

УДК 575.3

Людмила ТИМОФЕЕВА

АКТИВНОСТЬ ЯДЕРНОЙ ОБОЛОЧКИ У НУЛЛИ-ТЕТРАСОМНОЙ ЛИНИИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В ПРОФАЗЕ МЕЙОЗА

В процессе генетической стабилизации природных амфидиплоидов важную роль играет функциональная деятельность отдельных хромосом. Так, у гексаплоидной мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. em Thell, которая представляет собой сложный естественный аллополиплоид, содержащий три различных генома А, В и D ($2n=42$), в регуляции поведения хромосом в мейозе в основном участвуют хромосомы третьей (3А, 3В и 3D) и пятой (5В, 5D и 5А) гомеологичных групп (Riley и др., 1966; Feldman, 1966; Mello-Sampayo, 1971; Sears, 1976). Установлено, что ведущая роль в диплоидизации мейоза у полиплоидных пшениц принадлежит хромосоме 5В (Ячевская, 1971; Голубовская, 1975). Несмотря на различное происхождение геномов А, В и D, генетически они близки, т. е. частично гомологичны. Однако в мейозе хромосомы гексаплоидной пшеницы ведут себя подобно хромосомам диплоидного вида: спаривание идет только между полностью гомологичными партнерами набора. В диакинезе — метафазе I деления мейоза во всех микроспорах наблюдается по 21 биваленту. В отсутствие обоих гомологов хромосомы 5В в метафазе I мейотического деления, появляется большое число мультивалентов, в образовании которых доказано участие гомеологичных хромосом (Riley, Kempna, 1963; Riley и др., 1966). Кроме того, у гибридов при отсутствии хромосомы 5В может происходить гомеологичная конъюгация не только между хромосомами различных геномов (А, В и D) самой пшеницы, но и между хромосомами родственных видов (Lacadena, 1967). Это особенно важно в селекции при выведении новых сортов с помощью метода отдаленной гибридизации.

Следует отметить, что даже одной дозы хромосомы 5В (т. е. одного из двух гомологов) достаточно для того, чтобы конъюгация хромосом у мягкой пшеницы осуществлялась правильно (Feldman, 1966; Riley, Chapman, 1967). Таким образом, выяснение специфичности влияния хромосомы 5В на конъюгацию чрезвычайно важно, так как помогает понять способ диплоидизации такого сложного естественного аллополиплоида, каковым является мягкая пшеница.

Установлено, что влияние хромосом 5В, 3В, 3D и 5D связано с действием локализованных в них мейотических генов (Riley, Chapman, 1967; Sears, 1976). В длинном плече хромосомы 5В локализован локус *ph 1*, нормальный аллель которого предотвращает синапсис между частично гомологичными хромосомами из разных геномов, т. е. гомеологами (Sears, 1977). Получение мутаций по генам, ответственным за регуляцию процесса мейоза — перспективный путь познания механизмов мейоза, его генетического контроля (Голубовская, 1982). Электронно-микроскопическое исследование таких мутантов позволяет выявить первичный цитологический эффект нарушений конъюгации, вызванных той или иной мутацией (Голубовская и др., 1980а, 1980б). Другой путь

в этом направлении — ультраструктурное изучение профазных ядер растений, нуллисомных по тем хромосомам, которые участвуют в осуществлении нормального синапсиса (Тимофеева, Богданов, 1982).

Образование мультивалентов и унивалентов в диакинезе—метафазе I может быть следствием ультраструктурных цитологических изменений на более ранних стадиях профазы мейоза. С целью выявления таких первичных цитологических отклонений нами было предпринято электронно-микроскопическое исследование линии мягкой пшеницы сорта 'Чайниз Спринг' нуллисомной по хромосоме 5B. Эуплоидная форма этого сорта пшеницы интенсивно изучается в настоящее время при помощи электронного микроскопа (McQuade, Basset, 1977; Bennett и др., 1979; McQuade, Picles, 1980; Hobolth, 1981; Jenkins, 1983), но нам неизвестно ни одной работы, касающейся ультраструктурного изучения линий пшеницы, у которых отсутствуют отдельные хромосомы.

