

УДК 561.143.6

**ПЕРЕБІГ МЕЙОЗУ В РОСЛИН ГІБРИДІВ  $F_1$ — $F_2$   
*T. SPELTA* L. × *T. AESTIVUM* L.**

**С.М. СІЧКАР, І.І. ЛЯЛЬКО, О.В. ДУБРОВНА**

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України  
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17  
e-mail: dubrovny@ukr.net*

Досліджено перебіг мейозу в рослин міжвидових гібридів  $F_1$ — $F_2$  пшениці *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L. Встановлено, що в простих і бекросних гібридів  $F_1$ — $F_2$  вірогідно більша кількість клітин із порушенням мейозу порівняно з вихідними батьківськими компонентами. Найбільше клітин із порушенням мейозу було у простих гібридів першого гібридного покоління. У другому поколінні простих і бекросних гібридів відбувалась певна стабілізація гібридних геномів, що виявлялось істотним зменшенням кількості клітин із порушеннями.

*Ключові слова:* *Triticum spelta* L., *T. aestivum* L., гібриди, мейоз, цитологічний аналіз.

Пшениця спельта (*Triticum spelta* L.) — вид плівчастої пшениці, геном якої  $A^cA^cBBDD$  близько споріднений з гексаплоїдною м'якою пшеницею (*T. aestivum* L.). Спельта привертає увагу селекціонерів цінними властивостями, яких у м'якої пшениці немає [18]. До них належать: стійкість рослин до патогенів, ліпша адаптивність до несприятливих чинників середовища, підвищений вміст білка в зерні (до 21 %), харчова цінність зерна [19]. Крім того, борошно із зерна спельти має унікальні смакові якості і високий вміст вітамінів [5]. Однак значному поширенню спельти заважають її низька врожайність і низка морфологічних характеристик, негативних у виробничому відношенні, а саме тяжке обмолочування зерна через щільне охоплення його міцними лусками — «плівчастість», ламкість колосового стрижня [19]. Головним методом поліпшення спельти вважають міжвидову гібридизацію з м'якою пшеницею.

Для успішної роботи з міжвидовими гібридами потрібно розуміти процеси, що відбуваються у гібридних геномах унаслідок геномного шоку, яким супроводжується об'єднання геномів різних видів [21]. Утворення рекомбінантного геному пшениці шляхом гібридизації з близькоспорідненими видами супроводжується цілим комплексом структурних і функціональних перебудов, більшість яких призводить до формування гібридів із нестабільним геномом і зниженою фертильністю [11]. Стабілізація таких процесів триває роками, наслідки гібридизації проявляються різноманітними перебудовами і відхиленням їхнього успадкування від класичних генетичних законів. У науковій літературі причиною цих явищ називають парамутації, зміну профілів метилування, активність міРНК, рух мобільних генетичних елементів [23, 24, 27].

За структурою каріотипу і розподілом гетерохроматинових сегментів на хромосомах спельта майже не відрізняється від м'якої пшениці, однак вона характеризується вищим рівнем внутрішньовидового поліморфізму як за хромосомними перебудовами, так і за рисунком, отриманим методом диференціального забарвлення [4]. Попри загальну подібність геномів і однакові кількості хромосом у м'якої пшениці і спельти ці рослини відрізняються за окремими алелями, внаслідок чого за міжвидової гібридизації часто виникає цитологічна нестабільність, що свідчить про незбалансованість геномів батьківських компонентів.

Відмінності структури каріотипів і функціональної організації геномів у рослин відбиваються на морфогенетичних процесах онтогенезу і можуть бути виявлені на його завершальній фазі — проходженні мейозу. Мейоз — складний багатоступінчастий процес, який контролюється значною кількістю мейозоспецифічних генів і в нормі у рослин відбувається практично без порушень. Нормальний перебіг мейозу може порушуватися мутаціями мей-генів, які провокуються різноманітними чинниками, наприклад міжвидовою гібридизацією [6, 8, 26]. Значною мірою це зумовлено відмінностями в структурі і функціях хромосом видів, які схрещуються, що ускладнює отримання міжвидових гібридів і виділення цінних у селекційному відношенні форм у результаті інтрогресії. Від характеру перебігу мейозу, кон'югації і розходження хромосом залежать збалансованість набору хромосом і життєздатність гібридного потомства. У разі сумісності геномів бівалентна кон'югація хромосом у метафазі першого поділу (M1) забезпечує нормальний хід мейотичних процесів, фертильність пилку й озерненість рослин. Практика підтвердила, що продуктивність міжвидових гібридів багато в чому залежить від напрямку схрещування, оскільки визначається не тільки кількісним складом хромосом материнської форми, а й ядерно-плазмовими взаємодіями.

