімічні, молекулярні, цитогенетичні, імунологічні та інші методи. Проте, традиційні цитологічні методи залишаються необхідними для таких характеристик геномів як їхня стабільність, мінливість каріотипу на рівні виду і сорту. Дослідження особливостей поведінки хромосом під час мейозу уможлиблює виявлення чужинного матеріалу в геномах пшениці. Наявність хромосомних транслокацій або заміщень в каріотипах сортів можливо встановити за асоціаціями хромосом в метафазі 1 мейозу та поведінкою хромосом на стадіях ана-телофаз 1 та 2. У зв'язку з цим, метою нашої роботи був порівняльний аналіз перебігу мейозу в озимих сортів пшениці м'якої — носіїв транслокацій 1BL.1RS та 1AL.1RS.

Матеріали і методи

Матеріалом досліджень були сорти Миронівська 61, Миронівська 65, Новокиївська, Фаворитка — носії транслокації 1BL.1RS, а також сорти Золотоколоса, Княгиня Ольга, Полянка, Спасівка — носії транслокації 1AL.1RS. Контролем був сорт Одеська 267, створений традиційними методами селекції і який не містить чужинних транслокацій.

Аналіз мейотичних фенотипів проводили на материнських клітинах пилку (МКП), які знаходилися на всіх стадіях мейозу. В кожному сорті досліджували по 10–15 колосів, які ще не вийшли з трубки. Фіксацію колосся проводили в оцтовому алкоголі (у співвідношенні 3 : 1) протягом доби. За характером поведінки хромосом під час мікроспрогенезу спостерігали на тимчасових чавлених препаратах, забарвлених 2 % ацетокарміном, за загальноприйнятою методикою (Паушева, 1988). Для кожного сорту вивчали в середньому по 45–55 чітких пластинок на стадії метафази 1. На стадіях A1–A2 аналізували по 40–50 клітин на колос. Дослідження тетрад мікроспор проводили на 150–200 клітинах одного колоса та визначали мейотичний індекс, який є показником нормального перебігу мейозу та стабільності генотипів (Лапочкина и др., 2014). Препарати аналізували за допомогою мікроскопа *Amplival* (Zeiss) зі збільшенням 15 x 40 та 15 x 100.

Результати та обговорення

Головним етапом в процесі інтрогресії нових генів у геном пшениці є процес мейозу, завдяки якому відбувається рекомбінації спадкового матеріалу, кон'югація гомологічних хромосом, утворення синептономного комплексу, кросинговер.

Відомо, що у сортів пшениці, створених традиційними методами, процес мікроспорогенезу відбувається майже без порушень. В метафазі 1 спостерігається, головним чином, бівалентна кон'югація хромосом з вищою асоціацією 21 закритий бівалент (21^{II}_3). Зрідка у таких сортів можуть виявлятися клітини з унівалентними хромосомами, але їх кількість в нормі не перевищує 3%. На стадіях А1-Т1 клітини з порушеннями спостерігаються з частотою 1,5%. Формування нормальних тетрад відбувається в гніздах пиляків синхронно і у них практично відсутні мікроядра (Гордеева и др., 2009).

У той же час у сортів, отриманих за інтрогресивної селекції, перебіг мейозу часто відбувається з порушеннями, що виявляються у змінах синапсису, утворенні відкритих бівалентів, появи різної кількості унівалентів, нерівномірному розходженні хромосом, внаслідок порушення роботи веретена

поділу, формуванні діад та тетрад з мікроядрами, появи поліад та інш. (Гордеева и др., 2009; Моцный и др., 2012; Силкова и др., 2014; Орловская и др., 2015). Викликати порушення кон'югації хромосом в метафазі 1 може і чужорідна цитоплазма (Мухордова, 2000).

Аналіз мікроспорогенезу рослин сорту Одеська 267 показав, що перебіг мейозу у них проходив майже без порушень. Всі рослини мали стандартний хромосомний набір ($2n = 6x = 42$). Асоціації хромосом на стадії М1 представлені в основному закритими (21^{II}_3), зрідка з 1–2 відкритими бівалентами ($20^{II}_3 + 1^{II}_B$). На стадіях ана-телофаз спостерігали окремі клітини з поодинокими мостами або фрагментами. На стадії Т2 спостерігали не більше 1% діад та тетрад з мікроядрами. Отже, отримані дані свідчать, що сорт Одеська 267 є цитологічно стабільним.

Результати аналізу характеру кон'югації хромосом у метафазі 1 сортів з різними транслокаціями засвідчили, що у всіх генотипів утворювались бівалентні асоціації, представлені в основному закритими (21^{II}_3) та відкритими бівалентами ($20^{II}_3 + 1^{II}_B$, $19^{II}_3 + 2^{II}_B$, зрідка $18^{II}_3 + 3^{II}_B$) (рис. а).

