

УДК 561.143.6

## АНАЛІЗ ЦИТОЛОГІЧНОЇ СТАБІЛЬНОСТІ МІЖВИДОВИХ ГІБРИДІВ $F_1$ - $F_2$ *TRITICUM SPELTA* × *TRITICUM AESTIVUM*

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

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

**Мета.** Аналіз цитологічної стабільності міжвидових гібридів пшениці *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L. **Методи.** Методом тимчасових давлених препаратів проаналізовано рівень плідності, частоту структурних перебудов хромосом і аномалій мітозу в клітинах кореневої меристеми проростків. **Результати.** Виявлено, що гібридні форми  $F_1$  мають достовірно більшу кількість клітин з порушенням мітозу порівняно з вихідними батьківськими компонентами. Переважна більшість порушень у гібридів була представлена хромосомними абераціями. Показано, що у другому поколінні простих та беккросних гібридів відбувається певна стабілізація гібридних геномів, яка виявляється суттєвим зниженням числа аномальних мітозів. **Висновки.** За міжвидової гібридизації спельти та м'якої пшениці встановлено, що коли материнським компонентом слугувала спельта, а батьківським — м'яка пшениця загальна частота аномалій мітозу була меншою, ніж у реципрочних схрещуваннях, що може свідчити про ефект материнської цитоплазми.

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

Пшениця спельта (*Triticum spelta* L.) є одним із найдавніше відомих видів роду *Triticum*, що вирощується з 5-го тисячоліття до нашої ери. Спельта відноситься до так званої полбяної пшениці — групи видів з плівчастим зерном та ламким колосовим стрижнем [1]. Підвищена увага до спельти в багатьох країнах Європи і, зокрема, України обумовлена рядом причин, серед яких можна назвати придатність для низько витратного, органічного землеробства, а також деякі технологічні та харчові властивості [2, 3]. До них відносять: стійкість рослин до патогенів, кращу адаптивність до несприятливих факторів довкілля, підвищений вміст білка в зерні (до 21 %) [4]. Крім того, борошно із зерна спельти володіє унікальними смаковими якостями і високим вмістом деяких амінокислот та вітамінів [5]. Спельта має такі біологічні переваги як високий коефіцієнт куціння, невибагливість до умов вирощування, високу скловидність зерна, яке не осипається та не пошкоджується птахами і комахами, стійкість до перезволоження, рослини порівняно скоростиглі, холодо- та зимостійкі [6].

Однак широкому поширенню спельти перешкоджає її низька врожайність і ряд морфологічних характеристик, негативних у виробничому відношенні, а саме важкий обмолот зерна внаслідок щільного охоплення його міцними лусками — «плівчастість», ламкість колосового стрижня, низька продуктивність [4]. Головним методом покращення спельти вважається міжвидова гібридизація з м'якою пшеницею.

Для успішної роботи з міжвидовими гібридами потрібно розуміти процеси, що відбуваються у гібридних геномах внаслідок геномного шоку, якій супроводжує об'єднання геномів, які не належать одному виду [7]. Стабілізація таких процесів триває роками, і наслідки перебудов проявляються у вигляді несподіваного прояву певних ознак та відхилення їхнього усадкування від класичних генетичних законів. У науковій літературі причиною таких явищ називають парамутації, зміну профілів метилування, активність міРНК та рух мобільних генетичних елементів [8–10].

Спельта, як і м'яка пшениця відноситься до гексаплоїдних форм (AABBDD), 42-хромосомних видів. За структурою каріотипу і розподілу гетерохроматинових сегментів на хромосомах, спельта майже не відрізняється від м'якої пшениці, однак вона характеризується більш високим рівнем внутрішньовидового поліморфізму як за хромосомними перебудовами (транслокаціями та інверсіями), так і за малюнком, отриманим методом диференціального забарвлення [11]. Відповідно до розподілу гетерохроматинових районів, спельта займає проміжне положення між тетраплоїдними і гексаплоїдними видами пшениці. При загальній подібності гено-мів і тотожній кількості хромосом у м'якої пшениці і спельти існує різниця в окремих алелях. Внаслідок чого, за міжвидової гібридизації часто виникає цитологічна нестабільність, яка свідчить про незбалансованість геномів батьківських компонентів. У зв'язку з цим, метою нашої роботи був аналіз цитологічної стабільності міжвидових гібридів пшениці *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L.