Отже, під час вивчення міжвидових гібридів потрібно приділяти належну увагу цитологічному контролю, який забезпечує ефективніший добір потрібних генотипів, ніж за фенотипом. У зв'язку з цим метою виконаної нами роботи було дослідження перебігу мейозу в рослин міжвидових гібридів пшениці *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L.

### Методика

Матеріалом дослідження слугували гібриди F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> (*Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L.). Гібридизації піддавали сорти м'якої пшениці Наталка і Чорноброва. Для схрещування було взято зразок спельти різновиду *T. spelta* var. *duhamelianum* походженням з Угорщини, селекційний номер УК 2С/15 з колекції Інституту фізіології рослин і генетики (ІФРГ) НАН України. Рослини гібридів обох поколінь вирощували на полях дослідного господарства згаданого інституту в смт Глеваха Васильківського р-ну Київської обл.

Вивчали прості й бекросні гібриди першого та другого поколінь таких гібридних комбінацій: УК 2С/15 × Чорноброва, УК 2С/15 × Наталка, УК 2С/15 × (УК 2С/15 × Чорноброва), УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15), Наталка × (Наталка × УК 2С/15).

Цитологічний аналіз мейотичних фенотипів проводили на материнських клітинах пилку (МКП). Для кожного варіанта брали по 5—6 колосів, які ще не вийшли з трубки. Фіксували їх у суміші етанол : льодяна оцтова кислота (3 : 1). Після фіксатора пиляки відмивали кілька

разів у дистильованій воді, фарбували 2 %-м ацетокарміном. Тимчасові давлені препарати готували за загальноприйнятою методикою [12]. В одному колосі аналізували всі пиляки, мейоцити яких знаходилися на різних стадіях мейозу. В діакінезі та метафазі I мейозу вивчали по 15–20 чітких метафазних пластинок, на стадіях ана-телофаз — не менш як 50 клітин на колос. На останній стадії мейозу аналізували по 150–200 тетрад на одну рослину й визначали мейотичний індекс як співвідношення кількості тетрад без порушень до загального числа тетрад, що є показником як нормального перебігу мейозу, так і стабільності генотипів [10]. Препарати аналізували за допомогою мікроскопа Amplival (Zeiss) зі збільшенням  $15 \times 40$  та  $15 \times 100$ .

