

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 575.222.73+576.316.353.7

Поступила в редакцию 19.10.2017

Received 19.10.2017

Н. И. Дубовец¹, Е. Б. Бондаревич¹, Л. А. Соловей¹, Е. А. Сычева¹, О. Г. Силкова²

¹Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

²Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН,
Новосибирск, Российская Федерация

ОСОБЕННОСТИ СТАБИЛИЗАЦИИ КАРИОТИПА В ПОТОМСТВЕ ОТ СКРЕЩИВАНИЯ ПШЕНИЧНО-РЖАНОЙ ЗАМЕЩЕННОЙ ЛИНИИ 1R(1A) С ДИПЛОИДНОЙ РОЖЬЮ

Аннотация. Представлены результаты сравнительного анализа процесса стабилизации кариотипов у амфигаплоидов от скрещивания диплоидной ржи с мягкой пшеницей (C29 × R) и пшенично-ржаной замещенной линией 1R(1A) (1R(1A) × R). Показано, что в потомстве от скрещивания C29 × R происходит быстрая стабилизация кариотипа на октоплоидном уровне, и уже в F₃ гибриды имеют геномную структуру AABBDDRR с небольшим уровнем анеуплоидии преимущественно по хромосомам ржи, что свойственно всем октоплоидным тритикале. В гибридном материале от скрещивания 1R(1A) × R наблюдается тенденция к элиминации из кариотипа хромосом R-генома: в F₃ не обнаружено хромосом 3R, 5R, 6R и 7R, в F₅ остались только пары 1R и 4R. При этом пара 1R заменила пару 1A, пара 4R у одних растений присутствует как дополнительная к полному комплексу хромосом пшеницы (AABBDD) в этой гомеологической группе, у других – отсутствует, а в потомстве отдельных растений F₄ отмечено формирование межгеномных замещений 4R(4A) и 4R(4B). В целом, преобладающей тенденцией стабилизации кариотипа в материале от скрещивания 1R(1A) × R является возврат к исходной пшенично-ржаной замещенной линии. Полученные данные свидетельствуют о существенном влиянии 1R(1A)-замещения на процесс стабилизации амфигаплоидов ABDR и о возможности получения в потомстве таких скрещиваний новых типов пшенично-ржаных гибридов.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L., отдаленная гибридизация, стабилизация кариотипа, пшенично-ржаные замещения хромосом и транслокации, C-бэндинг

Для цитирования: Особенности стабилизации кариотипа в потомстве от скрещивания пшенично-ржаной замещенной линии 1R(1A) с диплоидной рожью / Н. И. Дубовец [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 53–63.

N. I. Dubovets¹, Y. B. Bondarevich¹, L. A. Solovey¹, Y. A. Sycheva¹, O. G. Silkova²

¹Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

²Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, Russian Federation

PECULIARITIES OF KARYOTYPE STABILIZATION IN THE PROGENY FROM CROSSING OF THE WHEAT-RYE SUBSTITUTED LINE 1R(1A) WITH DIPLOID RYE

Abstract. The results of the comparative analysis of the process of karyotype stabilization in amphihaploids from crossing diploid rye with common wheat (C29 × R) and with wheat-rye substituted line 1R(1A) (1R(1A) × R) are presented. It was shown, that in the progeny from crossing C29 × R the karyotype is rapidly stabilized at the octoploid level, and hybrids have the genomic structure of AABBDDRR already in F₃. In hybrid material from 1R(1A) × R crossing there is a tendency of R-chromosome elimination from the karyotype: 3R, 5R, 6R and 7R chromosomes were not detected in F₃, only 1R and 4R pairs remained in F₅. In this case, the 1R pair replaced the 1A pair, 4R pair exist as an additional one to the complete wheat chromosome set (AABBDD) in this homeological group in some part of plants and as 4R(4A)- or 4R(4B)- substitution in another part of plants. In general, the predominant tendency of karyotype stabilization in the material from crossing 1R(1A) × R is to return to the original wheat-rye substituted line. The obtained data testify to the significant influence of 1R(1A)-substitution on the process of amphihaploid ABDR stabilization and on the possibility of obtaining new types of wheat-rye hybrids in such crosses.

Keywords: *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L., remote hybridization, karyotype stabilization, wheat-rye chromosome substitutions and translocations, C-banding

For citation: Dubovets N. I., Bondarevich Y. B., Solovey L. A., Sycheva Y. A., Silkova O. G. Peculiarities of karyotype stabilization in the progeny from crossing of the wheat-rye substituted line 1R(1A) with diploid rye. *Vesti Natsyonal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 53–63 (in Russian).

