

А.Л. СЕЧНЯК¹, Е.Л. ПРОКОПОВИЧ², В.И. ФАЙТ²¹Одесский национальный университет им. И.И.Мечникова,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026²Селекционно-генетический институт – Национальный
центр семеноведения и сортоизучения УААН,
Овидиопольская дорога, 3, Одесса, 65036,
E-mail: fayt@paco.net

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ *TRITICUM AESTIVUM* И *HAYNATRICUM*



Изучали мейоз при гибридизации *Haynatricum* с пшеницей в прямых и обратных скрещиваниях. У гибридов F_1 показана возможность стимулирования гомеологичной конъюгации между хромосомами *T. aestivum* и *T. dicoccum* и, вероятно, *H. villosum* при использовании *Haynatricum* как опылителя. Использование генов, регулирующих конъюгацию хромосом, в частности мутации *ph1b*, значительно усиливает этот процесс. В обратных скрещиваниях проявилась дифференциация пшеничных генотипов по способности влиять на гомеологичную конъюгацию хромосом. В поколениях BC_1 и F_2 определяющими являются композиции хромосом, возникшие за счет стохастических процессов в премейотических митозах и в мейозе у гибридов F_1 .

© А.Л. СЕЧНЯК, Е.Л. ПРОКОПОВИЧ, В.И. ФАЙТ, 2003

Введение. Проблемы повышения устойчивости пшеницы к ряду биотических и абиотических факторов тесно связаны с расширением генетической базы данной культуры за счет мобилизации новых источников, одним из которых является *Haynaldia villosa* (L.) Schur. (= *Dasyphyrum villosum* (L.) Borb.). Это дикорастущий диплоидный злак ($2n = 14$, геномный состав VV), близкий к *T. boeoticum* и *T. monococtum* [1] и ко ржи [2]. Ареал вида охватывает страны Средиземного моря, а на территории Украины — Крым. *Haynaldia villosa* (L.) Schur. характеризуется устойчивостью к грибным заболеваниям (мучнистая роса, стеблевая ржавчина), высоким уровнем белка (17,3 %) и клейковины (35 %) [1].

Использование указанного вида в селекции озимой пшеницы осуществляется путем создания дополненных [3] или замещенных [4] линий. В последнее время делаются успешные попытки осуществить соматическую гибридизацию между *T. aestivum* и *H. villosa* [5]. Несомненна ценность подобного рода гибридов для использования в качестве мостовых форм, учитывая, что у них отмечается и некоторая степень рекомбинации пластидных геномов. Однако непосредственное использование таких форм затруднено, поскольку отдельные фертильные генотипы по морфологическим признакам уклоняются в сторону *H. villosa*.

Наиболее перспективным путем нам представляется интрогрессия чужеродных генов за счет рекомбинации или транслокаций. Существенным препятствием на данном пути, характерным для отдаленных гибридов, является значительное затруднение или полное отсутствие формирования межгеномных хромосомных ассоциаций.

Поэтому мы предприняли попытку исследовать степень гомеологичной конъюгации хромосом при использовании для интрогрессии в пшеницу генетической информации *Haynaldia villosa* мостовой формы — *Haynatricum*, представляющей собой амфилоид *H. villosa* × *T. dicoccum* ($2n = 42$, AABBVV). В некоторых работах [6, 7] отмечается, что отдельные популяции *H. villosa* способны стимулировать гомеологичную конъюгацию хромосом. Подобные сведения имеются и относительно влияния *T. dicoccum* [8] на формирование мультивалентных ассоциаций хромосом, которые являются надежным отображением наличия гомеологичной конъюгации. Вместе с мостовой формой мы применили и *ph1b* мутант мягкой пшеницы сорта Chinese Spring. Указан-

ная мутация положительно влияет на уровень гомеологичной конъюгации хромосом.

Материалы и методы. Материалом для исследований служили гибриды F_1 амфиплоида *Haynaticum* с набором сортов мягкой пшеницы, в прямых и обратных скрещиваниях, а также растения последующих генераций: потомки от беккроссирования мягкой пшеницы и отдельные растения F_2 . Гибридизацию осуществляли в полевых условиях, опыляя колосья с кастрированными цветками твел-методом. Гибриды выращивали в полевых условиях с применением изоляции. Для беккроссирования использовали кастрированные колосья гибридов F_1 . У растений BC_1 и F_2 перед высадкой в поле определяли количество хромосом в корневой меристеме, используя окраску по Фельгену.

Для изучения мейоза в материнских клетках пыльца (МКП) колосья на соответствующей стадии развития фиксировали по Карнуа (6:3:1) и окрашивали 2%-ным ацетокармином.

Результаты исследований и их обсуждение. Результаты исследования характера и уровня конъюгации хромосом в М1 мейоза у гибридов между пшеницей и амфиплоидом представлены в табл. 1.