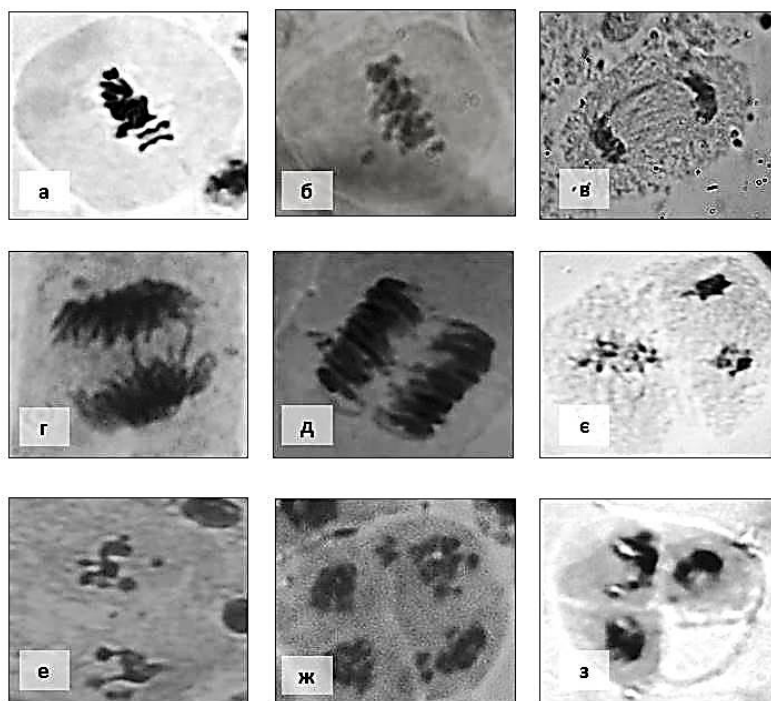


Рис. Порушення мейозу в сортів пшениці озимої — носіїв транслокацій 1BL.1RS та 1AL.1RS: а — закриті та відкриті біваленти, б — наявність 2-х унівалентів; в — хроматидний міст; г — множинні порушення в анафазі 1 (міст, викид хромосом та відстала хромосома); д — анафаза 1 з викидом хромосом; е — анафаза 2 з асинхронним поділом; ф — клампінг хромосом; ж — тетрада з мікроядрами; з — тетрада з відсутністю мікроспорою.

При цьому у всіх сортів спостерігали переважання закритих бівалентів, що свідчить про високу інтенсивність процесу синапсису (табл. 1). Наявність відкритих бівалентів вказує на послаблення синапсису. Проте показано, що десинапсис не має негативного впливу на перебіг мейозу (Сечняк, Голуб, 2007).

У каріотипах всіх зазначених сортів на даній стадії спостерігали також мікроспороцити із

унівалентними хромосомами, головним чином, з двома ($20^{\text{II}} + 2^{\text{I}}$), що є основним типом порушень мейозу на даній стадії (рис. б). Частота клітин з унівалентами як у сортів, носіїв транслокації 1AL.1RS, так і носіїв транслокації 1BL.1RS не перевищувала 5 %, що є в межах норми для інтрогресивних сортів.

Таблиця 1. Асоціації хромосом різних сортів пшениці в першій метафазі мейозу

Сорт	Проаналізовано метафаз, шт.	Кількість метафаз із закритими бівалентами, %	Кількість Метафаз із відкритими бівалентами, %	Кількість Клітин із унівалентами, %
Одеська 267	178	99,4 ± 0,6	0,6 ± 0,6	-
<i>Сорти з транслокацією 1BL.1RS</i>				
Миронів. 61	58	84,5 ± 4,7 ^а	13,8 ± 4,5	1,7 ± 1,7
Миронів. 65	49	81,6 ± 5,5	14,3 ± 5,0	4,1 ± 2,8
Фаворитка	53	88,6 ± 4,4 ^{а,б}	11,4 ± 4,4*	-
Новокиївська	56	67,8 ± 6,4 ^{а,б}	27,9 ± 6,0*	4,3 ± 2,7
<i>Сорти з транслокацією 1AL.1RS</i>				
Золотоколоса	48	93,7 ± 3,5*	6,3 ± 3,5*	-
Княгиня Ольга	54	77,7 ± 5,6	20,4 ± 5,5	1,9 ± 1,8
Полянка	47	80,1 ± 5,8	17,7 ± 5,6	2,2 ± 2,2
Спасівка	43	65,3 ± 7,3*	29,8 ± 6,9*	4,9 ± 3,3

* Різниця між сортами достовірна при $p \leq 0,05$.