Введение. Интрогрессия чужеродного хроматина в геном мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. является наиболее эффективным способом обогащения генофонда этой культуры, причем для повышения адаптивных свойств в качестве донора ценных признаков чаще всего используется рожь *Secale cereale* L. В этом плане наибольший практический интерес для селекционного улучшения пшеницы представляет короткое плечо хромосомы 1R, несущее гены устойчивости к листовской (*Lr26*), линейной (*Sr31*) и желтой (*Yr9*) ржавчине, а также к мучнистой росе (*Pm8*) [1–3]. Впервые эти гены были интродуцированы в пшеницу в 1950-х годах благодаря использованию в скрещиваниях высокоустойчивых к вышеперечисленным болезням сортов пшеницы Аврора и Кавказ, которые, как выяснилось позже, являются носителями транслоцированной хромосомы 1RS.1BL [4]. Согласно данным ряда авторов, помимо устойчивости к болезням хромосома 1RS.1BL способствует увеличению урожайности и расширяет возможности адаптации к различным условиям внешней среды [5, 6]. Как следствие этого, данная транслокация нашла широкое применение в селекционных программах, и в 1990-е годы ее содержали уже более 300 сортов пшеницы [7]. Однако вскоре было отмечено, что гены *Yr9* и *Pm8* перестали обеспечивать защиту от соответствующих патогенов вследствие распространения вирулентных патотипов [8], что вызвало необходимость поиска новых источников устойчивости к болезням.

Несмотря на то что некоторые гены устойчивости *S. cereale* L. к биотическим стрессам утратили свою эффективность, рожь по-прежнему рассматривается в качестве ценного источника полезных генов для расширения генетической изменчивости пшеницы. Так, в работе An с соавт. [9] показано, что хромосомы ржи 4R и 6R несут гены устойчивости к мучнистой росе. Эти же хромосомы связаны с толерантностью к повышенным концентрациям алюминия [10], а хромосома 4R к тому же содержит ген устойчивости к злаковой тле [11]. В хромосоме 2R обнаружены два гена устойчивости к листовской ржавчине – *Lr25* и *Lr45* и один ген устойчивости к стеблевой ржавчине – *Sr59*, обеспечивающий резистентность ко многим расам возбудителя, включая Ug99 [12].

Представленный далеко не полный перечень перспективных для интрогрессии в геном пшеницы генов ржи со всей очевидностью свидетельствует об актуальности создания пшенично-ржаных гибридов с новыми типами межгеномных рекомбинаций, а также о необходимости исследования особенностей реорганизации их геномов на первых этапах интрогрессии чужеродного хроматина с целью повышения эффективности работ в этом направлении, чему и посвящена данная статья.

Материалы и методы исследования. Материалом для исследования послужили гибриды от скрещивания мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 (далее – С29) и полученной на ее основе пшенично-ржаной линии 1R(1A) с диплоидной рожью сорта Онохойская (далее – R). Донором хромосомы 1R, заместившей в кариотипе пшеницы гомеологичную ей хромосому 1A, является сорт ржи Вятка. Как исходная пшенично-ржаная линия, так и гибридный материал были созданы сотрудниками сектора цитогенетики злаков Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН (ИЦиГ СО РАН) и предоставлены нам для анализа в рамках выполняемого совместного проекта НАН Беларуси (БРФФИ) – СО РАН.

Исследование геномной структуры материала проводили с помощью метода С-бэндинга [13]. Цитологические препараты анализировали на микроскопе «Ампливал» (Карл Цейс, Йена) с объективом «Апохромат» при 100-кратном увеличении, апертура 1,32 МИ. Идентификацию индивидуальных хромосом А-, В-, D- и R-геномов осуществляли согласно обобщенной видовой идиограмме дифференциально окрашенных хромосом [14]. Для получения изображения в цифровом формате использовали систему анализа изображений. Обработку полученного изображения метафазной пластинки проводили с помощью графического редактора Photoshop (версия 5.0).

Результаты и их обсуждение. Характерной особенностью использованных в данной работе генотипов пшеницы и ржи является способность детерминировать в мейозе полученных на их основе амфигаплоидов АВDR деление, подобное митозу, что способствует образованию нередуцированных гамет и, как следствие, обеспечивает частичную фертильность гибридного материала [15]. При этом механизмы образования нередуцированных гамет могут быть разными, что было установлено в ходе изучения поведения хромосом в мейозе амфигаплоидов, в геномах которых различные хромосомы пшеницы были замещены соответствующими гомеологами ржи [16].

Использование данного оригинального материала позволило доказать влияние различных типов межгеномных замещений на характер поведения хромосом в мейозе. Так, было показано, что хромосомное замещение 2R(2D) определяет преимущественное прохождение редукционного типа деления хромосом в мейоците, а замещения 1Rv(1A), 5R(5D) и 6R(6A) обуславливают четыре типа поведения хромосом: редукционное деление, редукционное + эквационное деление, эквационное деление и формирование монополярного веретена в первом делении. Исходя из этого, логично предположить, что и процесс стабилизации кариотипов у таких гибридных форм будет иметь различный характер и направление: в сторону исходной мягкой пшеницы, либо в сторону интрогрессивных форм пшеницы с наличием хроматина ржи, либо в сторону октоплоидных тритикале. Возможно также, что наличие у амфигаплоида пары гомологов ржи может вызвать повышенную нестабильность в пшеничном компоненте кариотипа и создать предпосылки для формирования новых типов пшенично-ржаных рекомбинаций. В связи с этим особую актуальность приобретает изучение процесса формирования хромосомного состава данных гибридных форм на ранних этапах стабилизации их кариотипов. В данной статье представлены результаты сравнительного исследования гибридного потомства в пределах комбинаций скрещивания C29 × R и 1R(1A) × R.