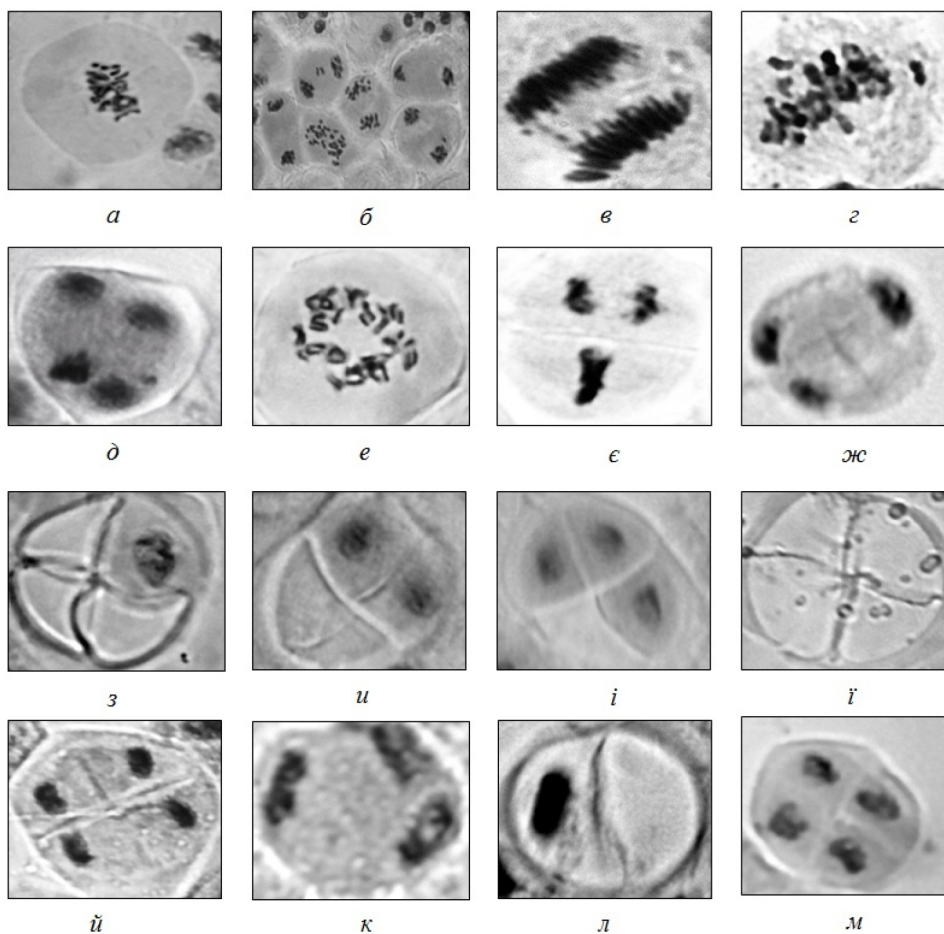
### Результати та обговорення

За допомогою цитологічного аналізу мікроспорогенезу в контрольних рослин сортів Наталка, Чорноброва та зразка спельти УК 2С/15 встановлено, що мейоз у них відбувався практично без порушень. Усі рослини мали стандартний хромосомний набір ( $2n = 6x = 42$ ). Хромосомні асоціації в М1 представлені в основному закритими бівалентами ( $21^{IIз}$ ). Виявлено лише по дві клітини з відкритими бівалентами у сортів Наталка і Чорноброва, у зразку УК 2С/15 — одну з відкритим бівалентом і дві — з унівалентами ( $20^{IIз} + 1^{IIв}$ ,  $20^{IIз} + 2^I$ ), що відповідає нормальному перебігу мейозу.

На стадіях ана-телофаз обох мейотичних поділів фіксували хромосомні аберації, зокрема фрагменти і мости, частота яких не перевищувала 1,0 %. Нормальні тетради формувались у гніздах пиляків синхронно, клітини з мікроядрами у сортів м'якої пшениці Наталка і Чорноброва траплялися з частотою відповідно 0,82 та 1,87 %, у зразку спельти УК 2С/15 крім 1,61 % клітин з мікроядрами виявлено також 0,8 % без'ядерних мікроспор, що знаходиться в межах допустимої норми. Отже, отримані дані підтвердили нормальний перебіг мейозу в контрольних рослин та їх цитологічну стабільність.

Під час мікроспорогенезу в простих і бекросних гібридів аналізували утворення бівалентів на стадіях діакінезу, метафазі I мейозу, характер кон'югації хромосом, наявність відкритих бівалентів, унівалентів. Аналізом характеру кон'югації хромосом в М1 у простих гібридів УК 2С/15  $\times$  Чорноброва, УК 2С/15  $\times$  Наталка і бекросних УК 2С/15  $\times$  (УК 2С/15  $\times$  Наталка), Наталка  $\times$  (Наталка  $\times$  УК 2С/15), УК 2С/15  $\times$  (УК 2С/15  $\times$  Чорноброва) встановлено, що в каріотипах усіх гібридів утворювалися асоціації хромосом, представлені в основному закритими ( $21^{IIз}$ ) й відкритими ( $20^{IIз} + 1^{IIв}$ ,  $19^{IIз} + 2^{IIв}$ , рідше —  $18^{IIз} + 3^{IIв}$ ) бівалентами. При цьому в основному спостерігали закриті біваленти, що підтверджує високу інтенсивність процесу синапсису. Виявлено поодинокі клітини з відкритими бівалентами й унівалентами (рисунок, а). Вірогідних відмінностей між простими й бекросними гібридами за кількістю відкритих бівалентів та унівалентів не зафіксовано. Наявність відкритих бівалентів вказує на ослаблення кон'югації хромосом. Проте доведено, що десинапсис не чинить негативного впливу на перебіг мейозу [13].

Основним типом порушень мейозу на стадії М1 є наявність мікроспороцитів з унівалентними хромосомами. Серед досліджених нами МКП траплялися переважно клітини з двома унівалентами ( $20^{II} + 2^I$ ). Частота таких клітин у проаналізованих простих і бекросних гібридів не



Порушення перебігу мейозу в рослин гібридів  $F_1-F_2$  *T. spelta* L.  $\times$  *T. aestivum* L.:

*a* — закриті й відкриті біваленти, один унівалент; *б* — стадія анафази I — фрагменти, мікроядро; *в* — хроматидний міст; *г* — викид хромосом за межі веретена; *д* — тетрада з мікроядром; *е* — втрата хромосомами зв'язку з нитками веретена; *є* — асинхронний поділ на стадії A2; *ж* — тріада; *з-і* — без'ядерні тетради; *й, м* — порушення цитокінезу; *к* — триполюсний мітоз, тріада; *л* — без'ядерна діада

перевищувала 2,5 %, що для гібридних комбінацій є в межах норми. Поява унівалентів — показник ослаблення або відсутності кон'югації (асинапсис) між гомологічними хромосомами і свідчить про наявність чужорідних генетичних елементів [10, 16], а також може вказувати на цитологічну нестабільність таких матеріалів [3, 9]. Як правило, унівалентні хромосоми розміщуються за межами метафазної пластинки й не беруть участі в її формуванні. У мейоцитах з унівалентами відбувається в основному випадкове розходження хромосом до полюсів в анафазі I, що в подальшому призводить до утворення неповноцінних гамет.