Поява унівалентів пов'язана з послабленням або відсутністю кон'югації (асинапсис) між гомологічними хромосомами і вказує на наявність транслокацій або заміщень (Силкова і др., 2014; Орловская і др., 2015), а також на цитологічну нестабільність таких матеріалів, якщо їх вміст перевищує 5 % (Моцный і др., 2012). Як правило, унівалентні хромосоми розташовуються за межами метафазної пластинки і не приймають участі в її формуванні. В мейоцитах з унівалентами відбувається в основному випадкове розходження хромосом до полюсів в анафазі першого мейозу, що в подальшому може призводити до утворення неповноцінних гамет. Відсутність кон'югації і утворення унівалентів дослідники пояснюють мутаціями в генах, що контролюють синапсис (Сидорчук і др., 2008); інтрогресією значної кількості чужорідного матеріалу; цитоміксом та ін. (Соснихина і др., 2007). Слід зазначити, що у сортів Миронівська 61, Спасівка та Полянка виявили поодинокі кліти-

ни з асоціаціями хромосом $21^{\text{II}} + 1^{\text{I}}$, $20^{\text{II}} + 3^{\text{I}}$, $19^{\text{II}} + 3^{\text{I}}$, що вказує на наявність в каріотипах цих сортів анеуплоїдних клітин чи телосоміків.

На стадіях А1–А2 порушення мейозу у всіх досліджуваних сортів були представлені, головним чином, типовими хромосомними аберациями — в основному фрагментами та мостами (рис. в, г). Аномалії мейозу, пов'язані з порушенням веретена поділу, були представлені викидом або відставанням хромосом (рис. д). Кількість клітин з порушеннями в сортів — носіїв транслокації 1BL.1RS коливалась від 3,6 % у сорту Фаворитка до 5,8 % у сорту Новокиївська. У сортів з транслокацією 1AL.1RS від 2,1 % (с. Золотоколоса) до 6,1 % (с. Полянка) (табл. 2).

Основним типом порушень на стадії А2 був асинхронний поділ в діадах, коли в одній клітині проходила стадія метафази, в другій — пізньої анафази/ранньої телофази (рис. е). Частота таких клітин у сортів з транслокацією 1BL.1RS

коливалася від 1,2 % (с. Фаворитка) до 2,9 % (с. Миронівська 61). У сортів з транслокацією 1AL.1RS клітин з асинхронним поділом спостерігали від 0,6 % (с. Золотоколоса) до 2,8 % (с. Полянка), що знаходиться в межах норми для інтрогресивних сортів.

На стадії T1 формуються діади. Показано, що до цього часу відсталі хромосоми і фрагменти, які залишалися в цитоплазмі можуть еліминуватися, включатися в одне з телофазних ядер або утворювати мікроядра.

Таблиця 2. Порушення мейозу, що відбувалися на стадіях A1 та A2

Сорт	Кількість Вивчених клітин, шт.	Кількість клітин з аномаліями мейозу, %	З них				
			Відсталі хромосоми, %	Фрагменти, %	Мости, %	Викид хромосом, %	Асинхронний поділ, %
Одеська 267	390	0,8 ± 0,8	-	0,8 ± 0,8	-	-	-
<i>Сорти з транслокацією 1BL.1RS</i>							
Миронів.61	488	5,2 ± 1,0	0,4 ± 0,3	1,2 ± 0,5	0,8 ± 0,4	-	2,8 ± 0,7
Миронів.65	516	4,7 ± 0,9	0,4 ± 0,3	1,4 ± 0,5	1,0 ± 0,4	0,2 ± 0,2	1,7 ± 0,8
Фаворитка	495	3,6 ± 0,8	0,2 ± 0,2	1,4 ± 0,5	0,8 ± 0,4	-	1,2 ± 0,5
Новокиївська	447	5,8 ± 1,0	0,6 ± 0,4	1,6 ± 0,6	1,1 ± 0,5	0,4 ± 0,3	2,0 ± 0,7
<i>Сорти з транслокацією 1AL.1RS</i>							
Золотоколоса	328	2,1 ± 0,8 ^{*а,б}	-	1,2 ± 0,6	0,3 ± 0,3	-	0,6 ± 0,4*
Княгиня Ольга	504	4,0 ± 0,9	0,8 ± 0,4	1,4 ± 0,5	0,6 ± 0,3	0,2 ± 0,2	1,0 ± 0,4
Полянка	508	6,1 ± 1,1 ^{*а}	0,6 ± 0,3	1,8 ± 0,6	1,0 ± 0,4	0,4 ± 0,4	2,4 ± 0,7*
Спасівка	310	5,5 ± 1,3 ^{*б}	1,0 ± 0,3	1,6 ± 0,7	1,0 ± 0,3	-	1,9 ± 0,8

* Різниця між сортами достовірна при $p \leq 0,05$.