Первый анализ хромосомного состава растений проведен нами в F₃ гибридов. В пределах комбинации скрещивания C29 × R анализировали потомство наиболее фертильного растения F₂, обозначенного как № 10-1, в пределах комбинации скрещивания 1R(1A) × R – потомство гибрида № 7-4. Результаты анализа представлены в табл. 1.

Как видно из данных табл. 1, в гибридном материале комбинации скрещивания C29 × R четко прослеживается тенденция к сохранению полных наборов хромосом мягкой пшеницы и ржи и формированию вследствие этого октоплоидных тритикале ($2n = 8x = 56$, геном AABBDDRR) с незначительным уровнем анеуплоидии, свойственной пшенично-ржаным гибридам этого уровня плоидности. Случаи нестабильности кариотипа отмечаются в следующих гомеологических группах: 3-й (у двух растений отсутствует пара хромосом 3R), 5-й (одно растение является трисомным по хромосоме 5R) и 7-й (трисомия по 7D у одного растения). Случай трисомии по хромосоме R-генома отмечен также в 6-й гомеологической группе.

В то же время в гибридном материале от скрещивания 1R(1A) × R отмечается тенденция к элиминации из кариотипа хромосом R-генома: пары хромосом ржи выявляются лишь в 1, 2 и 4-й гомеологических группах, причем если в 1-й группе они, как правило, замещают пару хромосом A-генома (как и у исходной замещенной линии пшеницы), то во 2-й и 4-й группах эти пары являются дополнительными к полному комплексу хромосом мягкой пшеницы, что предполагает цитологическую нестабильность гибрида и может привести к их элиминации в последующих поколениях гибридных растений.

Особого внимания заслуживает тот факт, что во 2-й гомеологической группе пару образуют не исходные хромосомы 2R, а телоцентрики по длинному плечу этой хромосомы (рис. 1). Присутствие их в кариотипах всех проанализированных растений свидетельствует о том, что они образовались уже в F₁ гибридов в результате *misdivision* центромер унивалентных хромосом во время мейотического деления клетки.

В исследованном материале отмечаются также случаи образования телоцентрических хромосом В- и D-геномов пшеницы: 1BL (рис. 1, a), 4DS (рис. 1, b), 1BS (рис. 1, c) 7BL (рис. 1, d), 7DS и 7DL. У одного растения выявлена хромосомная абберрация по типу делеции – у хромосомы 5R отсутствует дистальная часть длинного плеча.

Исходя из полученных данных, в последующих поколениях гибридных форм можно ожидать образования пшенично-ржаных транслокаций по типу центрических слияний (робертсоновские транслокации). В пользу этого говорит тот факт, что одна такая транслокация (4BL.7RL) обнаружена уже в F₃ гибридов (рис. 2).

Следующий анализ хромосомного состава выполнен на материале гибридов F₅. Произошедшее в ходе смены поколений повышение фертильности гибридных форм позволило существенно расширить выборку исследованных растений – было кариотипировано потомство 4 гибридов, полученных от скрещивания C29 × R и являющихся потомками гибрида F₂ № 10-1, и потомство 25 гибридов из комбинации 1R(1A) × R, из которых 5 являлись потомками гибрида F₂ № 7-3,

Таблица 1. Хромосомный состав гибридов F₃ от скрещивания с рожью мягкой пшеницы и линии с 1R(1A)-замещением хромосом
 Table 1. The chromosomal composition of F₃ hybrids from crossing with rye of soft wheat and a line with 1R(1A)-change of chromosomes

Номер растения F ₂	К-во хромосом	Гомеологичная группа										К-во растений
		C29 × R										
№ 10-1	54	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDDRRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	1
	55	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	1
	56	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	1
	54	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	1
	56	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	AABDDRR	1
	1R(1A) × R											
№ 7-4	46	BDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	19
	46	ABDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	2	
	45	ABDDRR	AABDDRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	47	BDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	47	ABDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	5	
	47	BSDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	45	BDDRR	AABDDRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	5	
	45	BDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	2	
	48	BDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	44	BDDR	AABDDRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	48	BDDDR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDDSDL	1	
	47	AABDDRR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
	46	AABDDR	AABDDRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1	
46	AABDDR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABLDD	1		
46	BBLDDR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1		
47	AABDDR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1		
46	ABDDR	AABDDRLRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	AABDD	1		
45	AABDDRR	AABDDRL	AABDD	AABDDRR	AABDDRR	AABDD	AABDD	AABDD	ABDD	AABDD	1	