Оказалось, что гомеологичная конъюгация хромосом у гибридных растений F_1 в значительной степени зависит от пшеничного генотипа. В скрещиваниях *Haynaticum* наблюдалась существенная вариация числа мультивалентов: от 0,07 в комбинации *Haynaticum* × Gamut до 0,40 в комбинации *Haynaticum* × Полукарлик 71. Неожиданно низким (0,21) оказалось количество мультивалентов у гибрида *Haynaticum* × Chinese Spring (*ph1b*), однако у него наблюдалось наибольшее количество закрытых бивалентов. Уровень конъюгации хромосом (среднее количество точек хромосомной ассоциации на хромосому) практически не различался.

В обратных комбинациях скрещивания (*T. aestivum* × *Haynaticum*) уровень конъюгации хромосом в большинстве случаев существенно не отличался от аналогичного показателя в прямых скрещиваниях, однако характер конъюгации хромосом имел значительные отличия. Во-первых, достоверно возросло количество мультивалентов и среди них частота quadri- и пентавалентов, появились гексаваленты. Вместе с тем в обратных комбинациях было затруднено формирование бивалентов. Об этом свидетельствует возрастание

Таблица 1
Характер и уровень конъюгации хромосом на стадии метафазы I мейоза в МКП у гибридов F_1 между *Haynaticum* и *T. aestivum*

Гибридная комбинация	Изучено МКП	Среднее количество на МКП				Среднее количество точек хромосомной ассоциации на хромосому
		унивалентов	бивалентов	открытых бивалентов	мультивалентов	
<i>Haynaticum</i> × Norin 29	241	15,1 ± 0,2	12,4 ± 0,1	4,4 ± 0,1	0,30 ± 0,04	0,52 ± 0,01
<i>Haynaticum</i> × Gamut	27	15,0 ± 0,5	12,7 ± 0,2	3,7 ± 0,4	0,07 ± 0,05	0,54 ± 0,01
<i>Haynaticum</i> × Донская полукарликовая	192	15,8 ± 0,4	11,9 ± 0,2	4,8 ± 0,3	0,32 ± 0,07	0,48 ± 0,01
<i>Haynaticum</i> × Полукарлик 71	104	14,8 ± 0,3	12,4 ± 0,2	4,6 ± 0,2	0,40 ± 0,06	0,52 ± 0,01
<i>Haynaticum</i> × Chinese Spring (<i>ph1b</i>)	264	14,6 ± 0,4	12,8 ± 0,2	4,5 ± 0,3	0,21 ± 0,06	0,53 ± 0,01
Полукарлик 71 × <i>Haynaticum</i>	115	14,7 ± 0,2	12,3 ± 0,1	5,0 ± 0,2	0,53 ± 0,06	0,51 ± 0,01
Chinese Spring (<i>ph1b</i>) × <i>Haynaticum</i>	49	12,9 ± 0,4	12,3 ± 0,3	5,1 ± 0,3	0,94 ± 0,06	0,53 ± 0,01
Юниат одесский × <i>Haynaticum</i>	289	15,2 ± 0,1	12,4 ± 0,1	4,8 ± 0,1	0,45 ± 0,04	0,51 ± 0,004
Одесская 267 × <i>Haynaticum</i>	314	15,8 ± 0,1	12,2 ± 0,1	4,5 ± 0,1	0,43 ± 0,03	0,50 ± 0,004
Фантазия одесская × <i>Haynaticum</i>	156	15,5 ± 0,2	12,2 ± 0,1	4,0 ± 0,1	0,51 ± 0,05	0,52 ± 0,005
Вымпел одесский × <i>Haynaticum</i>	64	15,8 ± 0,3	12,1 ± 0,2	4,5 ± 0,2	0,45 ± 0,08	0,50 ± 0,008
Красуня одесская × <i>Haynaticum</i>	172	16,4 ± 0,2	11,2 ± 0,1	4,9 ± 0,1	0,78 ± 0,07	0,46 ± 0,006
Донская полукарликовая × <i>Haynaticum</i>	115	15,7 ± 0,3	12,1 ± 0,2	5,1 ± 0,2	0,47 ± 0,06	0,49 ± 0,008

доли открытых бивалентов при почти неизменном общем количестве бивалентов. Так, если в комбинации *Haynaticum* × Полукарлик 71 наблюдали 12,4 бивалента на МКП, в том числе 4,6 открытых бивалента, то в обратной комбинации — 12,4 бивалента на МКП, в том числе 5,0 открытых бивалентов. В комбинациях с участием *ph1b* мутанта данные различия выразились более четко. Количество открытых бивалентов возросло с 4,5 до 5,1, а количество мультивалентов — более чем в четыре раза. Следовательно, можно предположить, что в скрещиваниях *T. aestivum* × *Haynaticum* происходит гомеологичная конъюгация (между хромосомами *T. aestivum* и *T. dicoccum* и, вероятно, мультиваленты формируются также с участием хромосом пшеницы и *H. villosa*), а мутация *ph1b* эффективно ее усиливает. Наличие переноса генетической информации *H. villosa* в хромосомы пшеницы подтверждается результатами других исследователей [9]. В опытах с использованием гибридизации *in situ* было показано, что частота транслокаций хроматина *H. villosa* в хромосомы пшеницы составляла 0,7–1,7 %.