У исследуемой нами линии пшеницы отсутствие обеих хромосом 5B компенсировано двумя лишними гомологами 5D; в результате в геноме этой линии оказывается нулевая доза 5B и четыре дозы хромосомы 5D (Sears, 1966). Поскольку не нарушается баланс хромосом ($2n - 2 + 2 = 42$), такие линии, во-первых, более стабильны в мейозе и, во-вторых, фертильны. Выбор линии с дополнительными хромосомами 5D, а не 5A, не случаен. При изучении конъюгации хромосом у межвидовых и межродовых гибридов было обнаружено, что действие хромосомы 5D прямо противоположно действию хромосомы 5B по влиянию на конъюгацию хромосом в мейозе. Гибриды мягкой пшеницы с рожью, имеющие лишнюю дозу 5D, склонны к увеличению гомеологической конъюгации хромосом (Feldman и др., 1966).

Материал и методика

Объектом исследования служили материнские клетки пыльцы (МКП) нулли-тетрасомной линии мягкой пшеницы 'Чайниз Спринг', у которой отсутствие обеих гомологов хромосомы 5B компенсировано двумя дополнительными хромосомами 5D, и эуплоидной формы пшеницы этого же сорта. Семена нулли-тетрасомной линии и эуплоида 'Чайниз Спринг' были получены из Института цитологии и генетики СО АН СССР от О. И. Майстренко. Для фиксации брали пыльники из молодых колосьев у растений, находящихся в фазе трубки, начиная с ранней профазы мейоза и кончая диплотеной — диакинезом. Ввиду несинхронности протекания мейоза у злаков проводился гистологический контроль и идентификация стадии мейоза для каждого колоска, считая, что каждая тройка пыльников находится приблизительно на одинаковой стадии. Для электронно-микроскопического изучения пыльники фиксировали в 4% растворе глутар-альдегида на 0,1 М фосфатном буфере с добавлением 0,1 М сахарозы (рН 7,2) 2 ч при комнатной температуре, затем, сильно разбавив фиксатор фосфатным буфером (в 3—4 раза), оставляли на ночь в холодильнике. После отмывки фиксатора буфером проводили дофиксацию 1% раствором осмия на фосфатном буфере в течение 1 ч. Фиксатор отмывали дистиллированной водой, пыльники обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации. Затем материал пропитывался в ряде смесей эпона с ацетоном (1:3; 1:2; 1:1; 2:1; 3:1) и заключался в чистый эпоно с катализатором. Полимеризация проводилась в термостате при 60°C двое суток. Срезы изготавливались на ультрамикротоме ЛКВ-III, контрастировались по общепринятой методике двойного окрашивания. Материал на срезах изучался в электронных микроскопах «Tesla» BS 613 и HU-11E (лаборатория электронной микроскопии ЛГУ).

