

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПШЕНИЧНО-ЭГИЛОПСНЫХ ГИБРИДОВ

Тамара ЭННО

Eesti Teaduste Akadeemia Eksperimentaalbioloogia Instituut (Институт экспериментальной биологии Академии наук Эстонии), Instituudi tee 11, EE-3051 Narku, Harjumaa, Eesti (Эстония)

Представил У. Маргна

Поступила в редакцию 21/VII 1993; принята к печати 25/VIII 1993

Аннотация. Изложены результаты цитологического анализа мейоза у 26 линий, выделенных в гибридном потомстве, полученном от межродовых скрещиваний сорта мягкой пшеницы Чайнис Спринг с *Aegilops cylindrica* L. (потомство первого самоопыленного поколения после двух беккроссов). Подсчет числа хромосом в митозе и мейозе показал, что девятнадцать гибридных линий по числу хромосом не отличались от мягкой пшеницы ($2n=42$), остальные семь линий имели гиперплоидные числа хромосом ($2n=43-46$). Растения с эуплоидным числом хромосом ($2n=42$) в большинстве своем характеризовались цитологической стабильностью, хорошей озерненностью, у отдельных растений этих линий отмечены ости и остевидные отростки. Растения линий с дополненным числом хромосом отличались отклонениями от нормального хода мейоза, частичной или полной стерильностью, повышенной изменчивостью по ряду морфобиологических признаков. Полученные линии пшеницы с измененной структурой генома являются ценным исходным материалом для цитогенетических и молекулярно-генетических исследований, а также для селекционной практики.

Ключевые слова: мягкая пшеница, *Aegilops cylindrica* L., межродовая гибридизация, линии пшеницы с дополненными и замещенными хромосомами.

Триба *Triticeae* обладает обширной генетической изменчивостью и значительным потенциалом для улучшения сортов мягкой пшеницы. Использование различных видов *Triticeae* в отдаленной гибридизации позволяет заменить или увеличить число чужеродных генов в селекционном материале.

Ценным источником генетической изменчивости может служить род *Aegilops*, который используется в селекции мягкой пшеницы для передачи ей от видов эгилопса морозостойкости, устойчивости к болезням и других ценных признаков, а также в исследованиях, связанных с проблемами эволюции и таксономии.

В генетическом геномном анализе пшеницы, проводимом с целью установления родства хромосом разных видов и родов, все большее значение приобретает использование анеуплоидов, дополненных и замещенных линий. С участием видов эгилопса создано значительное число дополненных и замещенных линий на основе различных сортов пшеницы (Kimber, 1967; Riley и др., 1968; Dosba и др., 1978; Warham и др., 1986; Zeller и др., 1987; Delibes и др., 1988; Farooq и др., 1990; Simeone и др., 1992). Дополненные моносомные ($2n=43$) и дисомные



($2n=44$) линии мягкой пшеницы, как правило, менее фертильны и плодovitы, чем исходные сорта. Они обычно характеризуются аномалиями развития, изменениями морфологических и физиологических особенностей, нестабильностью мейоза, в результате чего может происходить потеря чужеродной дополнительной хромосомы. Дополненные линии используются в геномно-хромосомном анализе для выяснения того, какие гены несут дополнительные чужеродные хромосомы и как они взаимодействуют с хромосомами пшеницы. При анализе родства и гомеологии хромосом у разных родов чаще используются замещенные линии, которые получены на основе дополненных линий. С помощью замещенных линий возможен перенос сортам мягкой пшеницы чужеродного генетического материала от других видов. С хромосомами видов *Aegilops* уже получено более 15 замещенных линий, при этом в геном пшеницы перенесены хромосомы, контролирующие различные морфологические и физиологические признаки — форму колоса, окраску чешуй, окраску зерна, тип глинада, устойчивость к болезням и др. (Фадеева, 1986).

Целью настоящего исследования было цитогенетическое изучение и идентификация линий с дополненными и замещенными хромосомами, выделенных в потомстве гибридов, полученных от скрещивания сорта мягкой пшеницы Чайниз Спринг (*Triticum aestivum* L. $2n=6x=42$) с видом *Aegilops cylindrica* L. ($2n=4x=28$).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве исходного материала для исследований использовали потомство рецiproкных пшенично-эгилопсных гибридов Чайниз Спринг \times *Aegilops cylindrica* (F_1BC_2 , потомство первого самоопыленного поколения после двух беккроссов с пшеницей). Семена гибридных линий были получены от профессора Йожефа Шутки из Сельскохозяйственного НИИ Венгерской Академии наук, Мартонвашар. В митозах первичных корешков проростков определяли число хромосом. У растений в микроспорогенезе также подсчитывали число хромосом и определяли число и характер хромосомных ассоциаций. Для подсчета числа хромосом в митозах корневой меристемы семена проращивали на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри в течение суток в термостате при температуре 25°C , затем семена переносили на 24 ч в холодильник с температурой $2-4^\circ\text{C}$, после чего их помещали вновь в термостат на несколько часов. Корешки длиной 1,0—1,5 см отрезали, предобрабатывали в насыщенном растворе альфа-бромнафталина в течение 5 ч и фиксировали по Карнуа. На временных давленных препаратах с окраской по Фельгену подсчитывали число хромосом в метафазных пластинках.