#### Методика

Матеріалом дослідження були гібриди  $F_1$  та  $F_2$  (*T. spelta* × *T. aestivum*). Для гібридизації використовували сорти м'якої пшениці Наталка та Чорноброва. Для схрещування був використаний зразок спельти різновиду *T. spelta* var. *duhamelianum*, походженням з Угорщини, селекційний номер УК 2С/15 з колекції Інституту фізіології рослин і генетики. Рослини гібридів обох поколінь вирощували на полях дослідного господарства ІФРГ НАН України, с.м.т. Глеваха Васильківського р-ну Київської обл.

Вивчали прості та беккросні гібриди першого та другого поколінь таких гібридних комбінацій: (Чорноброва × УК 2С/15); (УК 2С/15 × Чорноброва); (УК 2С/15 × Наталка); (Наталка × УК 2С/15), (Наталка × УК 2С/15) × Наталка); (УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15)). В кожному варіанті

аналізували по 15–20 рослин батьківських форм та гібридів.

Цитологічний аналіз проводили в клітинах кореневої меристеми проростків. Насіння пророщували в термостаті на фільтрувальному папері за температури 24 °С протягом 72 годин. Первинні корінці фіксували в суміші етиловий спирт: льодяна оцтова кислота (3 : 1) протягом доби в холодильнику за температури 4 °С і переносили у 70° етанол. Після фіксатора зразки відмивали декілька разів у дистильованій воді і переносили для мацерації у 5N HCl кімнатної температури на 30 хвилин та відмивали у дистильованій воді. Потім забарвлювали 2% лактопропіоновим орсеїном протягом доби за кімнатної температури. Готували тимчасові давлені препарати за стандартною методикою [12] в 45% оцтової кислоті.

Цитологічний аналіз здійснювали, виключаючи передфіксаційний вплив на мітоз. Частоту та типи хромосомних аберацій визначали паралельно з підрахунком числа хромосом в клітинах. Кількість хромосом підраховували у 5–7 метафазних пластинках одного корінця. На стадіях анафази — ранньої телофази вивчали не менше 1500 клітин на варіант. Препарати аналізували за допомогою мікроскопа *Amplival* (Zeiss) зі збільшенням 15 × 40 та 15 × 100. Цитогенетичну стабільність гібридів визначали за рівнем плоідності та частотою структурних перебудов хромосом і аномалій мітозу. Достовірність отриманих даних визначали за критерієм Ст'юдента.

#### Результати та обговорення

У батьківських компонентів схрещувань та гібридів була підрахована кількість хромосом в клітинах кореневої меристеми. За результатами цитологічного аналізу всі проаналізовані рослини м'якої пшениці і спельти, а також їхні міжвидові гібриди мали нормальний гексаплоїдний каріотип ( $2n = 6x = 42$ ) (рис. 1а–в).

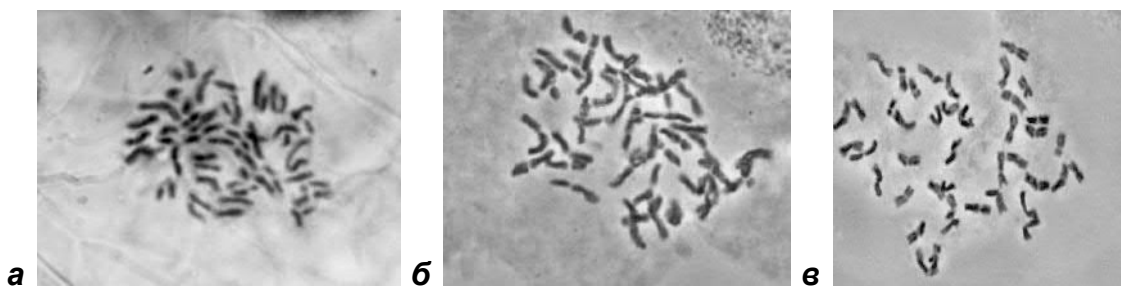


Рис. 1. Метафазні пластинки батьківських форм та гібрида: а — *T. aestivum* (сорт Наталка  $2n = 6x = 42$ ); б — *T. spelta* ( $2n = 6x = 42$ ); в — гібрид *T. spelta* × *T. aestivum* ( $2n = 6x = 42$ ).

Рослин іншого рівня плідності або анеуплоїдних форм виявлено не було. Це свідчить про цитологічну стабільність як батьківських компонентів, так і отриманих за їх участі гібридів за числом наборів хромосом у клітинах і відповідно рівнем плідності.

Аналіз клітин кореневої меристеми рослин батьківських компонентів схрещувань показав, що кількість порушень мітозу у сортів м'якої пшениці Наталка та Чорноброва не перевищувало 1 % і складало 0,98 та 0,73 % відповідно. У зразка спельти УК 2С/15 цей показник був дещо вищим і дорівнював 1,13 %.