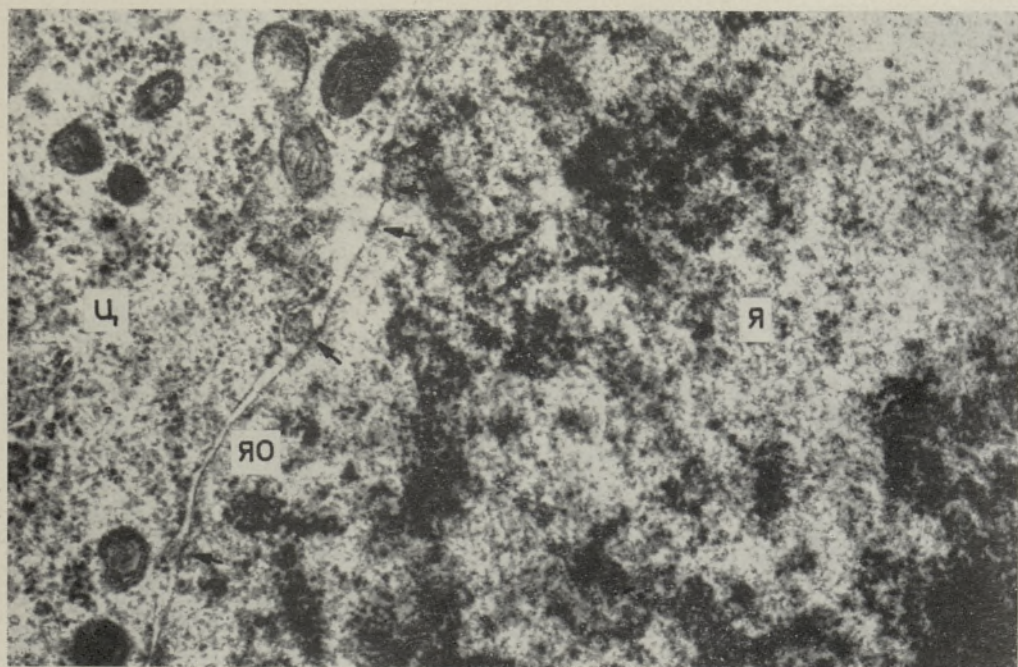


Рис. 1. Локальное расширение мембран ядерной оболочки (яо) в лептотенном ядре МКП нулли-5В-тетра-5D линии пшеницы "Чайниз Спринг". Заметны небольшие скопления тонкоструктурированного фибриллярного материала в расширенном перинуклеарном пространстве. я — ядро, ц — цитоплазма. Стрелками указаны профили ядерных пор. Увел. $\times 25\,000$.

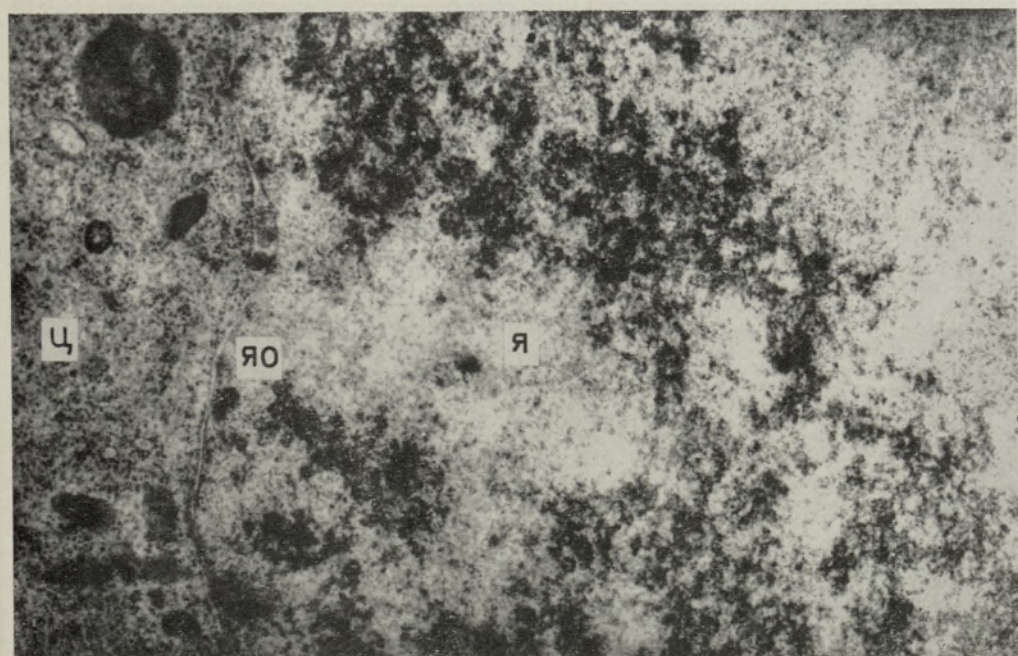


Рис. 2. Скопления электронноплотного фибриллярно-гранулярного материала в расширенном перинуклеарном пространстве МКП (здесь и на всех остальных рисунках та же линия пшеницы) на стадии ранней зиготены. Увел. $\times 15\,000$.