На останній стадії мейозу телофазі 2 утворюються тетради, в яких чітко проявляються наслідки порушень, що відбулися протягом перших фаз мейозу у вигляді мікроядер в тетрадах, мікроспороцитів з різними за величиною ядрами, відсутності 1–2 мікроспор, появи поліад та ін. Аналіз стадії тетрад показав, що у всіх проаналізованих сортів з різною частотою присутні в основному тетради з мікроядрами та з меншою частотою

тетради з відсутніми 1–2 мікроспорами (рис. ж, з) (табл. 3).

Інші типи порушень, а саме — утворення поліад виявили лише у трьох сортів — Миронівська 61, Миронівська 65 — носіїв транслокації 1BL.1RS та одного сорту з транслокацією 1AL.1RS (с. Золотоколоса) спостерігали появу незначної кількості мультивалентів (0,49, 0,27 та 0,38 %) відповідно.

Таблиця 3. Порушення мейозу на стадії T2

Сорт	Вивчено клітин, шт.	Клітин з порушеннями, %	З мікроядрами, %	Без'ядерні, %	Інші, %	МІ
Одеська 267	995	0,5 ± 0,5	0,5 ± 0,5	-	-	99,5 ± 0,1
<i>Сорти з транслокацією 1BL.1RS</i>						
Миронів. 61	1026	8,8 ± 0,9 ^a	7,3 ± 0,8 ^a	1,0 ± 0,3	0,5 ± 0,2	91,2 ± 0,9
Миронів. 65	1124	9,3 ± 0,9 ^b	6,5 ± 0,7 ^b	2,6 ± 0,5	0,3 ± 0,1	90,6 ± 0,9
Фаворитка	1017	8,0 ± 0,8 ^c	6,3 ± 0,7 ^c	1,7 ± 0,4	-	92,0 ± 0,9
Новокиївська	1018	15,4 ± 1,1 ^{a,b,c}	12,5 ± 1,0 ^{a,b,c}	2,9 ± 0,5	-	84,6 ± 1,0
<i>Сорти з транслокацією 1AL.1RS</i>						
Золотоколоса	1135	7,8 ± 0,8 ^a	6,8 ± 0,7	0,6 ± 0,2	0,4 ± 0,3	92,2 ± 0,8
Княгиня Ольга	1018	9,2 ± 0,9 ^b	6,9 ± 0,8	2,3 ± 0,6	-	90,8 ± 0,9
Полянка	1059	12,4 ± 1,0 ^c	8,5 ± 0,8	3,9 ± 0,5	-	87,6 ± 1,2
Спасівка	921	16,6 ± 1,2 ^{a,b,c}	12,8 ± 1,1	3,8 ± 0,6	-	83,4 ± 1,2

* Різниця між сортами достовірна при $p \leq 0,05$; до інших порушень віднесено наявність пентад або інших поліад, тетради з різними за розміром мікроядрами та ін.

Це, вірогідно, може свідчити про наявність у цих сортів дрібних хромосомних транслокацій.

Тетради з мікроядрами у сортів з транслокацією 1AL.1RS зустрічали з різною частотою. Найменшу кількість таких клітин — 6,8 % спостерігали у с. Золотоколоса, найбільшу — 12,8 % у сорту Спасівка. Клітин з відсутніми мікроспорами також найменше спостерігали у с. Золотоколоса (0,6 %), у трьох інших сортів вона була на рівні 2–4 %. У сортів з транслокацією 1BL.1RS частота клітин з мікроядрами коливалася від 6,3 % (с. Фаворитка) до 12,5 % (с. Новокиївська). Кількість клітин з відсутніми мікроспорами у всіх сортів не перевищувала 4 %. Відомо, що мікроядра в тетрадах утворюються з відсталих хромосом або фрагментів (Силкова і др., 2008). Появу в тетрадах клітин з без'ядерними мікроспорами дослідники пояснюють наявністю в M1 або M2 автономного веретена, а також відсутністю кінетохорних фібрил або аномальним передчасним цитокінезом в профазі 2 (Shamina et al., 2001). В кінцевому результаті це може приводити до зниження фертильності або повної стерильності пилку. Значну кількість клітин з мікроядрами у сортів Спасівка та Новокиївська, на наш погляд, можна пояснити тим, що це нові сорти, в яких ще продовжуються процеси стабілізації.

Слід зазначити, що крім описаних порушень у сорту Спасівка спостерігали пиляки, в клітинах яких відбувалося злипання (клампінг) хромосом (рис. е). В метафазі мейозу 1 надконденсовані хромосоми тісно зближені і в них неможливо

розрізнити окремі з них. В анафазі вони розтягуються і до полюсів відходить різна кількість хроматину, в результаті чого мікроспори, що утворюються в кінці мейозу розрізняються за розміром клітин і можуть бути стерильними.