Таблиця 1. Частота хромосомних аберацій у гібридів F1 спельти та м'якої пшениці

Генотип	Кількість клітин з аномаліями мітозу, %	Кількість клітин з хромосомними абераціями, %	З них		
			Фрагменти, %	Мости, %	Мости + фрагменти, %
Наталка	0,98 ± 0,25	0,79 ± 0,22	0,26 ± 0,13	0,40 ± 0,16	0,13 ± 0,09
Чорноброва	0,73 ± 0,21	0,60 ± 0,19	0,13 ± 0,09	0,27 ± 0,13	0,20 ± 0,11
УК 2С/15	1,13 ± 0,27	0,80 ± 0,23	0,27 ± 0,13	0,40 ± 0,16	0,13 ± 0,09
Чорноброва × УК 2С/15	4,85 ± 0,25*	2,66 ± 0,41*	0,93 ± 0,24*	1,13 ± 0,27	0,60 ± 0,19
УК 2С/15 × Чорноброва	3,65 ± 0,48*	2,52 ± 0,48*	0,86 ± 0,23*	1,00 ± 0,25	0,66 ± 0,20
Наталка × УК 2С/15	4,71 ± 0,54*	2,92 ± 0,43*	1,26 ± 0,28*	1,13 ± 0,27	0,53 ± 0,18
УК 2С/15 × Наталка	3,38 ± 0,46*	2,32 ± 0,38*	0,66 ± 0,20*	1,06 ± 0,26	0,60 ± 0,19
(УК2С/15 × (Наталка × УК 2С/15))	3,91 ± 0,50*	2,72 ± 0,42*	0,86 ± 0,23*	1,13 ± 0,27	0,73 ± 0,21
(Наталка × (УК 2С/15 × Наталка))	4,92 ± 0,55*	3,12 ± 0,44*	1,00 ± 0,25*	1,26 ± 0,28	0,86 ± 0,23

Примітка: \* — значення гібрида достовірно відрізняється від значення батьківських форм при  $p \leq 0,05$ .

Дослідження хромосомних перебудов у клітинах рослин м'якої пшениці та спельти виявило порушення, представлені фрагментами, мостами, а також мостами з фрагментами. Спектр хромосомних перебудов у досліджуваних форм практично не відрізнявся. У сортів Наталка та Чорноброва частота хромосомних аберацій складала відповідно 0,79 та 0,60 %, а у спельти УК 2С/15 цей показник дорівнював 0,80 %. Оскільки частота порушень мітозу в клітинах кореневої меристеми рослин м'якої пшениці та спельти не перевищує 1 %, або близька до цього показника, це свідчить про цитогенетичну стабільність батьківських компонентів.

Вивчення спектру цитогенетичних порушень дозволяє оцінити мутаційну мінливість, яка виникає внаслідок міжвидових схрещувань. При порівнянні рослин простих та беккросних гібридів F<sub>1</sub> з рослинами батьківських форм виявлено, що гібридні форми мають достовірно більшу кількість порушень мітозу (табл. 1). Переважна більшість порушень як у простих, так і беккросних гібридів була представлена хромосомними абераціями. Спектр хромосомних перебудов у досліджуваних форм практично не відрізнявся і складався з хроматидних та хромосомних мостів, фрагментів, а також множинних порушень — мостів з фрагментами (рис. 2а–з).

Переважаюча більшість аберацій виявляється у вигляді фрагментів та мостів з фрагментами. Показником «свіжого» розриву хро-