Молодые колосья гибридных растений фиксировали по Карнуа и под световым микроскопом анализировали метафазы первого деления мейоза (MI) в материнских клетках пыльца (МКП) на временных давленных препаратах с окраской ацетокармином. Учитывали число открытых и закрытых бивалентов, уни- и мультивалентов, хиазм (точек хромосомной ассоциации) и определяли процент тетрад с микроядрами и иными нарушениями.

При уборке проводили морфобиологический анализ опытного материала и определяли ширину и длину флаг-листа, высоту растения, длину колоса, число колосков в колосе, длину колоска и колосковой чешуи, число зерен в колосе.

Данные цитологического и морфобиологического анализов обработаны статистически с использованием метода Фишера (Урбах, 1963).

Особенности мейоза у пшенично-эгилопных гибридов (F₁BC₂)

Гибриды и родительские виды	Число хромосом 2n	Просмотрено МКП	Среднее число на клетку и пределы варьирования						Тетрады		
			бивалентов		унивалентов	мультивалентов	хиазм	просмотрено	% с нарушениями		
			закрытых	открытых						всего	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Triticum aestivum</i> cv. CS	42	351	20,0	0,9	20,9 (19-21)	0,1 (2-4)	0	40,9	4513	1,6	
<i>Aegilops cylindrica</i>	28	52	13,5	0,4	13,9 (13-14)	0,07 (0-2)	0	27,6	185	1,6	
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 14-1	42	73	19,3	1,3	20,6 (19-21)	0,6 (2-4)	0	40,0	541	4,1	
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 16-2	42	119	18,5	2,3	20,8 (20-21)	0,3 (0-2)	0	39,4	623	3,5	
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 16-3	42	115	19,2	1,6	20,8 (20-21)	0,3 (0-2)	0	40,1	593	4,4	
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 16-4	42	37	17,8	3,0	20,8 (20-21)	0,3 (0-2)	0	38,7	—	—	
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 17-1	42	205	18,3	2,4	20,7 (19-21)	0,5 (2-4)	0	39,1	1139	3,4	
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 17-2	42	117	19,2	1,7	20,9 (19-21)	0,1 (2-4)	0	40,1	569	2,1	
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 17-3	42	213	20,0	0,9	20,9 (20-21)	0,1 (0-2)	0	40,9	248	3,6	
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 17-4	42	49	18,9	1,5	20,4 (19-21)	0,6 (2-4)	0	39,3	923	12,1	
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 17-5	42	78	19,3	1,6	20,9 (20-21)	0,1 (0-2)	0	40,3	122	2,5	
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 17-7	42	117	19,5	0,9	20,4 (19-21)	0,7 (1-3)	0	39,9	489	4,7	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 18-1	42	191	18,9	2,0	20,9 (19-21)	0,2 (2-4)	0	39,9	—	—	—
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 18-4	42	213	19,2	1,7	20,9 (19-21)	0,2 (2-4)	0	40,1	752	8,2	8,2
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 19-1	42	224	19,7	1,1	20,8 (20-21)	0,3 (0-2)	0	40,5	114	7,0	7,0
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 19-2	42	125	18,8	2,0	20,8 (19-21)	0,2 (2-4)	0	39,7	356	7,0	7,0
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 19-3	42	87	18,1	2,1	20,2 (19-21)	1,6 (2-4)	0	38,3	1415	7,1	7,1
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 19-4	42	183	18,3	2,5	20,9 (19-21)	0,2 (2-4)	0	39,2	546	5,1	5,1
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 19-7	42	106	19,0	1,8	20,9 (19-21)	0,2 (2-4)	0	39,9	—	—	—
CS × <i>Ae. cylindrica</i> 38-2	42	32	19,8	0,8	20,6 (19-21)	0,2 (0-2)	0,1 (0-1)	40,9	937	3,4	3,4
CS × <i>Ae. cylindrica</i> 55-3	42	85	17,6	2,5	20,1 (18-21)	1,9 (2-6)	0	37,7	446	5,4	5,4
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 13-1	44	27	12,9	4,9	17,8 (9-22)	5,4 (2-17)	0,56 (1-2)	32,0	1279	82,4	82,4
<i>Ae. cylindrica</i> × CS 20-3	43-44	51	16,2	1,4	17,6 (6-21)	5,6 (1-21)	0,04 (0-1)	33,9	—	—	—
CS × <i>Ae. cylindrica</i> 46-1	42-44	65	15,4	4,7	20,1 (18-22)	2,9 (1-6)	0,03 (0-1)	35,7	807	21,4	21,4
CS × <i>Ae. cylindrica</i> 46-5	44	82	15,1	4,7	19,8 (16-22)	3,5 (2-10)	0,09 (0-1)	35,2	369	30,1	30,1
CS × <i>Ae. cylindrica</i> 47-2	44	52	17,5	3,0	20,5 (17-22)	2,4 (1-6)	0,12 (0-1)	38,3	432	8,3	8,3
CS × <i>Ae. cylindrica</i> 55-1	44	77	3,2	7,6	10,8 (3-21)	21,8 (2-38)	0,03 (0-1)	14,0	850	90,7	90,7
CS × <i>Ae. cylindrica</i> 55-2	44-46	97	17,3	3,0	20,3 (16-23)	0,8 (1-5)	0,38 (0-1)	38,6	547	14,9	14,9