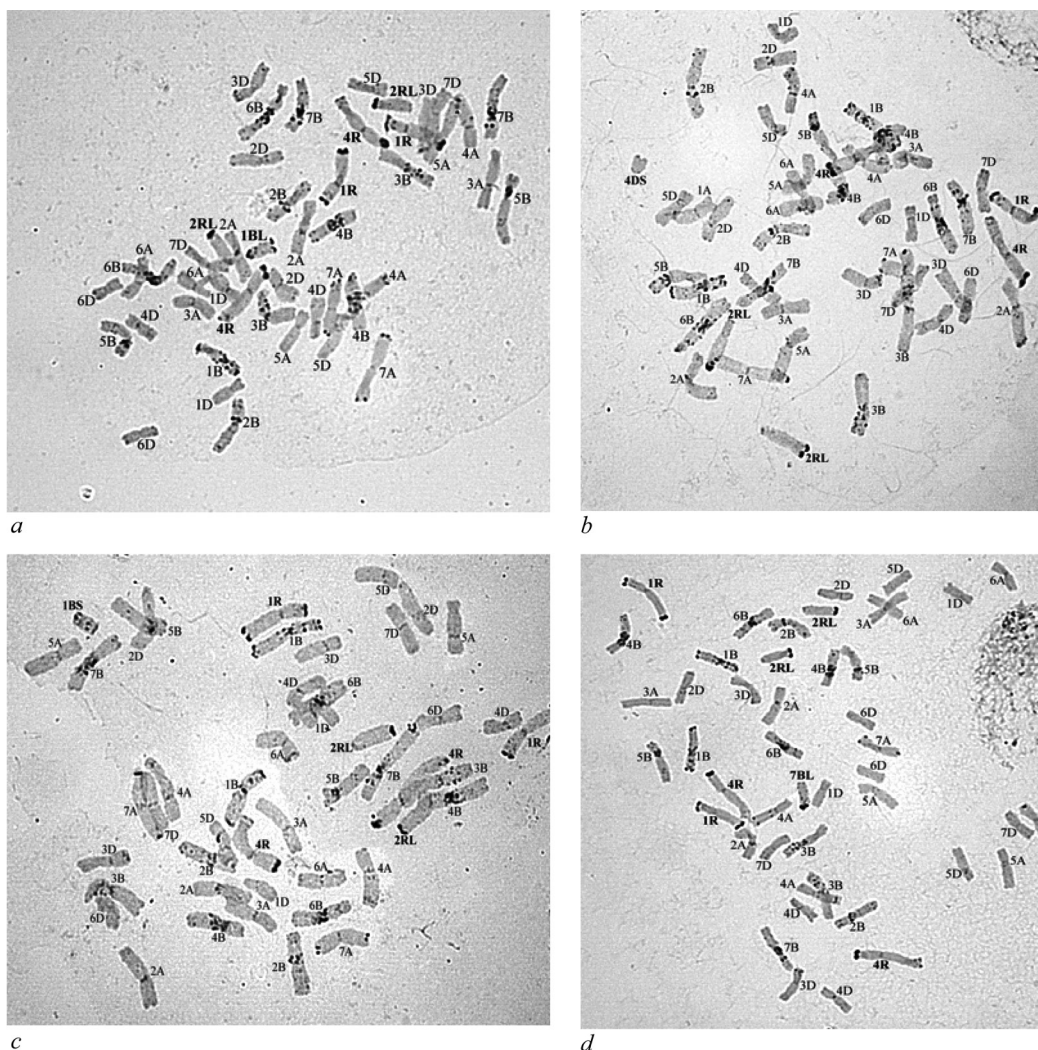


Рис. 1. Кариотипы растений F_3 от скрещивания $1R(1A) \times R$ с телоцентрическими хромосомами 2RL (a, b, c, d), 1BL (a), 4DS (b), 1BS (c) и 7BL (d). Обозначения телоцентрических хромосом и хромосом ржи выделены жирным шрифтом
 Fig. 1. Karyotypes of plants F_3 from crossing $1R(1A) \times R$ with telocentric chromosomes 2RL (a, b, c, d), 1BL (a), 4DS (b), 1BS (c) and 7BL (d)

5 – потомками гибрида F_2 № 7-4 и 15 – потомками гибрида F_2 № 7-5. Результаты анализа представлены в табл. 2.

Следует отметить, что данные хромосомного анализа гибридов F_3 позволяют не только мониторить процесс интрогрессии хроматина ржи в геном мягкой пшеницы, но на примере потомств растений № 10-1 и № 7-4 проследить динамику стабилизации кариотипа в ранних поколениях гибридных форм пшеницы.

В F_3 гибридов $C29 \times R$ отмечено сохранение октоплоидного уровня ploidy растений с незначительным уровнем анеуплоидии ($\pm 1-2$ хромосомы). Гомеологичные группы 1–4 и 7, за редким исключением, содержат свойственный октоплоидным тритикале набор хромосом AABBDDRR. Незначительная нестабильность состава обнаружена в 5-й группе: если в потомстве растения F_2 № 10-1 выявлен случай трисомного состояния хромосомы 5R, то в F_3 идентифицированы кариотипы с наличием телоцентриков 5RS и 5RL (рис. 3), образовавшихся, как можно предположить, в результате *misdivision* центромеры добавочной унивалентной хромосомы 5R.