Дослідження показників мейотичного індексу (який є чітким показником як нормального проходження мейозу, так і показником рівня цитологічної стабільності) показало, що сорти Миронівська 61, Миронівська 65, Фаворитка (з транслокацією 1BL.1RS), а також сорти Золотоколоса, Княгиня Ольга, Полянка (з транслокацією 1AL.1RS) мають високий мейотичний індекс (> 85 %), який притаманний цитологічно стабільним формам з нормальним перебігом мейозу та формуванням тетрад без порушень, що в подальшому обумовлює утворення життєздатного пилку. Сорти Новокиївська та Спасівка, що мають дещо знижений мейотичний індекс, також цитологічно стабільні, але мають певну кількість порушень в метафазі. Низький мейотичний індекс (< 80 %) вказує на підвищений рівень порушень на цих стадіях і є показником нестабільності таких сортів, оскільки в них ще відбувається формоутворювальний процес (Ляпочкіна і др., 2014).

Не дивлячись на те, що процес мейозу (у всіх сортів) проходив нормально, в постмейотичному періоді може відбуватися дегенерація пилку. Багатьма дослідниками показано, що якість пилкових зерен значною мірою залежить від погодно-кліматичних умов під час гаметоге-

незу. Ми провели дослідження впливу різних транслокацій на якість та кількість пилку у досліджуваних сортів. Для визначення пилку фіксували колоси, що не вийшли з трубки, але в них вже відбувся гаметогенез. При аналізі фертильності пилку визначали відсоток нормальних (з 2 сперміями та вегетативним ядром), стерильних та аномальних (з 1–2 ядрами, без'ядерних з прозорою цитоплазмою, з недорозвинутими сперміями та інш.) пилкових зерен. Відомо, що клітини стерильного і фертильного пилку відрізняються за інтенсивністю забарвлення. Цитологічний аналіз гаметогенезу у рослин досліджуваних сортів показав, що утворення пилку у них відбувалося практично однаково. В пилках присутні в основному фертильні пилкові зерна. Стерильні пилкові зерна зустрічалися з частотою 10–12%. Аномальних пилкових зерен практично не спостерігали.

Висновки

Порівняльний аналіз перебігу мейозу не виявив суттєвих відмінностей між сортами пшениці озимої м'якої із транслокаціями 1BL.1RS та 1AL.1RS. Показано варіабельність частоти порушень на різних стадіях мікроспорогенезу в сортів-носіїв певної транслокації, що може бути пов'язано з різним періодом стабілізації їхніх геномів. З'ясовано, що частота порушень у сортів обох варіантів не перевищувала 10%, що є нормальним для стабільних інтрогресивних сортів.

Перелік літератури

1. Гордеева Е. И., Леонова И. Н., Калинина Н. П., Санина Е. А., Будашкина Е. Б. Сравнительный цитологический и молекулярный анализ интрогрессивных линий мягкой пшеницы, содержащих генетический материал *Triticum timopheevii* Zhuk. *Генетика*. 2009. Т. 45, № 12. — С. 1616–1626.
2. Козуб Н. А., Созинов И. А., Колючий В. Т., Власенко В. А., Собко Т. О., Созинов О. О. Идентификация 1AL/1RS транслокации у сортов мягкой пшеницы украинской селекции. *Цитология и генетика*. 2005. — Т. 39, № 5. С. 20–24.
3. Козуб Н. А., Созинов И. А., Созинов А. А. Особенности передачи ржаных транслокаций 1AL/1RS и 1BL/1RS через гаметы у гибридов мягкой пшеницы. Факторы экспериментальной эволюции организмов. 2008. Т. 4. С. 163–168.
4. Козуб Н. А., Созинов И. А., Бидный А. Я., Демьянова Н. А. Идентификация сортов мягкой пшеницы с эффективным геном устойчивости *Sr1RS^{Amigo}* к расе стеблевой ржавчины Ug99. Факторы экспериментальной эволюции организмов. 2011. Т. 10. С. 243–247.
5. Козуб Н. А., Созинов И. А., Собко Т. А., Дедкова О. С., Бадаева Е. Д., Нецветаев В. П. Ржаные