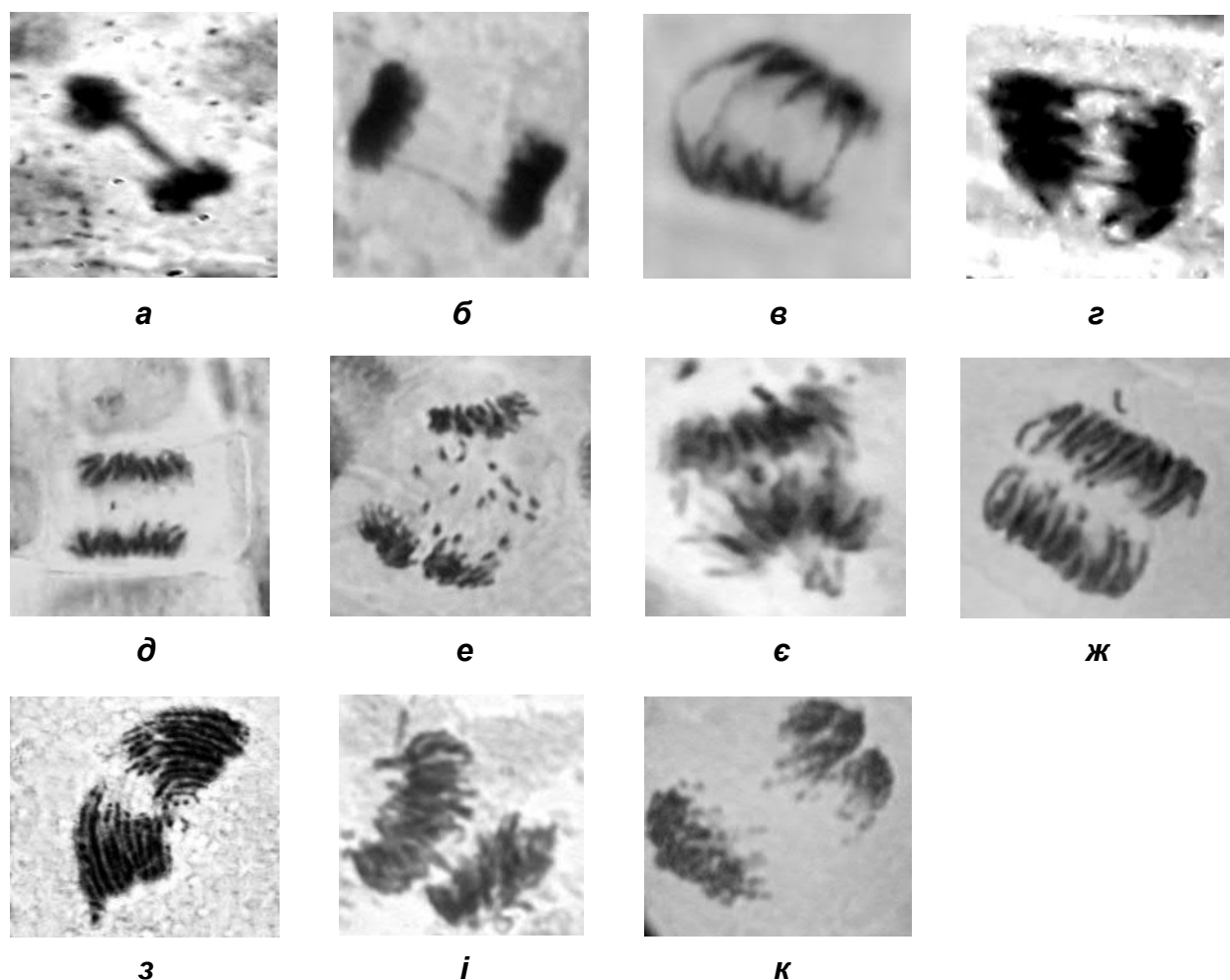
мосоми є присутність в анафазі фрагментів. У гібридів виявлені як одиничні, так і множинні фрагменти (рис. 3, і). Оскільки сумарна кількість аберацій анафаз з фрагментами становить понад 60 %, у спектрі хромосомних пошкоджень переважають «свіжі» розриви. Достовірне збільшення їх числа свідчить про певний генотоксичний вплив гібридизації на хромосомний апарат клітин міжвидових гібридів.

Значна частина аберацій (≈ 30 %) виявляється у вигляді одиничних, тобто хроматидних мостів. Це свідчить, що ураження хромосом відбувається переважно в результаті простих розривів на стадії двох ефективних ниток.

Проте можливе пошкодження і на стадії G<sub>1</sub> та в процесі реплікації хромосом, а також утворення більш складних перебудов при подвійних та множинних розривах. Мости без фрагментів це, як правило, результат збереження в клітинних поколіннях дицентричних хромосом, які утворилися в результаті циклу «розрив-злиття-міст» [13].

Сумарна кількість аномалій мітозу, пов'язана з порушеннями веретена поділу, у батьківських форм була незначною 0,13–0,33 % (табл. 2). В основному виявлені окремі клітини з відсталими хромосомами, викидом хромосом за межі веретена поділу (рис. 2є, ж) та багатополіусними мітозами (рис. 2є, к). У міжвидових гібридів першого покоління частота клітин з порушенням веретена поділу зростає у 5–10 разів.

**Аналіз цитологічної стабільності міжвидових гібридів *F*<sub>1</sub>-*F*<sub>2</sub> *Triticum spelta* × *Triticum aestivum***



**Рис. 2.** Аномалії мітозу в клітинах міжвидових гібридів *T. spelta* × *T. aestivum*: а — хромосомний міст; б — хроматидний міст; в, з — множинні мости; д — одиничний фрагмент; е — множинні порушення (множинні фрагменти + триполюсний міоз); е, ж — викид хромосом за межі веретена; з — вигнуте веретено; і — множинні порушення (викид хромосом + міст); к — триполюсний мітоз.