Відсутність кон'югації та утворення різної кількості унівалентів пояснюють різними причинами: мутаціями в генах, що контролюють синапсис; інтрогресією значної кількості чужорідного матеріалу, що спричинює порушення одночасно кількох генетичних систем; зміною генетичного контролю за перебігом мейозу, що зумовлено як наявністю нових генів від виду-донора, так і заміщенням генів, які контролюють мейоз у виду-реципієнта, цитоміксісом [17].

На стадії метафази 2 порушення мейозу в усіх гібридів були представлені в основному викидом хромосом за межі веретена поділу (див. рисунок, *з*). Лише у простого гібрида УК 2С/15 × Наталка в одному пилляку було виявлено окремі клітини з хромосомами, розміщеними по колу (див. рисунок, *е*), що свідчить про втрату ними зв'язку з нитками веретена, яка призводить до утворення мікроядер у діадах і тетрадах.

Порушення мейозу на стадії А1 репрезентували здебільшого одиничні, тобто хроматидні мости (див. рисунок, *в*), фрагменти (див. рисунок, *б*) та відсталі хромосоми (табл. 1, 2). Мости без фрагментів як правило є результатом збереження в клітинних поколіннях дицентричних хромосом, що утворилися в результаті циклу розрив—злиття—міст [7]. Відсталі хромосоми, які формуються внаслідок порушень веретена поділу, траплялися тільки у простих гібридів. На стадії А2 крім зазначених порушень найчастіше фіксували без'ядерні клітини (див. рисунок, *л*), клітини з асинхронним поділом, коли в одній клітині відбувалася стадія ранньої анафази, а в другій — пізньої анафази/ранньої телофази (див. рисунок, *є*) та тріади (див. рисунок, *ж*).

Аналізом стадії анафази мейозу в гібридів першого покоління встановлено, що прості гібриди відрізнялися за кількістю клітин із порушеннями. Так, у гібрида УК 2С/15 × Наталка кількість МКП з аномаліями мейозу становила 12,10 %, у гібрида УК 2С/15 × Чорноброва — 17,07 %, що відповідно в 12 і 17 разів більше, ніж у батьківських форм. Спектр перебудов був аналогічним в обох гібридів. Частота порушень мейозу в бекросних гібридів першого покоління також була вірогідно вищою, ніж у батьківських форм, проте в 2—3 рази нижчою порівняно з простими гібридами.

У результаті порівняння простих і бекросних гібридів  $F_2$  з рослинами гібридів  $F_1$  виявлено, що кількість порушень мейозу в них значно менша. Так, у простих гібридів УК 2С/15 × Наталка і УК 2С/15 × Чорноброва клітин з порушенням було відповідно 4,85 та 7,92 %, що значно менше, ніж у гібридів  $F_1$ . Клітин з аномаліями мейозу в бекросних гібридів також менше порівняно з рослинами гібридів першого покоління. Дещо змінився і спектр перебудов. У другому поколінні не знайдено клітин із відсталими хромосомами, а тріади траплялися лише у гібрида Наталка × (Наталка × УК 2С/15) (див. табл. 2).

Стадія Т1 у простих і бекросних гібридів в основному проходила нормально. Відомо, що до моменту утворення діад відсталі хромосоми й хромосомні фрагменти елімінують або формують мікроядра [2]. На останній стадії мейозу — телофазі 2 — в кожному мейоциті в нормі утворюються 4 ядра, після чого відбувається цитокінез, у результаті якого з'являються тетради, що з часом розпадаються на окремі однадерні мікроспори. На цій стадії аналізували утворені тетради й визначали мейотичний індекс (табл. 3, 4).