- транслокации у некоторых сортов озимой мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. 2012. № 3. С. 68–74.
6. Колючий В. Т., Колючая Г. С. Интрогрессивная гибридизация как генетический резерв селекции пшеницы на качество. Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. Состояние, проблемы, перспективы. II Вавиловская международная конференция 26–30 ноября Санкт-Петербург. 2007. С. 489–490
 7. Крупнов В. А., Воронина С. А., Крупнова О. В. Эффекты 7DL.7AG и 1BL.1RS-транслокаций на урожайность и качество зерна мягкой пшеницы в Поволжье / *Инф. Вестн. ВОГУС*. — 2000. — Т. 13. № 4. С. 751–758.
 8. Лапочкина И. Ф., Иорданская И. В., Ячевская Г. Л. Цитологическое изучение коллекции синтетической пшеницы из национальной коллекции злаков США (National Small Grain Collection of USDA-AKS) в условиях нечерноземной зоны России. С.-х. биология. 2014. № 3. С. 77–82.
 9. Литвиненко М. А., Топал М. М. Эффекты пшенично-житных транслокаций 1AL/1RS и 1BL/1RS на якість зерна у сортів пшениці м'якої озимої. *Science Rise*. 2015. Vol 1, N 8. P. 82–85.
 10. Моцный И. И., Чеботарь С. В., Сударчук Л. В., Галаев А. В., Сиволап Ю. М. Идентификация замещения (1B)1R и транслокации 1BL.1RS у интрогрессивных линий озимой пшеницы цитологическим и молекулярно-генетическим методами. Вавиловский журнал генетики и селекционеров. 2012. Т. 16, № 1. С. 212–222.
 11. Мухордова М. Е. Влияние генома и плазмона на изменчивость и наследование хозяйственно-ценных признаков яровой мягкой пшеницы в условиях южной лесостепи Западной Сибири. Автореф. дис. на соиск ученой степени канд. с.-х. наук, Омск, 2000.
 12. Орловская О. А., Леонова И. Н., Салина Е. А., Хотылева Л. В. Особенности поведения хромосом в мейозе у линий мягкой пшеницы с интрогрессией генетического материала тетраплоидных видов рода *Triticum*. *Эволюционная генетика*. 2015. Т. 13 № 1. С. 16–22.
 13. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Агрохимиздат. 1988. 271 с.
 14. Сечняк А. Л., Голуб Ю. В. Регулярность мейоза у гибридов аллоплазматических пшениц с пшенично-чужеродным амфилоидом // 36. науч. праць. Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології. 2007. К.: Логос. Т. 2. С. 157–161.
 15. Сидорчук Ю. В., Дорогова Н. В., Дейнеко Е. В., Шумный В. К. Преждевременный цитокinesis в материнских клетках пыльцы трансгенных растений табака (*Nicotiana tabacum* L.). *Цитология*. 2008. Т. 50. № 5. С. 447–451.
 16. Силкова О. Г., Перемышлова Е. Э., Шапова А. И., Шумный В. К. Генетическая регуляция деления центромерных районов унивалентных хромосом ржи и пшеницы в анафазе 1 мейоза ди-моносомиков. *Генетика*. 2008. Т. 44, № 1. С. 102–111.

17. Силкова О. Г., Логинова Д. Б., Иванова (Кабаненко) Ю. Н., Бондаревич Е. Б., Соловей Л. А., Штык Т. И., Дубовец Н. И. Интрогрессия хроматина ржи в геном мягкой пшеницы: цитогенетические аспекты. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014. Т. 18, № 4/1. С. 630–642.
18. Соснихина С. П., Михайлова Е. И., Тихолиз О. А., Цветкова Н. В. Проявление и наследование десинаптической формы ржи с нарушением гомологичности синапсиса. *Генетика*. 2007. Т. 43, № 10. С. 1424–1433.
19. Трубачеева Н. В., Россеева Л. П., Белан И. А. Особенности сортов яровой пшеницы Западной Сибири, несущих пшенично-ржаную транслокацию 1RS.1BL. *Генетика*. 2011, N 1. С. 18–24.
20. Devos K. M., Atkinson M. D., Chinoy C. N. Chromosomal rearrangements in the rye genome relative to that wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1993. Vol. 85. P. 673–680.
21. Friebe B., Jiang J., Raupp W. J. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica*. 1996. Vol. 91. P. 59–87.
22. Hoffmann B. Alteration of drought tolerance of winter wheat caused by translocation by rye chromosome segment 1RS *Cereal Res. Communic.* 2008. Vol 36. P. 269–278. doi.org/10.1556/CRC.36.2008.2.7.
23. Landjeva S., Korzun V., Tsanev V. Distribution of wheat-rye translocation 1RS.1BL among bread wheat varieties of Bulgaria. *Plant Breeding*. 2006. Vol. 125. P. 102–104. doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01142.x.
24. McKendry A. L., Tague D. N., Ross K. Comparative effects of 1BL.1RS and 1AL.1RS on soft red winter wheat milling and baking quality. *Crop Sci.* 2001. V. 41. P. 712–720.
25. Olson E. L., Brown-Guedira G., Marshal D. S. Genotyping of U.S. wheat germplasm for presence of stem rust resistance genes Sr24, Sr36 and Sr1RS^{Amigo}. *Crop Science*. 2010. Vol. 50. P. 668–675. doi: 10.2135/cropsci2009.04.0218
26. Rabinovich S. V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. *Euphytica*. 1998. Vol. 100. P. 323–340.
27. Shamina N. V., Dorogova N. V., Sidorchuk I. V. Abnormalities of meiotic division caused by T-DNA taget mutation in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Cell Biol.Int.* 2001. Vol. 25, N 4. P. 367–369.
28. Singh R. P., Hodson D. P., Espino J. The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2011. Vol. 49. P. 465–482. doi: 10.1146/annurev-phyto-072910-095423
29. Waines J. G., Hegde S. G. Intraspecific gene flow in bread wheat as affected by reproductive biology and pollination ecology of wheat flowers. *Crop Sci.* 2003. Vol. 43. P. 451–463. doi: 10.2135/cropsci2003.0451