**Таблиця 2.** Частота клітин з порушенням веретена поділу у гібридів *F*<sub>1</sub> спельти та м'якої пшениці

Генотип	Кількість клітин з аномаліями мітозу, %	Кількість клітин з порушенням веретена поділу, %	З них		
			Відсталі хромосоми, %	Викид хромосом, %	Атипові перебудови, %
Наталка	0,98 ± 0,25	0,19 ± 0,11	0,13 ± 0,09	-	0,06 ± 0,06
Чорноброва	0,73 ± 0,21	0,13 ± 0,09	0,13 ± 0,09	-	-
УК 2С/15	1,13 ± 0,27	0,33 ± 0,14	0,20 ± 0,13	-	0,13 ± 0,09
Чорноброва × УК 2С/15	4,85 ± 0,55*	2,19 ± 0,37*	0,86 ± 0,23	0,73 ± 0,21	0,6 ± 0,19
УК 2С/15 × Чорноброва	3,65 ± 0,48*	1,13 ± 0,27*	0,53 ± 0,18	0,20 ± 0,13	0,40 ± 0,16
Наталка × УК 2С/15	4,71 ± 0,54*	1,79 ± 0,34*	0,86 ± 0,23	0,40 ± 0,16	0,53 ± 0,18
УК 2С/15 × Подолянка	3,38 ± 0,46*	1,06 ± 0,26*	0,40 ± 0,16	0,26 ± 0,13	0,40 ± 0,16
(УК2С/15 × Наталка × УК 2С/15)	3,91 ± 0,50*	1,19 ± 0,27*	0,6 ± 0,16	0,33 ± 0,14	0,26 ± 0,13
(Наталка × (УК 2С/15) × Наталка)	4,92 ± 0,55*	1,80 ± 0,34*	0,94 ± 0,24	0,47 ± 0,17	0,40 ± 0,16

*Примітка:* \* — значення гібрида достовірно відрізняється від значення батьківських форм при  $p \leq 0,05$ . \*\* до атипових перебудов віднесені: нерівномірне розходження хромосом до полюсів; багатопольсний мітози; вигнуте веретено.

Отримані результати свідчать, що гібридизація викликає також і турбагенні порушення в клітинах апікальної меристеми кореня міжвидових гібридів.

Слід відмітити, що серед турбагенних порушень мітозу більшість складала відсталі хромосоми (50 %). До дефектного розходження хромосом часто приводить втрата гетеро-хроматину. Відсталі хромосоми можуть бути результатом дезорганізації кінетохорів таким чином, що одна центромера може прикріплюватися до мікротрубочок від протилежних полюсів. Така орієнтація може зберігатися при переході в анафазу і розрив прикріплення до одного або іншого полюсу приводить до сегрегації, результатом чого можуть бути втрати хромосом [14].

Крім того у всіх гібридів відмічена незначна кількість клітин з атипovими перебудовами — багатопольсними мітозами, нерівномірним розходженням хромосом до полюсів, вигнутим веретеном (табл. 2, рис. 2з). У клітин, які мають покритлене веретено в телофазі може збільшуватися його вигин та блокуватися цитокінез. Це приводить до того, що фрагмент ділить тільки частину клітини, цитокінез залишається незавершеним, в результаті чого можуть формуватися нерозділені клітини [15, 16]. Атипичні мітози в гібридному організмі можуть починатися дуже рано і приводити до повної депресії розвитку. Проте, атипичність мітозів може бути частковою, що не виключає подальшого нормального розвитку гібридного організму. Оскільки за цитологічного аналізу у міжвидових гібридів нами не виявлено анеуплоїдних клітин або клітин з різним рівнем плоїдності, це свідчить про те, що такі клітини елімінують або в подальшому не вступають у поділ.

За міжвидової гібридизації спельти та м'якої пшениці виявлено, що коли материнським компонентом слугувала спельта, а батьківським — м'яка пшениця загальна частота аномалій мітозу була меншою, ніж у реципрокних схрещуваннях. Так, прямі гібриди (УК 2С/15 × Чорноброва) та (УК 2С/15 × Наталка) мають 3,65 та 3,38 % порушень мітозу, а реципрокні (Чорноброва × УК 2С/15) та (Наталка × УК 2С/15) — відповідно 4,85 та 4,71 %. Це може свідчити про те, що при реципрокних схрещуваннях у міжвидових гібридів

виявляється ефект материнської цитоплазми. Відомо, що реципрокні відмінності практично завжди обумовлені взаємодією плазматичних і хромосомних спадкових факторів [17]. Відмінності в цитоплазмі можуть впливати на певні ядерні гени і змінювати їх дію. Часто материнський ефект спадковості прийнято пояснювати ранньою предетермінацією яйцеклітин, генотипом матері, хоча не виключена при цьому можливість глибокої диференціації плазми клітини за рахунок її самовідтворюваних структур. Це ще раз свідчить про те, що кожному генотипу відповідає своя цитоплазма і що процес міжвидової гібридизації ґрунтується не тільки на відмінностях в хромосомному апараті клітини, але і на відмінностях в цитоплазмі.