Наслідки порушень, що сталися на попередніх стадіях мейозу, виявляються в тетрадах у вигляді мікроядер, без'ядерних мікроспороцитів або ядер різного розміру, а також предчасним цитокінезом, появою поліад чи інших аномалій [14]. Результати проведених нами досліджень показали, що порушення на стадії тетрад у всіх гібридних форм представлені мікроядрами (див. рисунок, *д*) та без'ядерними мікроспороцитами (див. рисунок, *з—ї*). Найчастіше траплялися тетради без 1—2 мікроспор, тетради без 3 і 4 мікроспор спостерігали значно рідше. Частота

ТАБЛИЦА 1. Порупнення мейозу, що відбувалися на стадіях А1 та А2 у гібридів F<sub>1</sub>

Генотип	Кількість вивчених клітин, шт.	Кількість клітин з аномаліями мейозу, %	Із них, %					
			Фрагменти	Мости	Відгалі хромосоми	Без'ядерні клітини	Асинхронний поділ	Тріади
Наталка	363	0,55±0,38	—	—	—	—	—	—
Чорноброва	324	0,62±0,44	—	0,62±0,44	—	—	—	—
УК 2С/15	256	0,78±0,55	—	—	—	0,78±0,55	—	—
УК 2С/15 × Наталка	494	12,10±1,29*	2,21±0,49*	3,04±0,77*	1,21±0,49	1,80±0,4	2,03±0,63	1,81±0,4
УК 2С/15 × Чорноброва	542	17,07±1,35*	2,77±0,71*	3,85±0,58*	2,42±0,41	2,4±0,65	2,85±0,58	2,78±0,48
Наталка × (Наталка × УК 2С/15)	488	6,76±1,12*	1,84±0,6	1,43±0,53	—	1,64±0,35	1,02±0,45	0,83±0,41
УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15)	428	4,61±1,11*	—	1,87±0,65	—	1,57±0,76	—	1,17±0,51
УК 2С/15 × (УК 2С/15 × Чорноброва)	509	5,70±1,02	1,18±0,48	0,79±0,39	—	1,57±0,55	1,18±0,47	0,98±0,44

\*Тут і в табл. 2—4: гібрид вірогідно відрізняється від батьківських форм за  $p \leq 0,05$ .

Таблиця 2. Порухнення мейозу, що відбуваються на стадіях А1 та А2 у гібридів F<sub>2</sub>

Генотип	Кількість вивчених клітин, шт.	Кількість клітин з аномаліями мейозу, %	Із них, %					Асинхронний поділ	Тріади
			Фрагменти	Мости	Відсталі хромосоми	Без'ядерні клітини	—		
Наталка	363	0,55±0,38	0,55±0,38	—	—	—	—	—	—
Чорноброва	324	0,62±0,44	—	0,62±0,44	—	—	—	—	—
УК 2С/15	256	0,78±0,55	—	—	—	0,78±0,55	—	—	—
УК 2С/15 × Наталка	439	4,85±0,91*	1,68±0,39	—	1,13±0,5	1,36±0,55	0,68±0,3	—	—
УК 2С/15 × Чорноброва	386	7,92±1,09*	2,85±0,84*	2,03±0,51*	1,52±0,36	1,52±0,36	—	—	—
Наталка × (Наталка × УК 2С/15)	394	3,29±0,89*	0,5±0,36	0,78±0,44	—	1,01±0,50	0,5±0,36	0,5±0,36	0,5±0,36
УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15)	453	2,71±0,69*	0,64±0,31	0,54±0,31	—	0,76±0,38	0,77±0,38	—	—
УК 2С/15 × (УК 2С/15 × × Чорноброва)	415	2,88±0,83*	0,96±0,48	0,72±0,42	—	0,48±0,34	0,72±0,42	—	—

ТАБЛИЦА 3. Анализ стадий тетрад и значения мейотического индекса (F<sub>1</sub>)

Генотип	Стадия тетрад				Мейотический индекс, %
	Кількість вивчених клітин, шт.	Кількість клітин із порушеннями, %	Із них, %		
			з мікроядрами	без ядерні	
Нагалка	1100	0,82±0,27	0,82±0,27	—	99,18±0,27
Чорноброва	1015	1,87±0,27	1,87±0,27	—	98,13±0,42
УК 2С/15	995	2,41±0,49	1,61±0,39	0,80±0,28	97,58±0,48
УК 2С/15 × Нагалка	973	17,88±1,23*	6,27±0,77*	11,61±1,03*	82,12±1,23*
УК 2С/15 × Чорноброва	812	22,78±1,47*	9,73±1,04*	13,05±1,18*	77,22±1,26*
Нагалка × (Нагалка × УК 2С/15)	930	16,77±1,22*	7,95±0,88*	8,82±0,93*	83,21±1,22*
УК 2С/15 × (Нагалка × УК 2С/15)	864	12,85±1,14*	5,67±0,79*	7,18±0,87*	87,15±0,43*
УК 2С/15 × (УК 2С/15 × Чорноброва)	898	13,70±1,14*	6,46±0,82*	7,24±0,86*	86,30±1,15*