Возможной причиной гомеологичной конъюгации между хромосомами различных геномов являются затруднения в формировании бивалентов из-за конкуренции за партнеров, способных к гомологичной конъюгации. В пользу этого свидетельствует возрастание частоты мультивалентов и открытых бивалентов. Среди последних в большинстве комбинаций вне зависимости от направления скрещивания с небольшой частотой (до $0,18 \pm 0,08$ на МКП) наблюдались гетероморфные биваленты. Аналогичные результаты получены [10] при скрещивании линий пшеницы с чужеродным замещением хромосом. Было показано, что унивалентные хромосомы способствуют возникновению хромосомных транслокаций в мейозе.

Наличие достоверных реципрокных различий в характере конъюгации хромосом у гибридов F_1 позволяет сделать вывод, что в присутствии цитоплазмы *T. aestivum* проявляется положительное влияние генома *T. dicoccum* и, возможно, *H. villosa* на гомеологичную конъюгацию хромосом, которая усиливается общим действием мутации *ph1b*.

В скрещиваниях *Haynaticum* × *T. aestivum* проявилось четкое влияние цитоплазмы *H. villosa* на конъюгацию хромосом. Лишь так можно объяснить тот факт, что в комбинации *Haynaticum* ×

× Chinese Spring (*ph1b*) было наименьшее количество мультивалентов с наибольшим общим количеством бивалентов и закрытых бивалентов. Взаимодействием с диплоидной цитоплазмой *H. villosa* объясняется и дифференциация пшениц по влиянию на степень гомеологичной конъюгации хромосом. У аллополиплоидов одним из факторов функционирования диплоидизирующей системы является пространственная организация ядра, где каждый субгеном имеет свою зону и гомеологичные хромосомы пространственно изолированы [11]. Возможно, влияние цитоплазмы *H. villosa* связано с тем, что полиплоидные ядра в диплоидной цитоплазме не способны в достаточной мере увеличить размеры клеток, и эти зоны у изучаемых гибридов располагаются слишком близко. Вследствие этого на первый план выдвигаются факторы генетического и морфологического сходства хромосом, которые становятся определяющими при формировании хромосомных ассоциаций, тем более что у диких форм пшеницы (и, вероятно, у диких родственных видов) имеются сильные механизмы узнавания хромосом, сопоставимые по мощности с дубликацией гена *Ph1* [12].

Проблема создания аллополиплоидов на цитоплазмах видов малой плоидности достаточно сложная. У таких форм сильна ядерно-плазматическая несбалансированность, из-за чего происходит распад многохромосомных полигеномов. Это отмечал еще Мюнтцинг [13], пытавшийся синтезировать декаплоидное тритикале с цитоплазмой мягкой пшеницы. Со временем полученный амфилоид расщепился на пшеницу и рожь. Аналогичные результаты получены при попытках создать пшенично-пырейные амфилоиды. При попытке создать гексаплоидный аллополиплоид с геномным составом ADR путем гибридизации эгиллопсно-ржаного амфилоида AD (*squarrosa* × *cereale*) [14] с *T. boeoticum* также произошло выщепление аллоплазматической ржи.

Несмотря на высокую степень бивалентной конъюгации хромосом в метафазе I мейоза у гибридов F_1 , их мейотический индекс практически не отличался от нуля (табл. 2). Среди дефектных продуктов мейоза преобладали тетрады с микроядрами, до 13 % составляли полиады. В одной комбинации наблюдались нетипичные тетрады. Тетрад с мостами, которые с небольшой частотой регулярно встречаются у межродовых гибридов,

Таблица 2

Средняя частота нормальных и дефектных тетрад микроспор у гибридов F_1 между *Haynaticum* и *T. aestivum*, %