References

1. Devos K. M., Atkinson M. D., Chinoy C. N. Chromosomal rearrangements in the rye genome relative to that wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1993. Vol. 85. P. 673–680.
2. Friebe B., Jiang J., Raupp W. J. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica*. 1996. Vol. 91. P. 59–87.
3. Gordeeva E. I., Leonova I. N., Kalinina N. P., Sanina E. A., Budashkina E. B. Comparative cytological and molecular analysis of introgressive wheat lines containing the genetic material *Triticum timopheevii* Zhuk. *Genetics*. 2009. Vol. 45, No. 12. P. 1616–1626.
4. Hoffmann B. Alteration of drought tolerance of winter wheat caused by translocation by rye chromosome segment 1RS *Cereal Res. Communic.* 2008. Vol 36. P. 269–278. doi.org/10.1556/CRC.36.2008.2.7.
5. Kolyuchiy V. T., Kolyuchaya G. S. Introgressive hybridization as a genetic reserve of wheat breeding for quality. Genetic resources of cultivated plants in the XXI century. Condition, problems, prospects. *II Vavilov International Conference* November 26–30, St. Petersburg. 2007. P. 489–490.
6. Kozub N. A., Sozinov I. A., Kolyuchy V. T., Vlasenko V. A., Sobko T. O., Sozinov O. O. Identification 1AL/1RS translocation in the varieties of wheat. *Cytology and genetics*. 2005. Vol. 39, No. 5. P. 20–24.
7. Kozub N. A., Sozinov I. A., Sozinov A. A. Features of the transfer of rye translocations 1AL/1RS and 1BL/1RS through gametes in common wheat hybrids. *Factors of Experimental Evolution Organs*. 2008. V. 4. P. 163–168.
8. Kozub N. A., Sozinov I. A., Bidnyk A. Y., Demyanova N. A. Identification of wheat varieties with an effective gene of Sr1RS^{Amigo} resistance to stem rust Ug99. *Factors of Experimental Evolution Organs*. 2011. V. 10. P. 243–247.
9. Kozub N. A., Sozinov I. A., Sobko T. A., Dedkova O. S., Badaeva E. D., Netsvetaev V. P. Rye translocations in some varieties of winter soft wheat. *Agricultural Biology*. 2012, N. 3. P. 68–74.
10. Krupnov V. A., Voronina S. A., Krupnova O. V. Effects of 7DL.7AG and 1BL.1RS translocations on yield and grain quality of soft wheat in the Volga region. *Inf. Vestn. VOGiS*. 2000. Vol. 13, № 4. P. 751–758.
11. Landjeva S., Korzun V., Tsanev V. Distribution of wheat-rye translocation 1RS.1BL among bread wheat varieties of Bulgaria. *Plant Breeding*. 2006. Vol. 125. P. 102–104. doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01142.x.
12. Lapochkina I. F., Iordanskaya I. V., Yachevskaya G. L. Cytological study of the collection of synthetic wheat from the National Small Grain Collection of USDA-AKS in the non-chernozem zone of Russia. *Agricultural biology*. 2014. № 3. P. 77–82.
13. Litvinenko M. A., Topal M. M. Efekti wheat-zhitnih translocation 1AL/1RS I 1BL/1RS for grain