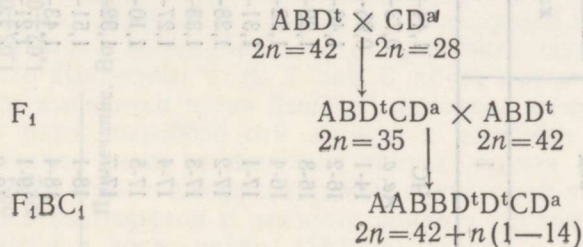
Сравнение гибридных линий и родительских видов по степени нестабильности мейоза

	16-2	16-3	16-4	17-1	17-2	17-3	17-4	17-5	17-7	18-1	18-4	19-1	19-2	19-3	19-4	19-7	38-2	55-3	13-1	20-3	46-1	46-5	47-2	55-1	55-2	Ае. с.	ЧС	
14-1		0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2
16-2		0	1	0	2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	1	0	0	2	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2
16-3			2	2	0	2	2	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	
16-4				0	2	2	0	2	1	1	2	2	1	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
17-1					2	2	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	2	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2
17-2						0	2	0	1	2	0	0	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
17-3							2	2	2	2	1	0	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
17-4								1	0	0	2	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
17-5									0	0	0	1	0	0	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
17-7									0	2	2	2	0	0	1	0	0	2	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2
18-1										2	2	2	0	0	1	0	0	2	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2
18-4											0	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
19-1												2	2	2	2	2	2	1	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2
19-2													0	1	0	0	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
19-3														0	0	2	1	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
19-4															2	2	0	0	0	1	1	1	2	1	2	2	0	2
19-7																0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
38-2																	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	0
55-3																		0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
13-1																		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2
20-3																			0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
46-1																				0	0	0	0	0	0	0	2	2
46-5																					0	0	0	0	0	0	2	2
47-2																						0	0	0	0	0	2	2
55-1																							0	0	0	0	2	2
55-2																								0	0	0	2	2
Ае. с.																									0	0	2	2
ЧС																											2	2

Примечание: 0 — P>0,05; 1 — P<0,05; 2 — P<0,01; Ае. с. — *Aegilops cylindrica*; ЧС — Чайниз Спринг.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ОБСУЖДЕНИЕ

Межродовые пшенично-эгилопсные пентаплоидные гибриды F₁, полученные от скрещивания мягкой пшеницы *Triticum aestivum* (2n=42, геном AABB^tD^tD^t) с видом *Ae. cylindrica* (2n=28, геном CCD^aD^a), как правило, стерильны. Как показал цитологический анализ мейоза, у этих гибридов в MI наблюдается около пяти бивалентов на мейоцит, формирующихся, очевидно, за счет спаривания хромосом геномов D^t и D^a (Энно, Пеуша, 1991). Для преодоления стерильности межродовых гибридов F₁ и получения от них потомства были проведены беккрессы с мягкой пшеницей:



Характеристика морфологических показателей пшенично-эгилопсных гибридов

Гибрид, вид	Ширина флаг-листа, см	Длина флаг-листа, см	Высота рас- тения (без колоса), см	Длина ко- лоса, см	Число ко- лосков в колосе	Длина ко- лоска, см	Длина ко- лосковой чешуи, см	Число зе- рен в ко- лосе	Степень не- стабильно- сти мейоза
	$x \pm S$	$x \pm S$	$x \pm S$	$x \pm S$	$x \pm S$	$x \pm S$	$x \pm S$	$x \pm S$	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ЧС	1,44+0,15	27,9+ 4,6	79,8+ 8,4	6,8+0,8	13,9+1,2	1,1 +0,15	0,80+0,08	25,6+ 5,1	44,7
<i>Ae. c.</i>	0,73+0,08	17,9+ 2,3	65,3+11,6	7,5+1,5	8,3+2,1	1,0 +0,11	0,90+0,09	10,6+ 6,2	82,7
14-1	0,95+0,17	22,0+ 3,8	55,3+11,6	7,5+1,2	13,5+2,5	0,63+0,05	0,93+0,05	11,3+15,9	78,1
16-2	1,48+0,22	28,0+ 2,8	67,4+10,1	5,4+0,9	14,1+1,4	0,59+0,09	0,83+0,07	30,1+ 8,2	82,4
16-3	1,29+0,17	25,1+ 4,8	55,4+ 9,8	6,1+0,9	12,7+1,2	0,57+0,09	0,81+0,07	19,1+ 8,0	72,2
16-4	1,22+0,22	23,8+ 4,5	72,8+11,5	5,5+1,1	14,0+1,6	0,98+0,13	0,82+0,04	25,6+ 7,1	97,3
17-1	1,31+0,23	23,9+ 4,6	67,9+ 8,2	6,2+0,8	14,4+2,4	1,01+0,14	0,84+0,08	32,8+ 7,8	87,3
17-2	1,28+0,11	29,1+ 3,3	54,7+ 9,5	6,9+1,0	13,4+1,5	0,56+0,10	0,83+0,09	19,4+ 9,1	66,7
17-3	1,33+0,19	23,9+ 4,2	73,0+ 8,7	7,0+0,3	16,1+1,7	0,95+0,13	0,81+0,09	38,3+11,2	56,8
17-4	1,27+0,14	22,7+ 3,8	65,9+ 7,0	6,3+1,0	15,7+1,9	1,03+0,11	0,85+0,07	31,7+10,1	93,9
17-5	1,10+0,28	24,4+ 4,8	65,6+12,2	5,6+1,1	15,4+1,3	0,96+0,05	0,84+0,05	20,6+13,5	76,9
17-7	1,32+0,15	26,3+ 4,9	68,3+10,7	5,4+1,1	15,2+1,8	1,03+0,12	0,78+0,11	28,0+12,5	82,1
18-1	1,51+0,31	29,1+ 2,5	72,6+10,2	4,6+1,2	15,0+2,1	0,51+0,04	0,84+0,05	34,1+10,5	83,2
18-4	1,43+0,14	28,8+ 4,6	66,2+ 6,2	5,6+0,7	12,5+1,2	0,56+0,07	0,77+0,07	23,2+ 6,4	68,1
19-1	1,21+0,20	23,5+ 4,5	45,6+ 7,2	5,2+0,6	11,7+1,5	0,54+0,09	0,84+0,05	23,1+ 4,8	61,6
19-2	1,44+0,18	29,4+ 3,5	70,4+ 8,4	5,7+0,7	12,3+1,9	0,85+0,08	0,78+0,04	23,9+ 9,4	82,4
19-3	1,31+0,21	24,2+ 4,6	55,5+12,5	5,8+0,8	14,7+1,8	0,51+0,09	0,79+0,05	15,3+ 9,2	87,3
19-4	1,49+0,25	26,0+ 4,6	65,8+13,2	5,9+0,9	14,4+1,6	0,56+0,09	0,81+0,05	28,1+12,7	91,3
19-7	1,04+0,19	19,1+ 3,8	50,0+ 5,8	5,3+0,8	11,4+1,7	0,60+0,07	0,82+0,09	26,5+ 5,3	76,4
38-2	1,09+0,19	24,0+ 4,7	61,4+ 6,9	5,5+0,5	13,2+1,0	0,49+0,07	0,81+0,09	29,6+ 6,6	56,3
55-3	1,12+0,15	23,9+ 5,0	63,5+ 5,9	6,5+0,7	13,6+1,1	0,91+0,11	0,78+0,10	33,9+ 8,5	97,6
13-1	1,18+0,32	23,1+ 4,1	52,5+11,8	7,5+1,7	14,1+2,2	1,01+0,13	0,85+0,09	3,0+ 6,1	100,0

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
20-3	1,18+0,18	26,8+ 6,4	57,6+14,3	6,0+0,8	12,9+1,3	0,49+0,08	0,81+0,06	19,9+12,5	100,0
46-1	0,98+0,28	23,4+10,3	50,0+ 6,6	7,8+0,8	12,0+2,0	0,60+0,10	1,08+0,13	7,2+ 6,3	100,0
46-5	1,17+0,28	24,5+ 4,8	39,6+11,4	7,5+1,7	12,9+2,9	0,57+0,10	1,10+0,08	0,5+ 1,0	100,0
47-2	1,04+0,24	23,7+ 3,8	46,9+12,9	5,2+1,4	12,4+3,4	0,48+0,09	0,81+0,08	7,9+ 9,0	100,0
55-1	1,05+0,06	22,5+ 3,4	42,0+ 4,1	7,8+0,5	12,5+1,7	0,95+0,17	0,83+0,05	0	100,0
55-2	1,02+0,13	23,9+ 3,3	49,7+ 9,7	7,8+1,2	12,3+3,2	0,87+0,15	0,80+0,17	11,5+12,3	100,0

Примечание. Во всех столбцах вместо + читать ±.