Гибридная комбинация	Изучено		Нормальных тетрад	Тетрал с микроядрами	Полиад	Нетипичных тетрад
	растений	тетрал				
<i>Haynaticum</i> × Norin 29	3	807	0,1 ± 0,1	93,2 ± 0,9	6,7 ± 0,9	0
<i>Haynaticum</i> × Gamut	1	207	0	93,7 ± 1,7	6,3 ± 1,7	0
<i>Haynaticum</i> × Донская полукарликовая	1	129	0	93,8 ± 2,1	6,2 ± 2,1	0
<i>Haynaticum</i> × Полукарлик 71	1	196	0	86,7 ± 2,4	12,8 ± 2,4	0,5 ± 0,5
<i>Haynaticum</i> × Chinese Spring (ph1b)	4	764	0,1 ± 0,1	98,2 ± 0,5	1,7 ± 0,5	0
Полукарлик 71 × <i>Haynaticum</i>	2	299	0	88,0 ± 1,9	12,0 ± 1,9	0
Chinese Spring (ph1b) × <i>Haynaticum</i>	1	235	0	97,4 ± 1,0	2,6 ± 1,0	0
Юниат одесский × <i>Haynaticum</i>	3	454	0	86,3 ± 1,6	13,7 ± 1,6	0
Одесская 267 × <i>Haynaticum</i>	2	434	0,5 ± 0,3	94,6 ± 1,3	6,9 ± 1,2	0
Фантазия одесская × <i>Haynaticum</i>	1	229	0	91,7 ± 1,8	8,3 ± 1,8	0
Вымпел одесский × <i>Haynaticum</i>	1	163	57,7 ± 3,9	42,3 ± 3,9	0	0
Донская полукарликовая × <i>Haynaticum</i>	1	270	0	65,9 ± 0,9	3,4 ± 0,9	0

не обнаружено. Закономерностей относительно спектра дефектных продуктов мейоза и встречаемости единичных нормальных тетрад микроспор у гибридов F_1 не выявлено.

Почти полное отсутствие нормальных тетрад микроспор привело к тому, что у гибридов F_1 развивалась стерильная пыльца, и дальнейшее использование их для интрогрессии в пшеницу было возможно только путем беккроссирования пшеничным родителем [15]. Следует, однако, отметить, что нам удалось получить единичные зерновки F_2 в результате самоопыления в комбинациях Одесская полукарликовая × *Haynaticum* и Фантазия одесская × *Haynaticum*. Видимо, все же в отдельных пыльниках за счет стохастических процессов при аномальном распределении хромосом между дочерними клетками возможно образование фертильной пыльцы, а женские гаметы, как известно, жизнеспособны и в анеуплоидном состоянии. Аналогичные результаты отмечались и при попытках беккроссирования гибридов пшеница × *D. villosum* [16].

Изучение последующих генераций, преимущественно BC_1 и единичных растений F_2 , показало, что определяющими для регулярности мейоза оказались стохастические процессы, происходившие в предыдущем поколении, а также при формировании археспореальной ткани.

Количество соматических хромосом у изученных растений BC_1 колебалось от 38 до 48 (табл. 3). Для всех них была характерна мозаичность спорогенной ткани. При этом количество хромосом в МКП часто уклонялось от исходного, зарегистрированного в корневой меристеме.

Анализ регулярности мейоза показал, что уровень конъюгации хромосом зависел не от гибридной комбинации, а от хромосомного состава гибридов. Особенно ярко это проявилось среди беккроссных потомков (Полукарлик 71 × *Haynaticum*) × Полукарлик 71, которых удалось получить во взрослом состоянии больше, чем всех остальных.

Изученные растения BC_1 указанной комбинации скрещивания распределились на четыре группы: 1) с модальным числом хромосом 45–47; 2) 41–44 хромосомы; 3) 36–39 хромосом; 4) без модального класса, МКП с различным числом хромосом встречались примерно с одинаковой частотой. При этом количество хромосом в МКП, как правило, сохранялось на прежнем уровне, либо происходило уменьшение их числа по сравнению с исходным (т.е. в корневой меристеме). Только у двух растений первой группы наблюдалось увеличение количества хромосом в МКП. Видимо, в процессе археспореальных митозов изредка происходят асимметричные деле-

Характер и уровень конъюгации хромосом на стадии метафазы I мейоза в МКП у гибридов BC₁ и F₂ в комбинации скрещивания *T. aestivum* × *Haunaticum*