- sustenance in varieties of wheat. *Science Rise*. 2015. Vol. 1, N 8. P. 82–85.
14. McKendry A. L., Tague D. N., Ross K. Comparative effects of 1BL.1RS and 1AL.1RS on soft red winter wheat milling and baking quality. *Crop Sci*. 2001. V. 41. P. 712–720.
 15. Motsny I. I., Chebotar S. V., Sudarchuk L. V., Galaev A. V., Sivolap Yu. M. Substitution identification (1B) 1R and 1BL.1RS translocation in introgression lines of winter wheat by cytological and molecular genetic methods. *Vavilov Journal of Geneticists and Breeders*. 2012. Vol. 16, № 1. P. 212–222.
 16. Muhordova M. E. The influence of the genome and plasmon on the variability and inheritance of the economically valuable traits of spring soft wheat in the conditions of the southern forest-steppe of Western Siberia. Author. dis. on the degree of Cand. S.-H. Sciences, Omsk, 2000.
 17. Olson E. L., Brown-Guedira G., Marshal D. S. Genotyping of U. S. wheat germplasm for presence of stem rust resistance genes *Sr24*, *Sr36* and *Sr1RS^{Amigo}*. *Crop Science*. 2010. Vol. 50. P. 668–675. doi: 10.2135/cropsci2009.04.0218.
 18. Orlovskaya O. A., Leonova I. N., Salina Ye. A., Khotyleva L. V. Features of the behavior of chromosomes in meiosis in common wheat lines with introgress of the genetic material of tetraploid species of the genus *Triticum*. *Ecological genetics*. 2015. Vol. 13. № 1. P. 16–22.
 19. Rabinovich S. V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. *Euphytica*. 1998. Vol. 100. P. 323–340.
 20. Pausheva Z. P. Workshop on plant cytology. M.: Agrokhimizdat. 1988. 271p.
 21. Sechnyak A. L., Golub Yu. V. Regularity of meiosis in hybrids of alloplasmic wheat with wheat-alien amphiploid. *Zh.nauk.prats. Doyagnennya i problems of genetics, selection and biotechnology*. 2007. K.: Logos. Vol. 2. P. 157–161.
 22. Shamina N. V., Dorogova N. V., Sidorchuk I. V. Abnormalities of meiotic division caused by T-DNA tagget mutation in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Cell Biol. Int*. 2001. Vol. 25, N 4. P. 367–369.
 23. Sidorchuk Yu. V., Dorogova N. V., Deineko E. V., Shumny V. K. Premature cytokinesis in maternal cells of pollen from transgenic tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.). *Cytology*. 2008. Vol. 50. No. 5. P. 447–451.
 24. Silkova O. G., Peremyslova E. E., Shchapova A. I., Shumny V. K. Genetic regulation of the division of the centromeric regions of the univalent chromosomes of rye and wheat in anaphase 1 meiosis of di-monosomics. *Genetics*. 2008. Vol. 44, № 1. P. 102–111.
 25. Silkova O. G., Loginova D. B., Ivanova (Kabanenko) Yu. N., Bondarevich E. B., Solovey L. A., Shtyk T. I., Dubovets N. I. Introgression of rye chromatin in the wheat genome: cytogenetic aspects. *Vavilovsky Journal of Genetics and Breeding*. 2014. V. 18, № 4/1. P. 630–642.
 26. Singh R. P., Hodson D. P., Espino J. The 61 emestem ergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production. *Annu.Rev.Phytopathol*. 2011. Vol.49. P. 465–482. doi: 10.1146/annurev-phyto-072910-095423.
 27. Sosnikhina S. P., Mikhailova E. I., Tikholiz O. A., Tsvetkova N. V. The manifestation and inheritance of desynaptic rye form with violation of the synapsis homology. *Genetics*. 2007. Vol. 43, No. 10. P. 1424–1433.
 28. Trubacheeva N. V., Rosseeva L. P., Belan I. A. Features of spring wheat varieties of Western Siberia, carrying a wheat-rye translocation 1RS.1BL. *Genetics*. 2011, N 1. P. 18–24.
 29. Waines J.G., Hegde S.G. Intraspecific gene flow in bread wheat as affected by reproductive biology and pollination ecology of wheat flowers. *Crop Sci*. 2003. Vol. 43. P. 451–463. doi: 10.2135/cropsci2003.0451.

Представлено Т. К. Терновською
Надійшла 03.12.2018

MEIOSIS ANALYSIS OF SOFT WINTER WHEAT VARIETIES — CARRIERS WHEAT-RYE TRANSLOCATIONS 1BL.1RS AND 1AL.1RS

I. I. Lyalko¹, O. V. Dubrovna¹, B. V. Morgun²

¹ Institute of Plant Physiology and Genetics
National Academy of Sciences of Ukraine
Ukraine, 03022, Kyiv, str. Vasylykivska, 31/17

² Institute of Cell Biology and Genetic Engineering
National Academy of Sciences of Ukraine
Ukraine, 03143, Kyiv, str. Academician Zabolotny, 152
e-mail: dubrovny@ukr.net

Aim. Investigation of the features of the meiosis flow in winter wheat varieties — carriers wheat-rye translocations 1BL.1RS and 1AL.1RS. **Methods.** A comparative analysis of the meiosis flow in winter wheat varieties, the carriers of various translocations, was carried out using the method of temporary pressure preparations. **Results.** The frequency and spectrum of meiosis anomalies in introgressive winter wheat varieties with wheat-rye translocations 1BL.1RS and 1AL.1RS are established. The variability of the frequency of violations at different stages of microsporogenesis in the carrier classes of a certain translocation is shown, which may be due to a different period of stabilization of their genomes. It was found that the frequency of violations in varieties with different translocations did not exceed 10 %, which is normal for stable introgressive varieties. **Conclusions.** It was found that in all stages of microsporogenesis in the number of cells with violations and their spectrum, varieties with translocation of 1BL.1RS are slightly different from those with translocation of 1AL.1RS.

Keywords: bread winter wheat, translocations 1BL.1RS and 1AL.1RS, meiotic flow.