Сопоставление результатов хромосомного анализа гибридов F_3 и F_5 в потомстве растения № 7-4 от скрещивания $1R(1A) \times R$ подтверждает выявленную ранее тенденцию к элиминации из кариотипов гибридных форм пшеницы хромосом R-генома. В этом плане особо следует отметить полную элиминацию телоцентрических хромосом 2RL, которые у гибридов F_3 выявлены в дисомном

		IR _v (1A) × R № 7-5									
51-9	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	44	BBDDRRRS	AABBDD	AABBDD	ABDDRRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	43	BBDDRRRL	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
52-7	46	BBDDRRRLRL	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	45	BBDDRRRL	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
54-6	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
54-9	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	45	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
54-11	44	BBDDRRS.RL-del	AABBDD	AABBDD	AABBDDRLRL	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	42	BBDDR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRL	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRL	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
55-3	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
55-10	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	3
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
55-15	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
56-5	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDRRL	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRRS	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
56-8	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
57-5	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	4
57-8	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AA DRRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AA DRRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
58-3	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	3
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
58-5	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AA DRRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	3
	42	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	2
	44	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
58-9	45	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	1
	43	BBDDRR	AABBDD	AABBDD	AABLBLDRR	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABBDD	AABB D	1

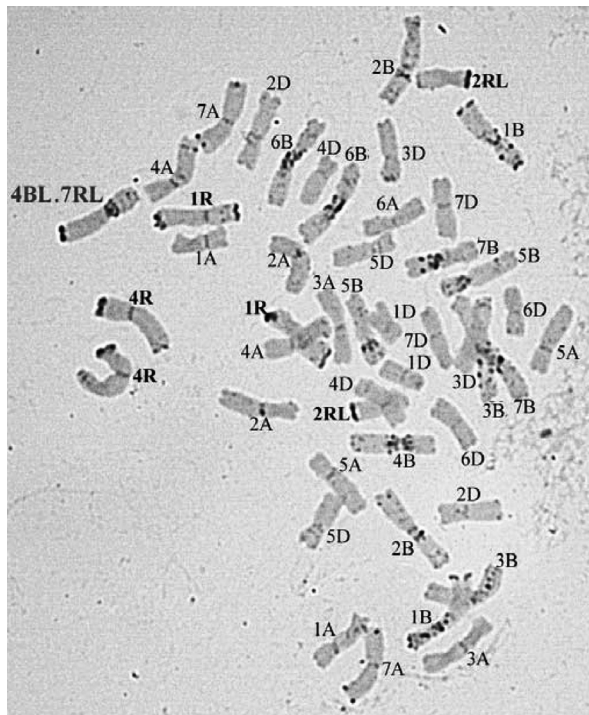


Рис. 2. Кариотип растения F₃ от скрещивания 1R(1A) × R с телоцентрической хромосомой 4BL.7RL
 Fig. 2. Karyotype of plant F₃ from crossing 1R(1A) × R with telocentric chromosome 4BL.7RL

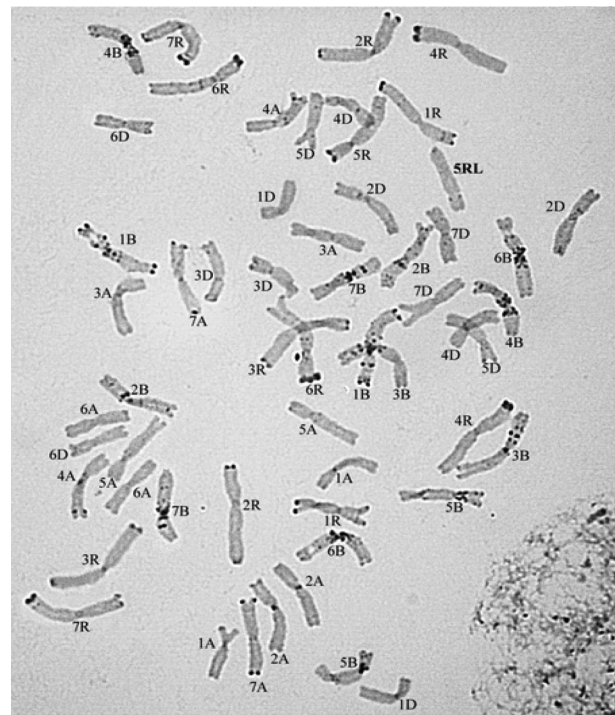


Рис. 3. Кариотип 56-хромосомного растения F₅ от скрещивания C29 × R с телоцентрической хромосомой 5RL
 Fig. 3. Karyotype of 56-chromosome plant F₅ from crossing C29 × R with telocentric chromosome 5RL

состоянии у каждого проанализированного растения. Таким образом, к четвертому поколению пары хромосом R-генома сохранились лишь в 1-й и 4-й гомеологичных группах (рис. 4).

При этом в 4-й группе у большинства растений отмечается моносомное состояние хромосомы 4D, что в случае ее элиминации из кариотипа в последующих поколениях гибридов приведет к формированию нового пшенично-ржаного замещения 4R(4D). Что касается хромосомных aberrаций, то в проанализированном материале F₄ (потомство № 7-4) обнаружено лишь одно растение с телоцентрической хромосомой 4BL.