№ растения	Количество соматических хромосом	Среднее количество хромосом на МКП	Количество хромосом (мол) в МКП	Изучено МКП	Среднее количество на МКП				Среднее количество точек хромосомной ассоциации на хромосому
					унивалентов	бивалентов	открытых бивалентов	мультивалентов	
(Полукарлик 71 × <i>Haynaticum</i>) × Полукарлик 71, BC ₁									
165	42	46,5	47	68	13,6 ± 0,4	15,9 ± 0,2	5,2 ± 0,3	0,38 ± 0,07	0,59 ± 0,008
152	41	44,7	45	67	12,1 ± 0,4	16,0 ± 0,2	6,5 ± 0,3	0,21 ± 0,05	0,58 ± 0,01
111	48	46,6	47	45	11,0 ± 0,4	16,8 ± 0,2	6,3 ± 0,3	0,67 ± 0,11	0,62 ± 0,01
178	48	46,6	47	65	13,7 ± 0,4	15,9 ± 0,2	5,2 ± 0,3	0,37 ± 0,07	0,59 ± 0,008
Σ				245	12,7 ± 0,2	16,1 ± 0,1	5,7 ± 0,1	0,38 ± 0,04	0,59 ± 0,004
136	43/44	41,2	41	38	6,0 ± 0,3	17,1 ± 0,2	3,3 ± 0,2	0,32 ± 0,09	0,77 ± 0,009
112	42	40,5	42	69	7,3 ± 0,3	16,3 ± 0,3	4,3 ± 0,2	0,17 ± 0,05	0,70 ± 0,01
114	48	41,3	41	53	11,5 ± 0,3	14,2 ± 0,2	5,8 ± 0,3	0,45 ± 0,08	0,57 ± 0,01
172	44	43,2	44	34	7,1 ± 0,4	17,9 ± 0,4	5,6 ± 0,5	0,09 ± 0,05	0,70 ± 0,01
170	42	41,0	42	36	9,0 ± 0,4	15,9 ± 0,2	5,0 ± 0,4	0,08 ± 0,05	0,66 ± 0,01
Σ				230	8,3 ± 0,2	16,1 ± 0,2	4,8 ± 0,2	0,23 ± 0,03	0,68 ± 0,007
174	38	38,3	38	64	10,9 ± 0,2	13,0 ± 0,1	4,2 ± 0,2	0,47 ± 0,07	0,59 ± 0,008
109	—	39,5	39	11	7,3 ± 0,6	16,1 ± 0,4	5,1 ± 0,4	0,0	0,69 ± 0,01
134	42	36,2	36	50	8,0 ± 0,2	13,7 ± 0,2	2,1 ± 0,2	0,26 ± 0,07	0,72 ± 0,006
157	—	36,2	37	31	5,0 ± 0,3	14,6 ± 0,2	2,7 ± 0,3	0,68 ± 0,09	0,77 ± 0,01
144	42	36,7	37	27	7,3 ± 0,3	14,3 ± 0,2	2,8 ± 0,4	0,26 ± 0,10	0,72 ± 0,01
Σ				183	8,3 ± 0,2	13,8 ± 0,1	3,2 ± 0,1	0,39 ± 0,04	0,68 ± 0,006
127	44	38,9	—	32	22,2 ± 0,7	8,3 ± 0,4	6,6 ± 0,4	0,03 ± 0,03	0,26 ± 0,01
(Фантазия одесская × <i>Haynaticum</i>) × Полукарлик 71, BC ₁									
274	42	40,4	41	100	11,0 ± 0,3	14,0 ± 0,2	6,2 ± 0,2	0,46 ± 0,06	0,56 ± 0,008
(Фантазия одесская × <i>Haynaticum</i>) × Вымпел одесский, BC ₁									
247	47	43,0	43	81	15,0 ± 0,4	13,6 ± 0,3	6,5 ± 0,2	0,27 ± 0,05	0,49 ± 0,01
250	47	43,1	43	65	15,8 ± 0,5	13,3 ± 0,3	5,8 ± 0,2	0,23 ± 0,05	0,49 ± 0,01
Σ				146	15,3 ± 0,3	13,5 ± 0,2	6,2 ± 0,2	0,25 ± 0,04	0,49 ± 0,007
(Фантазия одесская × <i>Haynaticum</i>) × Фантазия одесская, BC ₁									
234	—	40,2	40	40	4,0 ± 0,1	17,9 ± 0,1	1,6 ± 0,2	0,13 ± 0,05	0,86 ± 0,006
(Красуня одесская × <i>Haynaticum</i>) × Обрий, BC ₁									
289	38	35,3	36	36	6,6 ± 0,2	13,5 ± 0,2	2,3 ± 0,2	0,56 ± 0,08	0,73 ± 0,008
290	45	36,8	37	30	9,2 ± 0,3	13,4 ± 0,2	3,6 ± 0,3	0,27 ± 0,08	0,64 ± 0,01
Одесская полукарликовая × <i>Haynaticum</i> , F ₂									
305	—	48,9	49	30	12,6 ± 0,5	17,5 ± 0,4	5,4 ± 0,4	0,43 ± 0,12	0,63 ± 0,01
Фантазия одесская × <i>Haynaticum</i> , F ₂									
259	40	37,4	38	40	10,2 ± 0,2	13,2 ± 0,2	3,0 ± 0,2	0,28 ± 0,07	0,64 ± 0,007

ния, что приводит к образованию гиперанеуплоидных МКП.