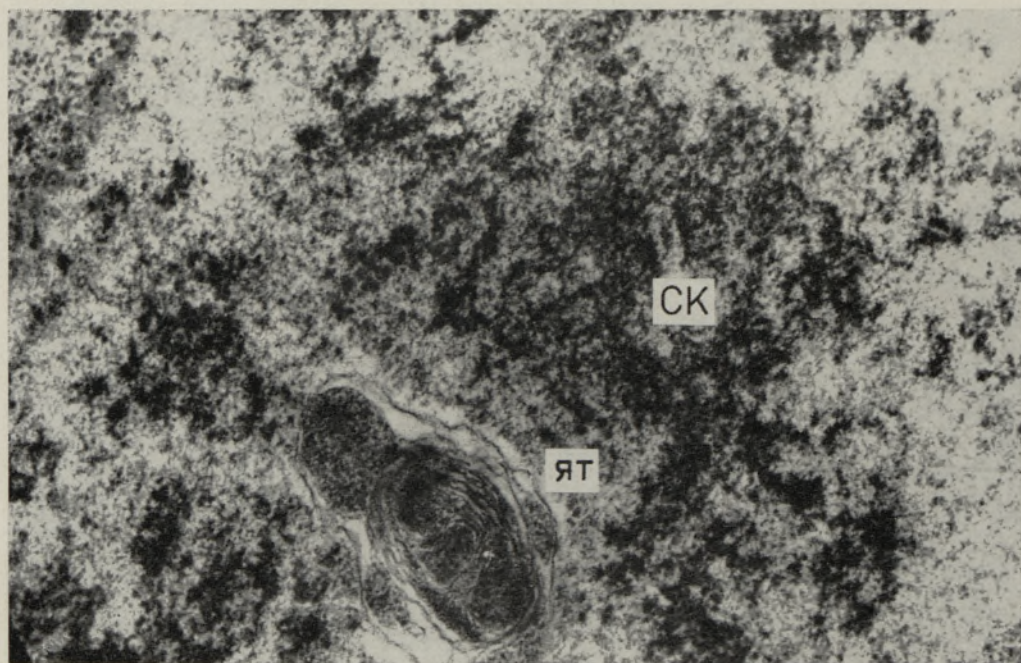


Рис. 3. Многомембранное ядерное тело (ят) в зиготном ядре МКП. Виден небольшой фрагмент синаптонемного комплекса (СК). Увел. $\times 19\,000$.

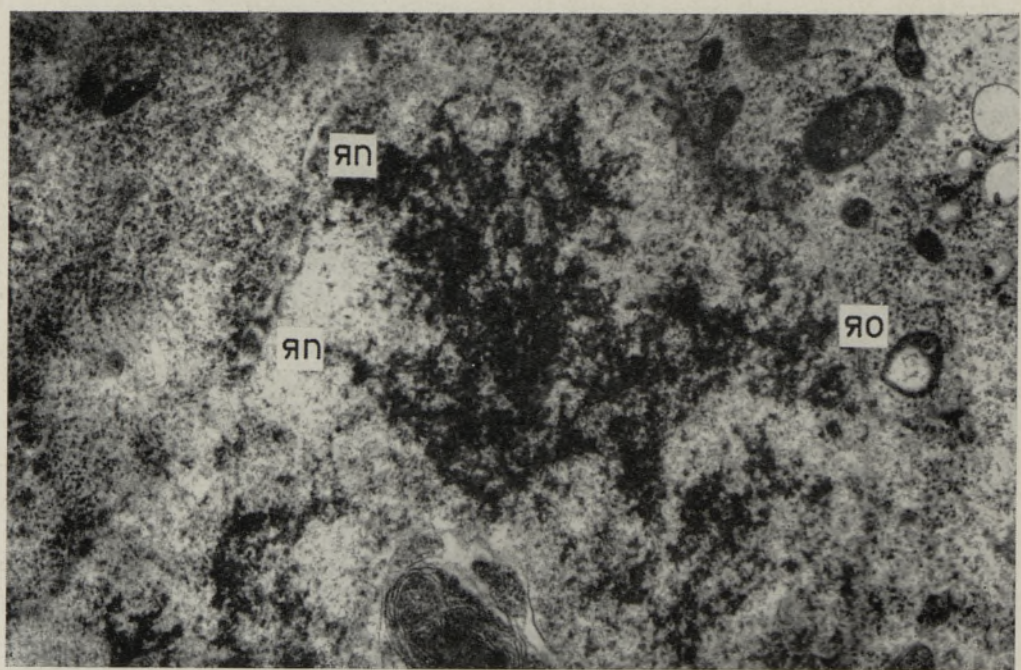


Рис. 4. Лопасть зиготного ядра с заходящим в него теломером хромосомы. В ядерной оболочке (яо) большое количество ядерных пор (яп). Хорошо заметен транспорт через них фибриллярного материала. Увел. $\times 15\,000$.