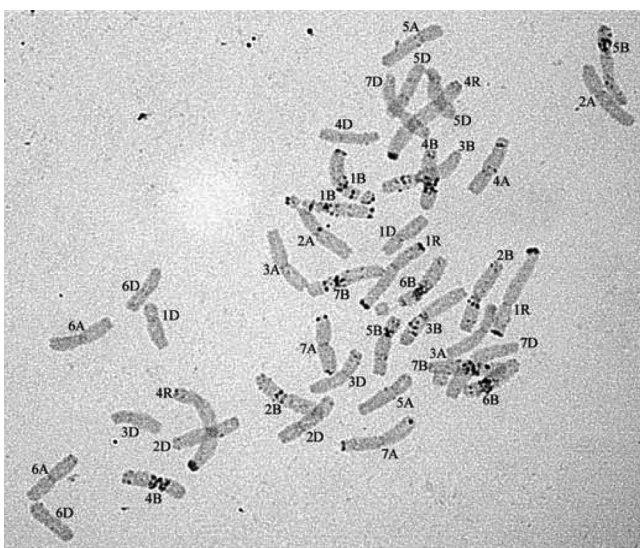


Рис. 4. Кариотип растения F₅ от скрещивания 1R(1A) × R с парами хромосом ржи 1R и 4R
 Fig. 4. Karyotype of plant F₅ from crossing 1R(1A) × R with a pairs of rye chromosomes 1R and 4R

Остальные гибриды F₅ (потомства растений F₂ № 7-3 и № 7-5) характеризовались сходной структурой кариотипа: хромосомы R-генома преимущественно в дисомном состоянии присутствовали лишь в 1-й и 4-й гомеологичных группах. При этом хромосома 1R замещала хромосому 1A, а пара 4R-хромосом была дополнительной к полному комплексу (AABBDD) хромосом мягкой пшеницы.

В потомстве растения № 54-11 намечился процесс элиминации из кариотипа 4R-хромосомы: из пяти исследованных растений пару нативных хромосом содержало лишь одно, одно растение было дисомным по телоцентрику 4RL, два – моносомными по этому же телоцентрику и одно в 4-й группе содержало только пары хромосом пшеницы – AABBDD.

Хромосома 4R отсутствовала также в потомстве всех растений № 46-13, 47-4 и 57-5.

Особо следует отметить случаи формирования в процессе стабилизации хромосомного состава 4-й группы новых типов межгеномных замещений. Так, в потомстве № 44-8 у одного растения вследствие моносомии по хромосомам 4A и 4B образовались моно-4R(4A)- и моно-4R(4B)-замещения хромосом. В потомстве № 51-9 идентифицировано моно-4R(4A)-замещение, а в потомстве № 52-7 – моно-4R(4B)-замещение. В потомстве № 49(12) в результате элиминации из кариотипа пары хромосом 4A сформировалось полноценное 4R(4A)-замещение хромосом, а в потомстве растения № 58-5 практически завершился процесс формирования межгеномного замещения 4R(4B): из 4 кариотипированных растений 3 имеют состав 4-й гомеологической группы AADRRR, а одно – AABDDRR.

Из данных табл. 2 следует, что в гибридном материале от скрещивания $1R(1A) \times R$ к пятому поколению произошла полная стабилизация хромосомного состава 2, 3, 5, 6 и 7-й гомеологических групп в сторону мягкой пшеницы. Стабилизировалась также 1-я гомеологическая группа, в которой у подавляющего большинства растений хромосомный состав аналогичен таковому у исходной замещенной линии пшеницы, т. е. содержит межгеномное замещение $1R(1A)$. Лишь в потомстве растения № 7-3 отмечено два случая наличия в 1-й группе дополнительных телоцентриков 1RL, которые скорее всего будут подвержены элиминации в одном из следующих поколений, как это произошло с телоцентрическими хромосомами 2RL.

Самой нестабильной в гибридном материале остается 4-я гомеологическая группа, в которой помимо телоцентрических хромосом 4RL встречаются телоцентрики 4BL (в потомстве № 58-9 все растения характеризуются наличием 4BL в дисомном состоянии, у № 58-3 три растения содержат 4BL в дисомном состоянии, а одно – в моносомном наряду с нативной хромосомой 4B).

В целом к пятому поколению количество телоцентриков, образованных хромосомами пшеницы, существенно уменьшилось. Вопреки нашим ожиданиям, не выявлено также случаев образования новых пшенично-ржаных транслокаций. На основании полученных данных можно сделать вывод, что образование телоцентрических хромосом хотя и является главной предпосылкой формирования транслокаций по типу *centric break-fusion*, однако не во всякой генотипической среде эта предпосылка реализуется.

Заключение. Результаты проведенного исследования свидетельствуют о существенном влиянии межгеномного замещения $1R(1A)$ на процесс стабилизации амфигаплоида ABDR. Если в материале от скрещивания $C29 \times R$ уже в F_3 все растения имеют геномную структуру AABDDRR с небольшим уровнем анеуплоидии преимущественно по хромосомам R-генома, то у гибридов $1R(1A) \times R$ наблюдается постепенная элиминация из кариотипа хромосом ржи. В F_5 пары гомологов ржи отмечены только в 1-й и 4-й гомологических группах, причем пара 4R у одних растений присутствует как дополнительная к полному комплекту хромосом пшеницы (AABBDD), у других – отсутствует, а в потомстве отдельных растений F_4 отмечено формирование межгеномных замещений 4R(4A) и 4R(4B). Кроме того, присутствие у амфигаплоида $1R(1A)$ -замещения вызывает нестабильность хромосом пшеницы в ранних поколениях гибридных форм, что выражается в образовании телоцентрических хромосом, которые, однако, к F_5 элиминируют из кариотипа. В целом, преобладающей тенденцией стабилизации кариотипа в материале от скрещивания $1R(1A) \times R$ является возврат к исходной пшенично-ржаной замещенной линии. Полученные данные свидетельствуют о возможности использования уже созданных пшенично-ржаных линий для получения новых типов пшенично-ржаных рекомбинаций.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований № Б15СО-030 и бюджетного проекта Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН № 0324-2016-0001.