В беккроссном потомстве F_1BC_1 в мейозе возможна конъюгация гомологов, относящихся к геномам А, В и D^t . За счет случайного распределения хромосом геномов С и D^a , не имеющих гомологов, образуются гаметы с различным числом хромосом, часть которых неспособна нормально функционировать и элиминируется в ходе микроспорогенеза, другая же часть гамет с гиперанеуплоидным числом хромосом ($42+n$) может обладать воспроизводительной способностью, что обеспечивает фертильность растений и плодовитость потомства.

Все изученные гибриды были условно разделены нами на две группы по числу хромосом в соматических клетках и степени нарушений в мейозе.

В I группу были объединены девятнадцать гибридных линий (варианты от 14-1 до 55-3) с числом хромосом, равным $2n=42$ (табл. 1). Растения этой группы линий характеризовались сравнительно нормальным ходом мейоза, в МI у них формировалось по 19—21 бивалентов и по 2—4 унивалента, число хиазм варьировало от 38 до 41 в среднем на МКП. Мультиваленты были отмечены только у одной линии — 38-2. Процент тетрад с нарушениями был в пределах нормы или несколько превышал ее, варьируя от 2,1 до 12,1. Между линиями этой группы наблюдались статистически значимые различия по проценту мейоцитов с нарушениями в МI мейоза. При сравнении особенностей мейоза у гибридных линий с использованием критерия Фишера степень нестабильности мейоза рассчитывалась по отношению числа мейоцитов с закрытыми бивалентами к общему числу просмотренных мейоцитов, выраженному в процентах (табл. 2 и последняя колонка табл. 3). Наиболее стабильным ходом мейоза характеризовались гибридные линии 17-3, 18-4 и 19-1, которые достоверно отличались от остальных линий этой группы. У большинства растений I группы линий колосья были хорошо озернены, только у линии 17-5 фертильность была понижена и озерненность колосьев составляла 66%, в то время как у остальных линий она достигала 90—100%.

Во II группу было включено семь гибридных линий (от 13-1 до 55-2), имеющих гиперплоидное число хромосом — $2n=43—46$ (табл. 1): У растений этих линий в МI мейоза число бивалентов на клетку варьировало от 3 до 23, унивалентов — от 1 до 38, а число хиазм в среднем на мейоцит — от 14,0 до 38,6. У всех линий этой группы встречались мультивалентные ассоциации (три- и тетраваленты), среднее число которых на клетку варьировало от 0,03 (у линии 46-1) до 0,56 (у линии 13-1). У растений линии 13-1 почти в половине всех просмотренных мейоцитов (48%) встречалось по 1—2 мультивалента. Высокое число клеток с мультивалентами (38,1%) наблюдалось также у линии 55-2. Линия 55-1 отличалась высокой степенью асинапсиса — среднее число бивалентов на клетку в МI у нее составило лишь 10,9 (от 3 до 21), унивалентов — 21,8 (от 2 до 38) и хиазм — 14,0. Число тетрад с нарушениями у этой линии достигало 90,7% и растения были полностью стерильными. Озерненность остальных линий этой группы была низкой и варьировала от 2 до 39%. Степень нарушений в мейозе у всех гибридных линий II группы была равна 100%.

Результаты измерений и анализа количественных признаков выявили значительную изменчивость всех гибридных растений по морфологическим признакам (табл. 3, рис. 1, 2). У гибридных растений II группы коэффициенты вариации большей части изученных признаков были выше, чем у гибридов I группы, что особенно четко проявилось по числу зерен в колосе, высоте растений и длине колоса. Установлена положительная корреляция между коэффициентом вариации по степени нарушений в мейозе, с одной стороны, и коэффициентами вариации по числу колосков в колосе ($r=0,47$), числу зерен в колосе ($r=0,41$) и



Рис. 1. Расщепление по типу колоса в гибридном поколении F_1BC_1 от скрещивания сорта мягкой пшеницы Чайниз Спринг с *Aegilops cylindrica*.