Аналіз рослин гібридів другого гібридного покоління також показав підвищену кількість клітин з аномаліями мітозу порівняно з вихідними батьківськими формами (табл. 3, 4). Спектр аберацій хромосом був представлений хроматидними та хромосомними мостами, фрагментами, а також множинними порушеннями — мостами з фрагментами. Разом з тим, у рослин гібридів другого покоління виявлено значно менше «свіжих» розривів — тобто клітин з фрагментами, та переважання клітин з хроматидними мостами. Серед аномалій, пов'язаних з порушенням веретена поділу домінуючими були клітини з відсталими хромосомами, таке ж як і у гібридів першого покоління.

При порівнянні простих та беккросних гібридів F<sub>2</sub> з рослинами гібридів F<sub>1</sub> встановлено, що кількість клітин з аномаліями мітозу у рослин другого гібридного покоління була значно нижчою, що свідчить про певну стабілізацію гібридних геномів (табл. 3, 4). Спектр аномалій мітозу обох поколінь практично не відрізнявся.

Аналіз рослин простих і беккросних гібридів другого гібридного покоління показав, що частота порушень мітозу також була нижчою у генотипів, материнським компонентом яких була спельта. Так, у простих гібридів (УК 2С/15 × Наталка) в F<sub>1</sub> та F<sub>2</sub> кількість клітин з аномаліями мітозу була 3,38 % та 1,59 % відповідно, а у гібрида з цитоплазмою сорту Наталка (Наталка × УК 2С/15) — 4,71 % в F<sub>1</sub> та 2,46 % в F<sub>2</sub> (табл. 3, 4).

**Таблиця 3.** Частота хромосомних аберацій у гібридів F<sub>2</sub> спельти та м'якої пшениці

Генотип	Кількість клітин з аномаліями мітозу, %	Кількість клітин з абераціями, %	З них		
			Фрагменти, %	Мости, %	Мости + фрагмент, %
Наталка	0,98 ± 0,25	0,19 ± 0,11	0,13 ± 0,09	-	0,06 ± 0,06
Чорноброва	0,73 ± 0,21	0,13 ± 0,09	0,13 ± 0,09	-	-
УК 2С/15	1,13 ± 0,27	0,33 ± 0,14	0,20 ± 0,13	-	0,13 ± 0,09

**Аналіз цитологічної стабільності міжвидових гібридів  $F_1$ - $F_2$  *Triticum spelta* × *Triticum aestivum***

Генотип	Кількість клітин з аномаліями мітозу, %	Кількість клітин з абераціями, %	З них		
			Фрагменти, %	Мости, %	Мости + фрагмент, %
Чорноброва × УК 2С/15	2,33 ± 0,38*	1,33 ± 0,29*	0,26 ± 0,13	0,87 ± 0,24	0,20 ± 0,11
УК 2С/15 × Чорноброва	1,72 ± 0,33	1,39 ± 0,30*	0,33 ± 0,15	1,06 ± 0,26	-
Наталка × УК 2С/15	2,46 ± 0,39*	1,6 ± 0,32*	0,33 ± 0,15	1,27 ± 0,28	-
УК 2С/15 × Наталка	1,59 ± 0,32	0,93 ± 0,24	-	0,80 ± 0,23	0,13 ± 0,09
(УК2С/15 × (Наталка × УК 2С/15))	1,73 ± 0,34	1,40 ± 0,30	0,47 ± 0,18	0,60 ± 0,19	0,33 ± 0,14
(Наталка × (УК 2С/15) × Наталка)	2,73 ± 0,39*	1,80 ± 0,34*	0,87 ± 0,23	0,87 ± 0,23	0,06 ± 0,06

Примітка: \* — значення гібрида достовірно відрізняється від значення батьківських форм при  $p \leq 0,05$ .

Це ще раз може свідчити про те, що при реципрокних схрещуваннях у міжвидових гібридів виявляється ефект материнської цитоплазми.