Acknowledgements. The study was supported by Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (BRFFR B15CO-030) and by the IC&G Budgetary Project no. 0324-2016-0001.

Список использованных источников

1. Mettin, D. Additional evidence on spontaneous 1B/1R wheat-rye substitutions and translocations / D. Mettin, W. D. Bluthner, R. Schlegel // Proceedings of the 4th International wheat genetics symposium, University of Missouri, Columbia, Missouri, USA, August 6–11, 1973 / Univ. of Missouri ; ed. : E. R. Sears, L. M. S. Sears. – Columbia, 1973. – P. 179–184.

2. Zeller, F. J. Cytologie und Krankheitsresistenz einer 1A/1R- und mehrerer 1B/1R Weizen-Roggen-Translokationsorten / F. J. Zeller, E. Fuchs // *Ztchr. für Pflanzenzüchtung*. – 1983. – Bd. 90, N 4. – S. 285–296.
3. Heun, M. Identification of wheat powdery mildew resistance genes by analysing host-pathogen interactions / M. Heun, G. Fischbeck // *Plant Breeding*. – 1987. – Vol. 98, N 2. – P. 124–129.
4. Schlegel, R. About the origin of 1RS.1BL wheat-rye chromosome translocations from Germany / R. Schlegel, V. Korzun // *Plant Breeding*. – 1997. – Vol. 116, N 6. – P. 537–540.
5. McKendry, A. L. Effect of 1RS.1BL on agronomic performance of soft red winter wheat / A. L. McKendry, D. N. Tague, K. E. Miskin // *Crop Science*. – 1996. – Vol. 36, N 8. – P. 844–847.
6. Lelley, T. Influence of 1BL.1RS wheat-rye chromosome translocation on genotype by environment interaction / T. Lelley, C. Eder, H. Grausgruber // *J. of Cereal Science*. – 2004. – Vol. 39, N 3. – P. 313–320.
7. Rabinovich, S. V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. / S. V. Rabinovich // *Euphytica*. – 1998. – Vol. 100, N 1–3. – P. 323–340.
8. Yang, Z. J. Expression of gene *Pm8* for resistance to powdery mildew in wheat from Sichuan / Z. J. Yang, Z. L. Ren // *J. of Sichuan Agr. Univ.* – 1997. – Vol. 15, N 4. – P. 452–456.
9. Molecular cytogenetic characterization of a new wheat-rye 4R chromosome translocation line resistant to powdery mildew / D. G. An [et al.] // *Chromosome Research*. – 2013. – Vol. 21, N 4. – P. 419–432.
10. *Secale cereale* inter-microsatellites (SCIMs): chromosomal location and genetic inheritance / M. V. Camacho [et al.] // *Genetica*. – 2005. – Vol. 123, N 3. – P. 303–311.
11. Attempts to transfer Russian wheat aphid resistance from a rye chromosome in Russian triticale to wheat / A. J. Lukaszewski [et al.] // *Crop Science*. – 2001. – Vol. 41, N 6. – P. 1743–1749.
12. Crespo-Herrera, L. A. A systematic review of rye (*Secale cereale* L.) as a source of resistance to pathogens and pests in wheat (*Triticum aestivum* L.) / L. A. Crespo-Herrera, L. Garckava-Gustavsson, I. Ahman // *Hereditas*. – 2017. – Vol. 154, N 14. – P. 1–9.
13. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae) / E. D. Badaeva [et al.] // *Plant Systematics and Evolution*. – 1994. – Vol. 192, N 1–2. – P. 117–145.
14. «Chromosomal passport» of *Triticum aestivum* L. em Thell. cv. Chinese Spring and standardization of chromosomal analysis of cereals / E. D. Badaeva [et al.] // *Cereal Research Communications*. – 1990. – Vol. 18, N 4. – P. 273–281.
15. Silkova, O. G. Patterns of meiosis in ABDR amphihaploids depend on the specific type of univalent chromosome division / O. G. Silkova, A. I. Shchapova, V. K. Shumny // *Euphytica*. – 2011. – Vol. 178, N 3. – P. 415–426.
16. Silkova, O. G. Sister chromatid separation and monopolar spindle organization in the first meiosis as two mechanisms of unreduced gametes formation in wheat-rye hybrids / O. G. Silkova, D. B. Loginova // *Plant Reproduction*. – 2016. – Vol. 29, N 1–2. – P. 199–213.