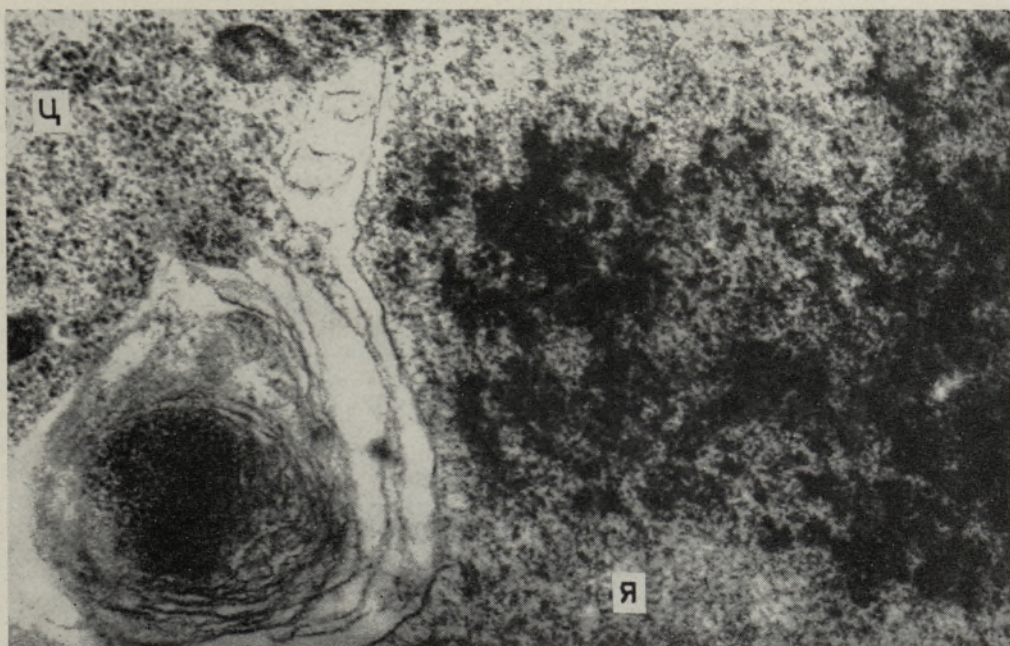


Рис. 5. Образование многомембранной структуры в расширенном перинуклеарном пространстве МКП на стадии зиготы. Увел. $\times 25\,000$.

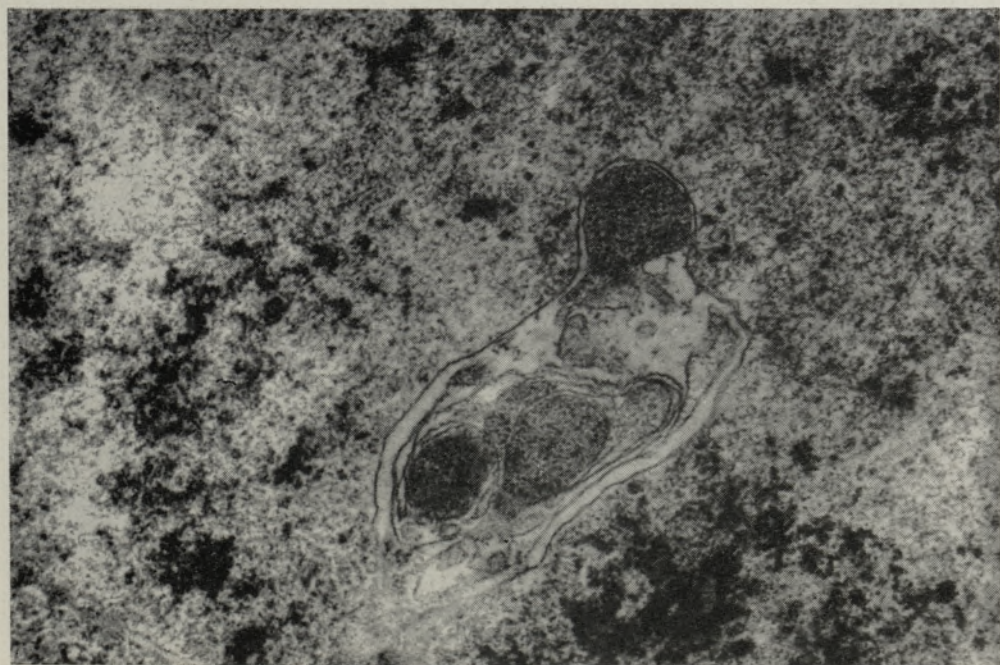


Рис. 6. Инвагинация многомембранного тела в ядро. Увел. $\times 19\,000$.