ТАБЛИЦЯ 4. Аналіз стадії тетради і визначення мейотичного індексу ( $F_2$ )

Генотип	Кількість вивчених клітин, шт.	Кількість клітин із порушеннями, %	Стадія тетради			Мейотичний індекс, %
			з мікроядрами	Із них, %		
				без'ядерні		
Нагалька	1100	0,82±0,27	0,82±0,27	—	—	99,18±0,27
Чорноброва	1015	0,79±0,27	0,79±0,27	—	—	98,12±0,42
УК 2С/15	995	2,41±0,49	1,61±0,39	0,80±0,28		97,58±0,48
УК 2С/15 × Нагалька	907	11,90±1,07*	5,40±0,75*	6,50±0,81*		88,10±1,07*
УК 2С/15 × Чорноброва	964	18,16±1,24*	7,89±0,87*	10,27±0,98*		81,84±1,24*
Нагалька × (Нагалька × УК 2С/15)	877	10,37±1,03*	4,90±0,73*	5,47±0,76*		89,64±1,02*
УК 2С/15 × (Нагалька × УК 2С/15)	991	8,88±0,9*	3,73±0,6*	5,15±0,7*		91,1±0,9*
УК 2С/15 × (УК 2С/15 × Чорноброва)	979	9,30±0,93*	4,70±0,67*	4,60±0,67*		90,70±0,93*

тетрад із мікроядрами у простих гібридів  $F_1$  становила 17,88 % (УК 2С/15 × Наталка), у гібрида УК 2С/15 × Чорноброва — 22,78 %, що майже в 10 разів більше, ніж у батьківських форм. У простих гібридів частота тетрад із без'ядерними мікроспорами була вдвічі вищою, ніж тетрад із мікроядрами. У бекросних гібридів аномальних клітин було менше порівняно з простими. Тетрад із мікроядрами, як і у простих гібридів, теж було менше, ніж клітин із без'ядерними мікроспорами.

Встановлено, що мікроядра в тетрадах утворюються з відсталих хромосом або фрагментів [3, 15]. Виникнення клітин із мікроядрами свідчить про наявність чужорідного генетичного матеріалу в каріотипах рослин, оскільки в нормі більшість таких клітин елімінує (їх спонтанна частота в нормі не перевищує 0,5 %). Появу тетрад без мікроспор, а також тріад пояснюють наявністю в  $M1$  або  $M2$  автономного веретена, відсутністю кінетохорних фібрил чи аномальним передчасним цитокінезом у профазі 2, а також наявністю в каріотипах рослин чужорідних хромосом, наявністю триполюсних клітин на попередніх стадіях мейозу [25]. У таких клітинах часто в анафазі 1 відбувається нерівномірне розходження хромосом до полюсів, що й призводить до утворення подібних клітин.

У результаті порівняння простих і бекросних гібридів  $F_2$  з рослинами гібридів  $F_1$  встановлено, що кількість клітин з аномаліями мейозу на стадії тетрад у гібридних рослин другого покоління теж значно менша (див. табл. 3, 4), що також свідчить про певну стабілізацію гібридних геномів.

Слід зазначити, що крім основних типів порушень у всіх гібридів виявляли клітини з атипovими перебудовами — багатопольсними мітозами (див. рисунок, *к*), нерівномірним розходженням хромосом до полюсів, аномальним цитокінезом, коли формувалась лише одна перетинка між мікроспорами (див. рисунок, *й, м*). Це призводило до того, що фрагмопласт ділив тільки частину клітини, цитокінез залишався незавершеним, у результаті чого могли формуватись нерозділені клітини. Можливо це спричинено блокуванням одного з етапів цитокінезу або асинхронним поділом у клітинах діад. Припускають, що порушення утворення фрагмопласта і клітинних стінок у тетрадах можуть призводити до появи поліад унаслідок фрагментації молодих ядер у  $T2$  [22]. Визначення мейотичного індексу ( $MI$ ), який є важливим показником стабільності генотипів, показало, що чотири з проаналізованих гібридів  $F_1$  мають знижений  $MI$  — 82,12—87,15 %, а один (УК 2С/15 × Чорноброва) — низький (77,21 %). Низький  $MI$  мають рослини з підвищеним рівнем порушень на стадіях  $M1$ — $A2$ , що є показником нестабільності таких матеріалів. Знижений  $MI$  свідчить про стабільність згаданих форм, проте в них є певна кількість порушень на попередніх стадіях мейозу, що може призводити до зниження фертильності пилку [8]. У всіх гібридів  $F_2$   $MI$  підвищений, що є показником стабілізації геномів вже в наступному поколінні.