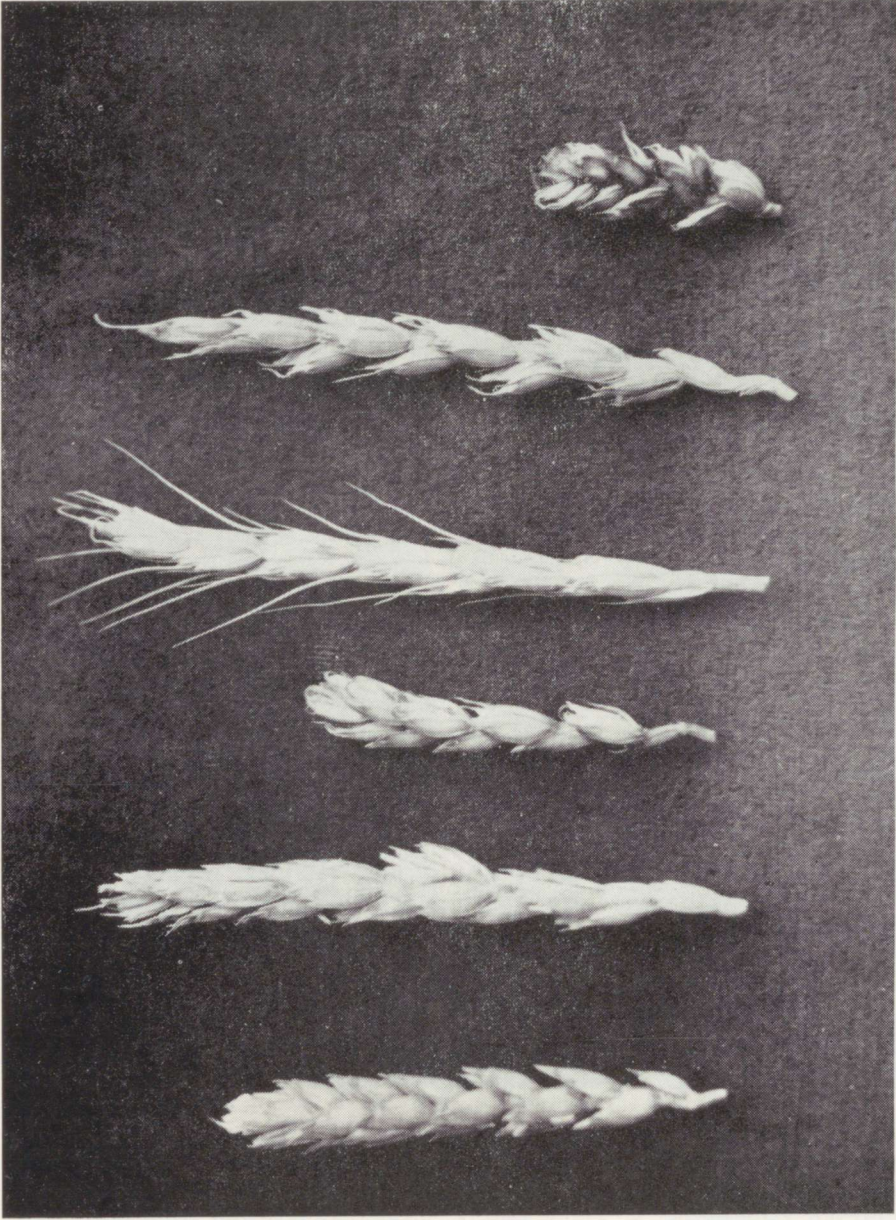


Рис. 2. Разнообразие морфологических типов колоса у линии 46-1 (F_1BC_2), полученной от скрещивания сорта мягкой пшеницы Чайниз Спринг с *Ae. cylindrica*.

длине колоса ($r=0,39$), с другой. Корреляционный анализ выявил также отрицательную связь между степенью нестабильности мейоза и величиной средней арифметической по числу зерен в колосе ($r=-0,48$).

У отдельных растений гибридных линий было отмечено появление остей, длина которых варьировала от 1,2 до 3,2 см. Ости встречались у единичных растений I группы (в линиях 18-1, 18-4, 19-4 и 19-7) и с большей частотой у растений II группы (в линиях 13-1, 20-3, 46-1, 46-5 и 55-2). Наличие остей у гибридных растений I группы можно рассматривать как косвенное свидетельство замещения хромосомы или ее сегмента генетическим материалом эгилопса. Однако, для подтверждения и проверки этого предположения необходимы дальнейшие исследования с использованием биохимических и молекулярно-генетических методов, а также дифференциальной окраски хромосом.

Судя по несбалансированности хромосомного состава и наличию остей у растений II группы, можно предположить, что эти линии несут добавленные хромосомы эгилопса, что обуславливает нестабильность генотипов и высокий процент нарушений в мейозе.