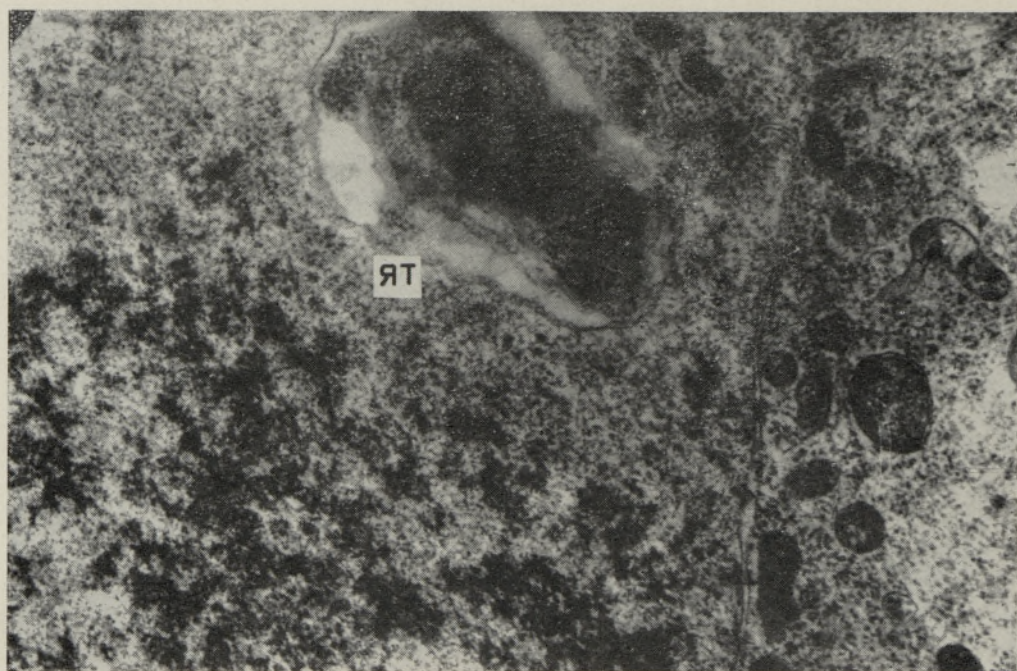


Рис. 7. Одномембранное ядерное тело (ят) с фибриллярно-гранулярным содержанием.
Увел. $\times 19\ 000$.

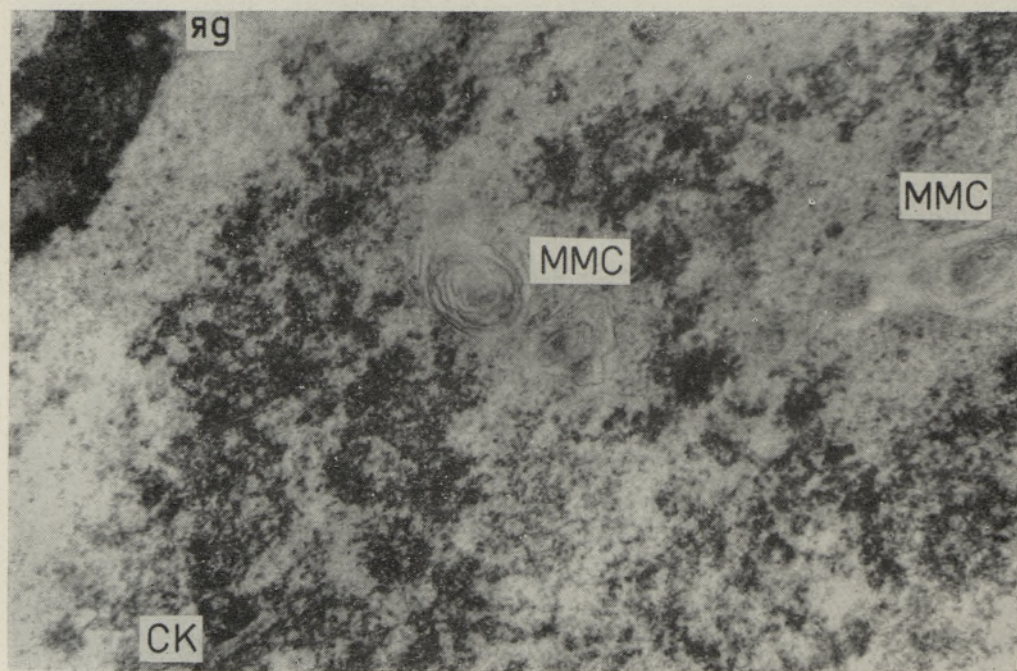


Рис. 8. Многомембранные структуры (ММС) типа «завитка». яд — вакуолизованное ядрышко. Увел. $\times 10\ 000$.