Отже, аналізом перебігу мейозу в простих і бекросних гібридів *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L. підтверджено, що в простих гібридах першого покоління значно більше порушень мейозу, ніж у батьківських форм, що можливо зумовлено певним геномним стресом у результаті об'єднання геномів різних видів. Більшу кількість клітин з аномаліями мейозу в простого гібрида УК 2С/15 × Чорноброва можна

пояснити більшою невідповідністю хромосом спельти і м'якої пшениці, оскільки при створенні сорту Чорноброва було використано інтрогресивну лінію Dong-10, яка містить подвоєну транслокацію від пирію (Agropyron) і має чорний колір зерна. Відомо, що порушення мейозу в міжвидових гібридів може бути спричинене цілою низкою генетичних факторів: відмінністю геномів, що призводить до порушення рівномірного розподілу хромосом у метафазі I; за загальної подібності геномів та однакової кількості хромосом у видів, що схрещуються, окремі алелі різні, наявні асинаптичні гени, що заважають нормальній кон'югації хромосом; бути наслідком молекулярних подій, спричинених геномним стресом [20]. Порушення мейозу також можуть зумовлювати і несприятливі чинники довкілля. У кінцевому результаті це призводить до зниження фертильності або повної стерильності пилку. Крім того, показано, що незважаючи на нормальний перебіг мейозу, пилки може дегенерувати в постмейотичний період, який настає після утворення тетрад [1].

Порівняно меншу кількість порушень мейозу в бекросних гібридів можна пояснити тим, що у геномі збільшується кількість хромосом насичувального виду, що підвищує стабільність мейотичних процесів. У простих і бекросних гібридів другого покоління кількість клітин із порушеннями мейозу значно знижується, а мейотичний індекс зростає, що свідчить про певну стабілізацію геномів.

1. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю. и др. От микроспоры к сорту. — М.: Наука, 2010. — 173 с.
2. Белько Н.Б., Гордей И.А., Щетько И.С., Гордей И.С. Создание тетраплоидных форм озимой ржи (*Secale cereale* L.) с использованием закиси азота и генетические эффекты дубликации генома // Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук. праць. — К.: Логос, 2011. — Т. 10. — С. 15–20.
3. Гордеева Е.И., Леонова И.Н., Калинина Н.П. и др. Сравнительный цитологический и молекулярный анализ интрогрессивных линий мягкой пшеницы, содержащих генетический материал *Triticum timopheevii* Zhuk. // Генетика. — 2009. — 45, № 12. — С. 1616–1626.
4. Дедкова О.С., Бадаева Е.Д., Митрофанова О.П. и др. Анализ внутривидовой дивергенции гексаплоидной пшеницы *Triticum spelta* L. с помощью дифференциального окрашивания хромосом // Там же. — 2004. — 40, № 10. — С. 1352–1369.
5. Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В. Пшеницы мира. — Л.: ВО Агропромиздат, 1987. — 560 с.
6. Иванова С.В., Колесникова В.П. Мейоз у межвидовых гибридов в роде *Triticum* // Изв. ТСХА. — 1982. — Вып. 2. — С. 71–78.
7. Кунах В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 6. Изменчивость и отбор в процессе адаптации к условиям выращивания in vitro // Биополимеры и клетка. — 2000. — 16, № 3. — С. 159–185.
8. Лапочкина И.Ф., Пухальский В.А. Изучение мейоза у межвидовых гибридов пшеницы *Triticum spelta* × *Triticum durum* // Цитология и генетика. — 1983. — 17, № 5. — С. 24–28.
9. Моцный И.И., Чеботарь С.В., Сударчук Л.В. и др. Идентификация замещения (1В)1R и транслокации 1ВL.1RS у интрогрессивных линий озимой пшеницы цитологическим и молекулярно-генетическим методами // Вавиловский журн. генетики и селекции. — 2012. — 16, № 1. — С. 212–222.
10. Орловская О.А., Корень Л.В., Хотылева Л.В. Цитологическая характеристика гибридов пшеницы, созданных при отдаленной гибридизации в трибе Triticeae // Изв. НАН Беларуси. — 2010. — № 4. — С. 50–55.
11. 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* // Экологическая генетика. — 2015. — 13, № 1. — С. 16–25.
12. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М.: Колос, 1988. — 280 с.