Линии с чужеродными добавлениями могут использоваться в генетических исследованиях для получения информации относительно генного состава отдельных хромосом вида-донора. Кроме того, в результате нарушения конъюгации хромосом в мейозе линии с добавленными хромосомами могут дать начало линиям с замещениями чужеродных хромосом, которые более стабильны, чем линии с дополненными хромосомами, поскольку частота передачи 22- или 23-хромосомных гамет у линий с дополненными хромосомами ниже частоты передачи 21-хромосомных гамет мягкой пшеницы или гамет растений с замещениями чужеродных хромосом.

Проанализированные нами пшенично-эгилопсные гибриды с замещенными и дополненными хромосомами представляют исключительный интерес для развития теоретических и практических исследований в области цитогенетики, иммуногенетики, геномного анализа и селекции мягкой пшеницы и требует дальнейшего всестороннего изучения.

Выражаю глубокую благодарность профессору Йожефу Шутке из Сельскохозяйственного НИИ Венгерской АН за предоставление семенного материала, заведующему Отделом научной информации Ю. Вахеру за статистическую обработку экспериментальных данных и старшему лаборанту Г. Соколовой за помощь в проведении опытов и цитологического анализа.

ЛИТЕРАТУРА

- Урбах В. Ю. 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. АН СССР, Москва.
- Фадеева Т. С. 1986. Генетический потенциал изменчивости пшеницы. Чужеродные замещения хромосом. — В кн.: Генетика культурных растений. Зерновые культуры. Агропромиздат, Ленинград, 59—65.
- Энно Т., Пеуша Х. 1991. Цитологический анализ мейоза у межродового гибрида *F₁ Triticum aestivum* L. × *Aegilops cylindrica* L. — Изв. АН Эстонии. Биология, 40, № 4, 193—198.
- Delibes, A., Lopez-Brana, I., Mena, M., Garcia-Olmedo, F. 1988. Present progress in the characterization of *Triticum aestivum* / *Aegilops ventricosa* transfer lines. — Proc. 7th Intern. Wheat Genet. Symp., 1, Cambridge, 249—252.

- Dosba, F., Doussinault, G., Rivoa, R. 1978. Extraction, identification and utilization of the addition lines *T. aestivum*—*Ae. ventricosa*. — Proc. 5th Intern. Wheat Genet. Symp., 1, New Delhi, 332—337.
- Farooq, S., Iqbal, N., Shan, T. M. 1990. Intergeneric hybridization for wheat improvement. II. Utilization of the 1b mutant for direct alien introgression into cultivated wheat and production of backcross seed. — Cereal Research Communication, 18, 1/2, 21—26.
- Kimber, G. 1967. The addition of the chromosomes of *Aegilops umbellulata* to *Triticum aestivum* (var. Chinese Spring). — Genet. Res., 9, 1, 111—115.
- Riley, R., Chapman, V., Johanson, R. 1968. Introduction of yellow rust resistance of *Aegilops comosa* into wheat by genetically induced homoeologous recombination. — Nature, 215, 5126, 383—384.
- Simeone, R., Siniscalco, A., Blanco, A. 1992. Transfer of powdery mildew resistance from *Aegilops caudata* L. in common wheat. — Vortr. Pflanzzüchtg., 24, 342—344.
- Warham, E. J., Mujeeb-Kazi, A., Rosses, V. 1986. Karnal bunt (*Neovossia indica*) resistance screening of *Aegilops species* and their practical utilization for *Triticum* improvement. — Canad. J. Plant Sci., 8, 65—70.
- Zeller, F. J., Cermeno, M.-C., Friebe, B., Martin, R. 1987. Utilization of *Aegilops ventricosa* chromosomes conferring disease resistance in wheat breeding. — EWAC Newsletter, Cambridge—Martonvásár, 30—33.

PEHME NISU JA *AEGILOPS CYLINDRICA* RISTAMISEST SAADUD SUGUKONDAVAHELISTE HÜBRIIDIDE JÄRGLASTE MEIOOSI ISEÄRASUSED

Tamara ENNO

On esitatud pehme nisu ja *Aegilops cylindrica* ristamisest saadud sugukondadevaheliste hübriidide järglaste — 26 liini — meioosi tsütoloogilise analüüsi tulemused. Kromosoomide arvu tuvastamine mitoosis ja meioosis näitas, et 19 hübriidisel liinil ei erinenud kromosoomide arv pehme nisu kromosoomide arvust ($2n=42$), 7 liini puhul aga täheldati kromosoomide arvu suurenemist ($2n=43-46$). Euploidse kromosoomide arvuga ($2n=42$) taimi iseloomustab tsütoloogiline stabiilsus ja peade hea teradega täitumine. Ohetega taimede esinemine selle grupi üksikutel liinidel võib anda tunnistust sellest, et neil on nisu kromosoomid asendunud aegilopsi kromosoomidega. Täiendatud kromosoomide arvuga liinide taimedel esines kõrvalekaldeid meioosis, osaline või täielik steriilsus, ohted ja ohtetaolised jätked. Kromosoommanipulatsioonide teel saadud muutunud genoomi-struktuuridega liinid on väärtuslik materjal tsütogeneetiliseks ja molekulaargeneetiliseks uurimiseks, samuti ka otseseks aretustööks.