Естественно, что сравнивать показатели конъюгации хромосом имеет смысл только внутри групп или прибегнув к относительному показателю — среднему количеству точек хромосомной ассоциации на хромосоме. Помимо возможности сравнения уровней конъюгации в МКП с разным количеством хромосом этот параметр позволяет судить о хромосомном составе МКП. При равных числах хромосом в МКП уровень конъюгации будет тем выше, чем больше хромосом набора будут иметь своих гомологов. Данный результат возможен как при элиминации непарных (т.е. унивалентных) хромосом в премейотических митозах, так и при их максимальном сохранении в предыдущем поколении и последующем введении гомологов посредством пыльцы рекуррентного родителя. Следовательно, при высоких уровнях конъюгации можно ожидать формирования относительно стабильных гипо- или гиперанеуплоидных форм. Низкий уровень конъюгации однозначно указывает на большое количество хромосом, не имеющих гомологов. У гибридов BC_1 низкий уровень конъюгации указывает на то, что в F_1 элиминировалось большинство унивалентов, поэтому введение гомологов с пыльцой рекуррентного родителя не восстанавливает парность хромосом, а, наоборот, резко увеличивает число унивалентов.

Наибольший уровень конъюгации хромосом наблюдался в группе растений, у которых модальный класс количества хромосом в МКП приближался к эуплоидному числу и в группе растений с гипоанеуплоидными МКП. Среди растений с гиперанеуплоидными МКП уровень конъюгации хромосом был достоверно ниже, а самым низким он был у растения, не имевшего модального класса числа хромосом в МКП.

Уровень конъюгации хромосом у этих растений определялся различным характером ее протекания. Растения, МКП которых имели количество хромосом, близкое к эуплоидному, показали относительно высокий уровень конъюгации преимущественно за счет бивалентов, главным образом закрытых. Количество мультивалентов у них было достоверно меньшим, чем у «гипер-» и «гипоанеуплоидных» растений. У последних было достоверно меньше закрытых бивалентов, однако они имели большее количество открытых бивалентов и мультивалентов,

за счет чего у них наблюдался относительно высокий уровень конъюгации хромосом.

Растение, не имевшее модального класса числа хромосом в МКП, показало наименьший уровень конъюгации среди растений этой генерации, независимо от комбинации скрещивания. Основу хромосомных ассоциаций у данного растения составляли открытые биваленты, изредка наблюдались единичные мультиваленты и 1–2 закрытых бивалента. Видимо, конъюгировали преимущественно гомеологичные хромосомы, что и следовало ожидать, исходя из распределения количества хромосом в МКП этого растения.

Растения остальных комбинаций скрещивания имели в корневой меристеме от 38 до 47 хромосом. У них также наблюдалась мозаичность спорогенных комплексов, при этом модальное число хромосом было меньшим или равным количеству хромосом в корневой меристеме.

Характер конъюгации хромосом у растений указанных групп свидетельствует о наличии разнообразных композиций хромосом. Так, в комбинации (Фантазия одесская $\times$ *Haynaticum*) $\times$ Фантазия одесская 40-хромосомное растение имело в МКП преимущественно по 40 хромосом, которые образовывали почти 18 бивалентов на клетку, преимущественно закрытых, т.е. большинство хромосом субгеномов А, В и D имели гомологов. У растений комбинации (Красуня одесская $\times$ *Haynaticum*) $\times$ Обрий уровень конъюгации хромосом, соотношение закрытых и открытых бивалентов, их число и общее число хромосом в МКП указывают на вероятное сохранение преимущественно хромосом субгеномов А и В и на частичную элиминацию унивалентных хромосом D и V. В комбинациях (Фантазия одесская $\times$ *Haynaticum*) $\times$ Полукарлик 71 и (Фантазия одесская $\times$ *Haynaticum*) $\times$ Вымпел одесский, опираясь на эти же показатели, можно заключить, что за счет гомологов субгеномов А и В формируются закрытые биваленты, а за счет гомеологичной конъюгации различных типов (А-В, А-D, В-D, А-V, В-V и D-V) — открытые биваленты и мультиваленты.

Частота мультивалентов и гетероморфных бивалентов варьировала у всех изученных растений вне зависимости от комбинации скрещивания или количества хромосом в МКП.

Анализ растений F_2 не выявил принципиальных отличий от растений BC_1 ни по уровню, ни по характеру конъюгации хромосом.

Таблица 4

Средняя частота нормальных и дефектных тетрад микроспор гибридов BC₁ и F₂ *T. aestivum* × *Haynaticum*, %