References

1. Mettin D., Bluthner W. D., Schlegel R. Additional evidence on spontaneous 1B/1R wheat-rye substitutions and translocations. *Proceedings of the 4th International wheat genetics symposium* (Columbia, Missouri, USA, August 6–11, 1973). Columbia, 1973, pp. 179–184.
2. Zeller F. J., Fuchs E. Cytologie und Krankheitsresistenz einer 1A/1R- und mehrerer 1B/1R Weizen-Roggen-Translokationsorten. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, 1983, Bd. 90, no. 4, pp. 285–296.
3. Heun M., Fischbeck G. Identification of wheat powdery mildew resistance genes by analysing host-pathogen interactions. *Plant Breeding*, 1987, vol. 98, no. 2, pp. 124–129. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1987.tb01104.x
4. Schlege R., Korzun R. About the origin of 1RS.1BL wheat-rye chromosome translocations from Germany. *Plant Breeding*, 1997, vol. 116, no. 6, pp. 537–540. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1997.tb02186.x
5. McKendry A. L., Tague D. N., Miskin K. E. Effect of 1RS.1BL on agronomic performance of soft red winter wheat. *Crop Science*, 1996, vol. 36, no. 8, pp. 844–847. DOI: 10.2135/cropsci1996.0011183X003600040003x
6. Lelley T., Eder C., Grausgruber H. Influence of 1BL.1RS wheat-rye chromosome translocation on genotype by environment interaction. *Journal of Cereal Science*, 2004, vol. 39, no. 3, pp. 313–320. DOI: 10.1016/j.jcs.2003.11.003
7. Rabinovich S. V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. *Euphytica*, 1998, vol. 100, no. 1–3, pp. 323–340. DOI: 10.1023/A:1018361819215
8. Yang Z. J., Ren Z. L. Expression of gene *Pm8* for resistance to powdery mildew in wheat from Sichuan. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 1997, vol. 15, no. 4, pp. 452–456.
9. An D., Zheng Q., Zhou Y., Ma P., Lv Z., Li L., Li B., Luo Q., Xu H., Xu Y. Molecular cytogenetic characterization of a new wheat-rye 4R chromosome translocation line resistant to powdery mildew. *Chromosome Research*, 2013, vol. 21, no. 4, pp. 419–432. DOI: 10.1007/s10577-013-9366-8
10. Camacho M. V., Matos M., González C., Pérez-Flores V., Pernaute B., Pinto-Carnide O., Benito C. *Secale cereale* inter-microsatellites (SCIMs): chromosomal location and genetic inheritance. *Genetica*, 2005, vol. 123, no. 3, pp. 303–311. DOI: 10.1007/s10709-004-5553-z
11. Lukaszewski A. J., Porter D. R., Baker C. A., Rybka K., Lapinski B. Attempts to transfer Russian wheat aphid resistance from a rye chromosome in Russian triticale to wheat. *Crop Science*, 2001, vol. 41, no. 6, pp. 1743–1749. DOI: 10.2135/cropsci2001.1743
12. Crespo-Herrera L. A., Garckava-Gustavsson L., Ahman I. A systematic review of rye (*Secale cereale* L.) as a source of resistance to pathogens and pests in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Hereditas*, 2017, vol. 154, no. 14, pp. 1–9. DOI: 10.1186/s41065-017-0033-5

13. Badaeva E. D., Badaev N. S., Gill B. S., Filatenko A. A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 1994, vol. 192, no. 1–2, pp. 117–145. DOI: 10.1007/BF00985912

14. Badaeva E. D., Sozinova L. F., Badaev N. S., Muravenko O. V., Zelenin A. V. «Chromosomal passport» of *Triticum aestivum* L. em Thell. cv. Chinese Spring and standartization of chromosomal analysis of cereals. *Cereal Research Communications*, 1990, vol. 18, no. 4, pp. 273–281.

15. Silkova O. G., Shchapova A. I., Shumny V. K. Patterns of meiosis in ABDR amphihaploids depend on the specific type of univalent chromosome division. *Euphytica*, 2011, vol. 178, no. 3, pp. 415–426. DOI: 10.1007/s10681-010-0325-6

16. Silkova O. G., Loginova D. B. Sister chromatid separation and monopolar spindle organization in the first meiosis as two mechanisms of unreduced gametes formation in wheat-rye hybrids. *Plant Reproduction*, 2016, vol. 29, no. 1–2, pp. 199–213. DOI: 10.1007/s00497-016-0279-5

Информация об авторах

Дубовец Надежда Ивановна – д-р биол. наук, доцент, гл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: N.I.Dubovets@igc.by.

Бондаревич Елена Борисовна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Соловей Лилия Алексеевна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Сычева Елена Анатольевна – канд. биол. наук, заместитель директора по научной работе. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Силкова Ольга Геннадьевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН (пр. Акад. Лаврентьева, 10, 630090, г. Новосибирск, Российская Федерация).

Information about the authors

Nadezhda I. Dubovets – D. Sc. (Biol.), Assistant Professor, Chief researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: N.I.Dubovets@igc.by.

Elena B. Bondarevich – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Lilia A. Solovey – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Elena A. Sycheva – Ph. D. (Biol.), Deputy Director for Research. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Olga G. Silkova – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of Russian Academy of Sciences (10, Lavrentyev Ave., 630090, Novosibirsk, Russian Federation).