Результаты и обсуждение

При сравнительном ультраструктурном исследовании МКП нулли-тетрасомной линии пшеницы 'Чайниз Спринг' (нулли-5В-тетра-5D) и эуплоидных (контрольных) растений нами были обнаружены в основном сходные картины. Различия относятся к состоянию мембран ядерной оболочки, их повышенной активности у изучаемой линии.

На стадии лептотены—ранней зиготены ядро мейоцита характеризуется наличием электронноплотных осевых тяжей, идущих вдоль оси хромосомы. Хроматин, окружающий осевой тяж, в это время в достаточной мере декоонденсирован. Хромосомы разбросаны по всему ядру. Нуклеоплазма электроннопрозрачная. В ней выявляется значительное количество электронноплотных гранул, могущих свидетельствовать о синтетической активности ядра на этой стадии. Ядерная оболочка двуслойная, хорошо выраженная, с часто расположенными ядерными порами. У нулли-5В-тетра-5D линии пшеницы уже на этой стадии обнаруживается значительная активность мембран ядерной оболочки. Местами ее мембраны расходятся, образуя расширения перинуклеарного пространства. Хорошо заметен транспорт из ядра через ядерные поры тонкоструктурированного материала (рис. 1). Накапливаясь в перинуклеарном пространстве, этот материал становится более плотным и объемным: скопления фибриллярно-гранулярного материала образуют своеобразные розетки, превосходящие по размерам диаметр ядерных пор. В таких местах мембраны ядерной оболочки все больше расходятся друг от друга, окружая эти розетки (рис. 2).

Во время зиготены—пахитены в результате сближения осевых тяжей гомологичных хромосом формируются синаптонемные комплексы (СК). По своей морфологии СК у нулли-5В-тетра-5D линии не отличаются от таковых у эуплоидных растений. На стадии ранней зиготены СК имеет еще небольшую протяженность по длине хромосомы. На рис. 3 виден такой участок СК с выраженным центральным элементом и электронноплотными боковыми элементами. Хроматин конденсирован незначительно. Каждая спаренная хромосома, образуя бивалент, на срезе занимает теперь значительное место. Ядрышко вакуолизовано, с гранулярным компонентом по периферии. Ядро мейоцита становится лопастным. В лопасти ядра, глубоко выступающей в цитоплазму, заходят плечи отдельных хромосом. В ядерной оболочке сохраняется высокая частота ядерных пор. У исследуемой линии пшеницы перинуклеарное пространство местами расширено, в нем наблюдаются скопления фибриллярно-гранулярного материала (рис. 4). Между лопастями ядра можно наблюдать разнообразные многомембранные закрученные структуры. На рис. 5 заметно, что в их образовании принимают участие мембраны ядерной оболочки. Мембранные ядерные структуры на этой стадии характеризуются большим разнообразием, они различаются по форме и содержанию— в состав некоторых из них входит электронноплотный гранулярный компонент (рис. 5, 6), окруженный многочисленными мембранами, причем количество мембран, отделяющих содержимое структур от нуклеоплазмы, сильно варьирует. Встречаются овальные многомембранные структуры и структуры неправильной формы. Размеры этих мембранных ядерных структур также сильно колеблются— от 0,5 до 1,5 мкм. Иногда такие структуры состоят только из многократно закрученных мембран, образуя подобие мембранного завитка. Обнаруживаются и более сложные многомембранные структуры с несколькими центрами гранулярного материала, вокруг которых накручены мембраны (рис. 3, 6). В состав этих тел входят и скопления гранулярного материала, не окруженные мембранами. Все вместе они

окружены внутренней мембраной ядерной оболочки. Наблюдаются и такие тела, у которых электронноплотное фибриллярно-гранулярное содержимое отделяется от нуклеоплазмы только одной мембраной (рис. 7). Следует отметить, что в многомембранных структурах, где гранулярный компонент окружен несколькими мембранами, признаки деградации не заметны, напротив, в структурах, в которых только одна мембрана отделяет их от нуклеоплазмы, тонкая структура содержимого выявляется плохо.