Гибридная комбинация	Изучено		Нормальных тетрад	Тетрад с микроядрами	Полиад
	растений	тетрад			
(Полукарлик 71 × <i>Haynaticum</i>) × Полукарлик 71, BC ₁ , 45–47 хромосом	4	571	0	74,6 ± 1,8	23,6 ± 1,8
(Полукарлик 71 × <i>Haynaticum</i>) × Полукарлик 71, BC ₁ , 41–44 хромосом	5	987	5,2 ± 0,7	76,4 ± 1,4	18,4 ± 1,2
(Полукарлик 71 × <i>Haynaticum</i>) × Полукарлик 71, BC ₁ , 36–39 хромосом	5	589	10,7 ± 1,3	85,2 ± 1,5	4,1 ± 0,8
(Полукарлик 71 × <i>Haynaticum</i>) × Полукарлик 71, BC ₁ , без молы	1	130	0	100	0
(Фантазия одесская × <i>Haynaticum</i>) × Полукарлик 71, BC ₁ , 41 хромосома	1	229	0,4 ± 0,4	39,7 ± 3,2	59,8 ± 3,2
(Фантазия одесская × <i>Haynaticum</i>) × Вымпел одесский, BC ₁ , 43 хромосомы	2	275	0	63,3 ± 2,9	36,7 ± 2,9
(Фантазия одесская × <i>Haynaticum</i>) × Фантазия одесская, BC ₁ , 40 хромосом	1	100	17,0 ± 3,8	82,0 ± 3,8	1,0 ± 1,0
(Красуна одесская × <i>Haynaticum</i>) × Обрий, BC ₁ , 36–37 хромосом	2	221	0,4 ± 0,4	93,5 ± 1,6	6,1 ± 1,6
Фантазия одесская × <i>Haynaticum</i> , F ₂ , 38 хромосом	1	154	10,4 ± 2,5	89,6 ± 2,5	0

Представленные данные не позволяют сделать вывод о преимуществе какого-либо пшеничного генотипа с точки зрения его влияния на стабилизацию мейоза. В тех случаях, когда в некоторых комбинациях наблюдался более высокий уровень конъюгации хромосом и более регулярная бивалентная конъюгация, трудно утверждать, чем это вызвано: влиянием пшеничного генотипа или случайным подбором удачной композиции хромосом. Очевидно, наиболее полезными для интрогрессивной гибридизации, по крайней мере, при использовании *Haynaticum*, являются те сорта пшеницы, которые лучше скрещиваются и дают больше потомков как при первичной гибридизации, так и при беккроссировании. Использование таких сортов позволит эффективнее отбирать растения с удачными хромосомными композициями, опираясь, может быть, на морфологические признаки и применяя цитологический контроль лишь на заключительных этапах. В пользу этого вывода свидетельствуют и результаты изучения конечных продуктов мейоза в этой генерации (табл. 4).

Частота нормальных тетрад была невысокой, в некоторых комбинациях они и вовсе отсутство-

вали. Частота нормальных тетрад зависела, скорее всего, от хромосомного состава отдельных растений и не всегда являлась отражением характера и уровня конъюгации хромосом. Так, например, растение 157 (см. табл. 3) имело уровень конъюгации, сопоставимый с растением 134, характер конъюгации хромосом у них был схожим, однако у растения 157 было 43,1 % нормальных тетрад, а у растения 134 их не было вовсе. Растение 109, имевшее более низкий уровень конъюгации хромосом, чем растение 134, имело 7,0 % нормальных тетрад. Спектр дефектных продуктов мейоза сузился. Были обнаружены только тетрады с микроядрами и полиады. Ни тетрад с мостами, ни нетипичных тетрад, обычных у межвидовых гибридов пшеницы, не выявлено.

Таким образом, можно сделать следующие выводы. При использовании *Haynaticum* как отцовской формы возможно стимулирование гомеологической конъюгации между хромосомами мягкой пшеницы и *T. dicoccum* (которая тоже является ценным источником полезных признаков) и, вероятно, *H. villosum*. Использование генов, которые регулируют конъюгацию хромосом, в частности мутации *ph 1b*, значительно усиливает этот процесс.

При использовании *Haynaticum* в качестве материнской формы усилия следует сосредоточить на поиске (среди коммерческих сортов пшеницы) генотипов, способных положительно влиять на гомеологичную конъюгацию хромосом. Это предоставит возможность эффективнее осуществлять интрогрессии, поскольку отпадает необходимость в замещении геномов Chinese Spring, что является необходимым этапом при использовании *ph*-мутаций.

Независимо от направления скрещивания целесообразно подбирать сорта пшеницы, обладающие лучшей скрещиваемостью как при первичной гибридизации, так и при беккроссировании, поскольку именно такие сорта дадут возможность получить выборку, в которой удастся отобрать растения с удачными композициями хромосом. Именно они, в конечном счете, определяют успех интрогрессии.

SUMMARY. Meiosis in hybrids obtained in direct and return crossings between *Haynaticum* and wheat was studied. In F_1 hybrids the possibility of stimulation of homoeologous pairing between the chromosomes of *T. aestivum* and *T. dicoccum* and, probably, *H. villosum*, if *Haynaticum* was used as pollinator, has been shown. This process is considerably intensified when the genes regulating chromosome pairing, in particular *ph1b* mutation, are used. In reciprocal crosses it was shown that wheat genotypes can differently influence on homoeologous chromosome pairing. In BC_1 and F_2 generations the chromosome compositions are determining which arise as a result of stochastic processes in premeiotic mitoses and in meiosis in F_1 hybrids.