13. Сечняк А.Л., Голуб Ю.В. Регулярность мейоза у гибридов аллоплазматических пшениц с пшенично-чужеродным амфиплоидом // Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук. праць. — К.: Логос, 2007. — Т. 2. — С. 157—161.
14. 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. — 50, № 5. — С. 447—451.
15. Силкова О.Г., Перемышлова Е.Э., Шапова А.И., Шумный В.К. Генетическая регуляция деления центромерных районов унивалентных хромосом ржи и пшеницы в анафазе I мейоза ди-моносомиков // Генетика. — 2008. — 44, № 1. — С. 102—111.
16. Силкова О.Г., Шапова А.И., Шумный В.К. Мейотическая реституция у амфигаплоидов в трибе Triticeae // Генетика. — 2011. — 47, № 4. — С. 437—448.
17. Соснихина С.П., Михайлова Е.И., Тихолиз О.А., Цветкова Н.В. Проявление и наследование десинаптической формы ржи с нарушением гомологичности синапсиса // Генетика. — 2007. — 43, № 10. — С. 1424—1433.
18. Твердохліб О.В., Голік О.В., Нінієва А.К., Богуславський Р.Л. Спельта і полба в органічному землеробстві // Посібник українського хлібороба. — 2013. — № 1. — С. 154—155.
19. Шелепов В.В., Гаврилюк Н.Н., Вергунов В.А. Пшеница: биология, морфология, селекция, семеноводство. — Киев: Логос, 2013. — 498 с.
20. Шпильчин В.В., Михайлик С.Ю., Терновська Т.К. Активність транспозона як чинник втрати функції гена *Iw2(T)* у нащадків штучних амфідиплоїдів Triticinae // Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук. праць. — К.: Логос, 2016. — Т. 19. — С. 51—54.
21. Feldman M., Levy A.A. Genome evolution in allopolyploid wheat — a revolutionary reprogramming followed by gradual changes // J. Genet. Genomics. — 2009. — 36(9). — P. 511—518.
22. Golubovskaya I.N., Avalkina N.A., Sheridan W.F. Effect of several meiotic mutations of female meiosis in maize // Dev. Genet. — 1992. — 13. — P. 411—424.
23. Kashkush K., Khasdan V. Large-scale survey of cytosine methylation of retrotransposons and the impact of readout transcription from long terminal repeats on expression of adjacent rice genes // Genetics. — 2007. — 177, N 4. — P. 1975—1985.
24. Madlung A., Wendel J.F. Genetic and epigenetic aspects of polyploid evolution in plants // Cytogenet. Genome Res. — 2013. — 140. — P. 270—285.
25. Shamina N.V., Dorogova N.V., Sidorchuk I.V. et al. Abnormalities of meiotic division caused by T-DNA taget mutation in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) // Cell Biol. Int. — 2001. — 25, N 4. — P. 367—369.
26. Tompson H.T., Robertson W.P. Cytological irregularities in hybrids between species of wheat with the same chromosome numbers // Cytologia. — 1993. — N 1. — P. 252—262.
27. Yaakov B., Kashkush K. Methylation, transcription and rearrangements of transposable elements in synthetic allopolyploids // Int. J. Plant Genomics. — 2011. Article ID 569826, 7 pages.

Отримано 07.02.2017

ТЕЧЕНИЕ МЕЙОЗА У РАСТЕНИЙ ГИБРИДОВ F<sub>1</sub>—F<sub>2</sub> T. SPELTA L. × T. AESTIVUM L.

С.Н. Сичкарь, И.И. Лялько, О.В. Дубровная

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Исследовано течение мейоза у растений межвидовых гибридов F<sub>1</sub>—F<sub>2</sub> пшеницы *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L. Установлено, что у простых и беккросных гибридов F<sub>1</sub>—F<sub>2</sub> достоверно большее количество клеток с нарушением мейоза по сравнению с исходными родительскими компонентами. Больше всего клеток с нарушениями мейоза было у простых гибридов первого гибридного поколения. Во втором поколении простых и беккросных гибридов происходила определенная стабилизация гибридных геномов, что проявлялось существенным уменьшением количества клеток с нарушениями.

MEIOSIS COURSE IN HYBRIDS  $F_1$ — $F_2$  *T. SPELTA* L. × *T. AESTIVUM* L.

*S.M. Sichkar, I.I. Lyalko, O.V. Dubrovna*

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

It was studied the course of meiosis in interspecific wheat hybrids  $F_1$ — $F_2$  *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L. It was discovered that simple and backcross hybrids  $F_1$ — $F_2$  had significantly more cells with violation of meiosis compared to the initial parental components. It was founded the greatest number of cells with impaired meiosis in ordinary hybrids of the first hybrid generation. It was shown that in the second generation of simple and backcross hybrids some stabilization of hybrid genomes occurred, which revealed as significant reduction in the number of cells with disabilities.

*Key words:* *Triticum spelta* L., *T. aestivum* L., hybrids, meiosis, cytological analysis.