Таким чином нами проведений аналіз цитологічної стабільності міжвидових гібридів пшениці *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L. Виявлено, що гібридні форми мають достовірно більшу кількість клітин з порушенням мітозу порівняно з вихідними батьківськими компонен-

тами. Аномалії мітотичних поділів можуть бути пов'язані з порушенням розходження хромосом, які відносяться до різних геномів. Не виключена можливість, що хромосоми одного виду в цитоплазмі іншого виду втрачають здатність до нормальної редуплікації через порушення біохімічної відповідності, наслідком чого може бути і певна депресія мітозу.

**Таблиця 4.** Частота клітин з порушенням веретена поділу у гібридів  $F_2$  спельти та м'якої пшениці

Генотип	Кількість клітин з аномаліями мітозу, %	Кількість клітин з порушенням веретена поділу, %	З них		
			Відсталі хромосоми, %	Викид хромосом, %	Атипичні перебудови, %
Наталка	0,98 ± 0,25	0,19 ± 0,11	0,13 ± 0,09	-	0,06 ± 0,06
Чорноброва	0,73 ± 0,21	0,13 ± 0,09	0,13 ± 0,09	-	-
УК 2С/15	1,13 ± 0,27	0,33 ± 0,14	0,20 ± 0,13	-	0,13 ± 0,09
Чорноброва × УК 2С/15	2,33 ± 0,38*	1,0 ± 0,25*	0,60 ± 0,19	0,20 ± 0,11	0,20 ± 0,11
УК 2С/15 × Чорноброва	1,72 ± 0,33	0,33 ± 0,14	0,20 ± 0,11	-	0,13 ± 0,09
Наталка × УК 2С/15	2,46 ± 0,39*	0,86 ± 0,23	0,53 ± 0,18	0,06 ± 0,06	0,27 ± 0,13
УК 2С/15 × Наталка	1,59 ± 0,32	0,66 ± 0,21	0,40 ± 0,11	0,13 ± 0,09	0,13 ± 0,09
(УК2С/15 × (Наталка × УК 2С/15))	1,73 ± 0,34	0,33 ± 0,14	0,33 ± 0,14	-	-
(Наталка × УК 2С/15) × Наталка)	2,73 ± 0,39*	0,93 ± 0,24*	0,74 ± 0,22	0,13 ± 0,09	0,06 ± 0,06

Примітка: \* — значення гібрида достовірно відрізняється від значення батьківських форм при  $p \leq 0,05$ . \*\* до атипичних перебудов віднесені: нерівномірне розходження хромосом до полюсів; багатополюсні мітози; вигнуте веретено.

Переважає більшість порушень як у простих, так і бекросних гібридів була представлена хромосомними абераціями. У гібридів першого покоління встановлено достовірно збільшення кількості клітин із фрагментами, тобто «свіжими» розривами, що свідчить про певний генотоксичний вплив гібридизації на хромосомний апарат клітин міжвидових гібридів. Гібридизація викликає також і турбагенні порушення в клітинах апікальної

зростання частоти клітин з порушенням веретена поділу у 5–10 разів у порівнянні з батьківськими формами. Показано, що у другому гібридному поколінні простих та бекросних гібридів відбувається певна стабілізація гібридних геномів, яка виявляється суттєвим зниженням числа аномальних мітозів.

За міжвидової гібридизації спельти та м'якої пшениці виявлено, що коли материнсь-

ким компонентом слугувала спельта, а батьківським — м'яка пшениця загальна частота аномалій мітозу була меншою, ніж у реципрокних схрещуваннях, що може свідчити про те, що при реципрокних схрещуваннях у міжвидових гібридів виявляється ефект материнської цитоплазми. Розвиток рослинного організму контролюється ядерним, пластидним та мітохондріальним геномами, які координують взаємодію між собою. Порушення цієї координації викликає різні аномалії, як на рівні відповідних органел, так і рослини в цілому [17]. Це ще раз свідчить про те, що кожному генотипу відповідає своя цитоплазма і що процес дивергенції видів ґрунтується не тільки на відмінностях в хромосомному апараті клітини, але і на відмінностях в цитоплазмі.