РЕЗЮМЕ. Вивчали мейоз при гібридизації *Haynaticum* з пшеницею в прямих і зворотних схрещуваннях. У гібридів F_1 показана можливість стимулювання гомеологічної кон'югації між хромосомами *T. aestivum* і *T. dicoccum* та, імовірно, *H. villosum* при використанні *Haynaticum* як запилювача. Використання генів, що регулюють кон'югацію хромосом, зокрема мутації *ph1b*, значно посилює цей процес. В зворотних схрещуваннях проявилася диференціація пшеничних генотипів за здатністю впливати на гомеологічну кон'югацію хромосом. В поколіннях BC_1 та F_2 визначальними є композиції хромосом, які виникли за рахунок стохастичних процесів у премейотичних мітозах і в мейозі у гібридів F_1 .

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Семенова Л.В. *Dasypyrum villosum* (L.) Borb. — дикорастущий родич видов пшеницы подрода *Boeoticum* Migusch. et Dorof. // Сб. науч. тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. — 1987. — 111. — С. 91–92.
2. Lucas H. Contribution a l'etude des relations phylogenetiques chez les triticees // Thise, Universite de Rennes I. — 1986.

3. Blanko A., Simeone R., Resta P. The addition of *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy chromosomes to durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // Theor. and Appl. Genet. — 1987. — 74, № 3. — P. 328–333.
4. Chen Jun-Fang, Ying Jia, Wang Su-Ling, Liu Zhao-Hui, Qi Li-Li, Chen Pei-Du. Создание дителосомных замещенных линий *Triticum aestivum*-*Haynaldia villosa* 6VS с использованием мутанта *ph1b* // Yichuan xuebao = Acta genet. sin. — 2001. — 28, № 1. — С. 52–55.
5. Zhou Ai-fen, Xia Guang-min, Zhang Xiang-qi, Chen Hui-min, Hu Han. Создание фертильных соматических гибридов между *Triticum aestivum* и *Haynaldia villosa* // Yichuan = Hereditas. — 2001. — 23, № 1. — С. 60–61.
6. Blanko A., Simeone R., Tanzarella O.A., Creco B. Morphology and chromosome pairing of a hybrid between *Triticum durum* Desf. and *Haynaldia villosa* (L.) Schur. // Theor. and Appl. Genet. — 1983. — 64, № 4. — P. 333–337.
7. Jan C.C. Pace C. de, McGuire P.E., Qualset C.O. Hybrids and amphidiploids of *Triticum aestivum* L. and *T. turgidum* L. with *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy // Z. Pflanzenzucht. — 1986. — 96, № 2. — P. 97–106.
8. Ganeva G., Bochev B. Effect of nullisomy for D-genome chromosomes and chromosome 5B on the cytological characteristics of pentaploid *Triticum aestivum* × *T. dicoccoides* hybrids // Genome. — 1987. — 29, № 2. — P. 221–224.
9. Li Yi-Wen, Li Hong-Jie, Liang Hui, Tang Shun-Xue, Jia Shuang-E, Shen Tian-Min, Li Zheng-Sheng, Jia Xu. Флуоресцентная гибридизация *in situ* в анализе мейоза и спонтанной транслокации хромосом в материнских клетках пыльцы гибрида *Triticum*-*Haynaldia* // Yichuan xuebao = Acta genet. sin. — 2000. — 27, № 4. — С. 317–324.
10. Jia Xu. Проведение хромосомных транслокаций через скрещивание двух линий пшеницы с чужеродным замещением // Yichuan = Hereditas. — 2001. — 23, № 1. — С. 53.
11. Васильев Г.В., Щанова А.И. К вопросу о пространственной организации генома // Характеристика генома некоторых видов сельскохозяйственных растений. — Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1990. — С. 6–17.
12. Martinez M., Naranjo T., Cuadrado C., Romero C. The synaptic behaviour of the wild forms of *Triticum turgidum* and *T. timopheevii* // Genome. — 2001. — 44, № 4. — P. 517–522.
13. Muntzing A. Mode of production and properties of a *Triticale* strain with 70 chromosomes // Wheat Inf. Serv., Kyoto. — 1955. — № 2. — P. 1–2.
14. Сечняк А.Л., Симоненко В.К. Тетраплоидное тритикале с геномом D // Докл. ВАСХНИЛ. — 1990. — № 7. — С. 5–6.
15. Січняк О.Л., Прокопович Е.Л. Гібридизація пшениці з *Haynaticum* // Аграр. вісн. Причорномор'я. Біол. та с.-г. науки. — 2001. — Вип. 12. — С. 15–19.
16. Yu M.Q., Deng G.B., Zhang X.P., Ma X.R., Chen J. Effect of the *ph1b* mutant on chromosome pairing in hybrids between *Dasypyrum villosum* and *Triticum aestivum* // Plant Breed. — 2001. — 120, № 4. — P. 285–289.

Поступила 20.05.03