CYTOGENETICAL ANALYSIS OF WHEAT-AEGILOPS HYBRIDS

Tamara ENNO

Cytological and quantitative morphological characteristics of 26 intergeneric reciprocal hybrids (F_1BC_2) *Ae. cylindrica* L. \times *Triticum aestivum* L. (cv. Chinese Spring) were studied, and a great genetic variability were found in this material. The analysis of mitosis and meiosis indicated that in the nineteen hybrids the number of chromosomes in meristematic root cells was equal to $2n=42$. The other seven hybrids had a hyperploid chromosome number — $2n=43-46$.

It was shown that hybrids with an euploid chromosome number were cytologically relatively stable, having 19—21 bivalents and 2—4 univalents in PMCs at MI of meiosis. Seed fertility of these hybrid plants was high — up to 90—100%.

Hybrids with hyperploid chromosome numbers were characterized by unstable meiosis behaviour, with bivalents frequency from 3 to 23, and univalents from 1 to 38 per cell. The mean number of multivalents varied from 0.03 to 0.56 per cell. The seed fertility of these groups of hybrid plants was lower — from 2 to 39%. The presence of multivalent associations, a high per cent of microspore tetrads with anomalies and a low fertility of these hybrids may be due to the presence of an additional chromosome (or its segments) of *Ae. cylindrica* in common wheat genotypes.

The importance of developing common wheat lines with substituted or additional alien chromosomes, and the perspectives of using them in wheat breeding, also in genetic investigations, are discussed.

Поступила в редакцию 21.V.1993. После доработки 22.VI.1993. Принята к печати 22.VI.1993.

Аннотация. Показано, что гибриды с эуплоидным числом хромосом цитологически относительно стабильны, имея 19—21 бивалента и 2—4 унвалента в клетках мейоза. Плодородие гибридных растений высокое — до 90—100%.

Гибриды с гиперпloidным числом хромосом характеризовались нестабильным поведением мейоза, частотой бивалентов от 3 до 23, и унвалентов от 1 до 38 на клетку. Среднее число мультивалентов варьировало от 0,03 до 0,56 на клетку. Плодородие гибридных растений было ниже — от 2 до 39%. Наличие мультивалентных ассоциаций, высокая процентная доля тетрад микроспоров с аномалиями и низкая плодовитость этих гибридов могут быть обусловлены наличием дополнительного хромосома (или его сегментов) *Ae. cylindrica* в генотипах пшеницы.

Важность разработки общих линий пшеницы с замененными или дополнительными чужбыми хромосомами, и перспективы их использования в селекционной работе, также в генетических исследованиях, обсуждаются.

Одним из направлений использования метода культуры тканей и клеток растений является создание исходного материала для генетических исследований растений. Этим методом получены многочисленные виды растений бесстелетные линии с повышенной устойчивостью к различным фитопатогенным факторам (Schmitz и др., 1988; Weizel, Fotopoulou, Wehr, 1990). Важную роль при этом играет комплексная изменчивость, которая возникает при калликультуровании соматических клеток и тканей *in vitro* (Larkin, Scowcroft, 1981; Киселев, Анисенков, 1989). При использовании комплексных линий растений с целью получения устойчивости к различным формам картофеля к вирусным инфекциям важно разрабатывать условия для стабильного получения из калликультур растений, селективных. Многие факторы указывают на возможность генерационных процессов от генотипа, типа эксплантата и типа материала исходного сорта пшеницы (Foliger, Jones, 1986; Shepard, 1982; Автентис, Мелни-Саркисов, 1985; Хромова и др., 1983; Mel-Lie и др., 1987). Это указывает на то, что для каждого сорта необходимо подбирать свои оптимальные условия культуры.

Целью настоящей работы является изучение генерационных способностей у 21 сорта картофеля из разных пятилетних сред и выяснение сортовой высокой генерационной устойчивости для дальнейших исследований и работ по вирусустойчивости.

МЕТОДИКА

В качестве исходного материала использованы материнские растения 21 сорта (Alpa, Adretta, Ardo, Astrid, Brita, Luce, Diamant, Интера, Ковале, Каслар, Лазунок, Манка, Матс, Нода, Овер, Орни, Превадетт, Шеммер, Свеха, Фьянин, Фрела, Эва) полученные на НИИ Гибрида биотехнологии СВНКА.