#### Перелік літератури

- Jorgensen J. R., Olsen C. C. Yield and quality assessment of spelt (*Triticum spelta* L.) compared with winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in Denmark // In: «Spelt and Quina» — Working Group Meeting, 24–25 October 1997, Wageningen, the Netherlands. — 1997. — P. 33–38.
- Eltun R., Aasven M. The possibilities for spelt cultivation in Norway // In: «Spelt and Quina» — Working Group Meeting, 24–25 October 1997, Wageningen, the Netherlands. — 1997. — P. 7–13.
- Dahlstedt L. Spelt Wheat (*Triticum aestivum* ssp. *Spelta* (L.)): An alternative crop for ecological farming systems // In: «Spelt and Quina» — Working Group Meeting, 24–25 October 1997, Wageningen, the Netherlands. — 1997. — P. 3–6.
- Шелепов В. В., Гаврилюк Н. Н., Вергунов В. А. Пшеница: биология, морфология, селекция, семеноводство. — Киев: Логос, 2013. — 498 с.
- Твердохліб О. В., Голік О. В., Нінієва А. К., Богуславський Р. Л. Спельта і полба в органічному землеробстві // Посібник українського хлібороба. — 2013. — С. 154–155.
- Дорофеев В. Ф., Удачин Р. А., Семенова Л. В. и др. Пшеницы мира. — Л.: ВО Агропромиздат. Ленингр. отделение, 1987. — 560 с.
- Feldman M., Levy A. A. Genome evolution in allopolyploid wheat—a revolutionary reprogramming followed by gradual changes // J. Genet. Genomics. — 2009. — P. 511–518.
- 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. — v. 177, N 4. — P. 1975–1985.
- Madlung A., Wendel J. F. Genetic and epigenetic aspects of polyploid evolution in plants // Cytogenet Genome Res. — 2013. — v. 140. — P. 270–285.
- Yaakov B., Kashkush K. Methylation, transcription and rearrangements of transposable elements in synthetic allopolyploids // Intern. J. of Plant Genomics. — 2011. Article ID 569826, 7 pages.
- Дедкова О. С., Бадаева Е. Д., Митрофанова О. П., Зеленин А. В., Пухальский В. А. Анализ внутривидовой дивергенции гексаплоидной пшеницы *Triticum spelta* L. с помощью метода дифференциального окрашивания хромосом // Генетика. — М., 2004. — Т. 40, № 10. — С. 1352–1369.
- Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. — М.: Колос, 1988. — 280 с.
- Кунах В. А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 6. Изменчивость и отбор в процессе адаптации к условиям выращивания *in vitro* // Биополимеры и клетка. — 2000. — Т. 16, № 3. — С. 159–185.
- Gardner R., Sutherland F., Grant R. Chromosome Abnormalities and Genetic Counseling — 2004. NY: Oxford Press. 340 p.
- Шамина Н. В. Диагностикум аномалий растительного мейоза по его продуктам // Цитология. — 2006. — Т. 48, № 6. — С. 486–494.
- Силкова О. Г., Шапова А. И., Шумный В. К. Мейотическая реституция у амфигаплоидов в трибе *Triticeae* // Генетика. — 2011. — Т. 47, № 4. — С. 437–448.
- Ратушняк Я. И., Кочевенко А. С. Эффекты аллоплазматических взаимодействий у реципрокных гибридов высших растений // Биотехнология. — Т. 5, № 1. — 2012. — С. 18–32.
- Levin D. A. NucleoCytoplasmic incompatibility fosters speciation // Plant Adaptation: Molecular Genetics and Ecology. — Ottawa: NRC Research Press, 2004. — P. 30–37.
- Палилова А. Н., Орлов П. А., Волуевич Е. А. Фундаментальные и прикладные проблемы взаимодействия ядерной и цитоплазматических генетических систем у растений // Вестн. ВОГиС. — 2005. — Т. 9, № 4. — С. 499–504.

Представлена Кунахом В. А.  
Надійшла 24.10.2016

#### ANALYSIS OF CYTOLOGICAL STABILITY INTERSPECIFIC HYBRIDS F<sub>1</sub>-F<sub>2</sub> TRITICUM SPELTA × TRITICUM AESTIVUM

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

Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine  
03022, Kyiv, str. Vasylykivska, 31/17  
e-mail: dubrovny@ukr.net

**Aim.** Cytological analysis of the stability of interspecific hybrids of wheat *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L. **Methods.** By the method of temporal squashed preparations has been analyzed ploidy level, the frequency of structural chromosome aberrations and abnormalities mitosis in root meristem cells of seedlings. **Results.** It was revealed that the F<sub>1</sub> hybrids have significantly greater number of cells with impaired mitosis compared to the initial parental components. The vast majority of violations of the hybrids was represented by chromosomal aberrations. It is shown that the second-generation simple and backcrossing hybrids are characterized by a certain stabilization of hybrid genomes, which manifests significant reduction in the number of abnormal mitosis. **Conclusions.** In interspecific hybridization spelled and soft wheat were found that when the maternal component served as spelled and his father — soft wheat total the overall frequency of mitotic abnormalities was less than in the reciprocal crosses, which may be indicative of maternal cytoplasm effect.

**Keywords:** *Triticum spelta* L., *T. aestivum* L., hybrids, cytological analysis.