На поздней зиготене—ранней пахитене, когда СК уже значительно развит по длине хромосом, также обнаружены многомембранные структуры у нулли-тетрасомной линии пшеницы. Они могут впячиваться глубоко вовнутрь ядра. Отдельные мембранные завитки можно наблюдать расположенными внутри ядра далеко от ядерной оболочки (рис. 8). Вероятно, некоторые из них могут терять связь с последней. На этой стадии ядро утрачивает столь характерный для предыдущей стадии лопастной вид.

К стадии поздней пахитены—ранней диплотены ядра мейоцитов достигают значительных размеров. Нуклеоплазма становится электронноплотной. СК пахитенных бивалентов достигает своего максимального развития. Хроматин характеризуется значительной плотностью. Ядро округлое, без лопастей. Ядерная оболочка ровная, с небольшим количеством ядерных пор, двуслойность ее местами плохо выявляется. Хроматин диплотенных мейоцитов сильно конденсирован, на срезах выявляется крупными электронноплотными глыбами. На продольном срезе бивалентов можно видеть щель между гомологами, в некоторых местах которой обнаруживаются довольно длинные участки СК с центральным и боковыми элементами. Никаких мембранных структур, подобных описанным выше на этой стадии, мы не наблюдали ни у нулли-5В-тетра-5D линии пшеницы, ни у эуплоида, хотя транспорт электронноплотных гранул из ядра в цитоплазму осуществляется и здесь. Ядрышко компактное, электронноплотное, без гранулярного компонента по периферии.

В строении цитоплазмы не выявлено существенных различий между нулли-тетрасомной линией и эуплоидной формой этого же сорта пшеницы.

Анализ полученных результатов, а также данные литературы наводят на мысль о неслучайной активности мембран ядерной оболочки в профазе I деления мейоза у исследуемой линии пшеницы. Наличие разнообразных мембранных структур (глубокие впячивания мембран ядерной оболочки в ядро, расширения перинуклеарного пространства и накопление в нем фибриллярного и гранулярного материала, закручивания мембран ядерной оболочки и образование многомембранных структур типа завитков, состоящих только из мембран или содержащих гранулярнофибриллярный компонент) у растений нуллисомных по хромосоме 5В и отсутствие столь значительной активности мембран ядерной оболочки у эуплоидной формы пшеницы этого же сорта ('Чайниз Спринг'), вероятно, могут свидетельствовать о влиянии этой хромосомы на состояние ядерной оболочки и осуществляется оно, по всей видимости, уже во время ранних стадий профазы мейоза, а именно, лептотены—пахитены. При светооптическом изучении растений с отсутствующими гомологами хромосомы 5В нарушения конъюгации выявляются значительно позже: в диакинезе — метафазе.

Необычное поведение мембран ядерной оболочки во время профазы I деления описано для нормального мейоза у некоторых животных и растений. Так, в сперматоцитах диплоидного тутового шелкопряда *Bombyx mori* и наземного моллюска *Succinea putris* формируются мембранные завитки (Данилова, Верейская, 1970; Данилова, 1973а; Дани-

лова, Шилейко, 1978); в ооцитах того же шелкопряда образуется ядерный пузырек (Rasmussen, 1976); у некоторых ракообразных мембраны ядерной оболочки расходятся и расширенное перинуклеарное пространство приобретает сложную структурированность (Meek, Moses, 1961); в микроспорогенезе у *Lilium martagon* наружная мембрана ядерной оболочки образует блеббинги (Sheffield и др., 1979); у *Lilium candidum* ядерная оболочка формирует своеобразные «карманы», выступающие глубоко в цитоплазму, в которые заходят плечи отдельных хромосом (Богданов, 1983), у *Lycopersicon*, *Pinus* и двух видов папоротников в микроспороцитах обнаружены ядерные вакуоли, на более поздних стадиях своего существования некоторые из них становятся структурированными (Sheffield и др., 1979). Повышенная активность мембран ядерной оболочки во время мейоза замечена и у других, изученных в этом отношении организмов (Данилова, 1978). Как видно, проявления ее у разных организмов различны. Это мембранные завитки, блеббинги, ядерные пузырьки и вакуоли, мультивезикулярные и ламеллярные тела, многочисленные складки и инвагинации, локальные расширения сложно структурированного перинуклеарного пространства. В образовании одних из них участвует внутренняя мембрана ядерной оболочки, другие формируются за счет наружной; в некоторых случаях наблюдается одновременная активность обеих мембран. Однако, несмотря на все разнообразие структур, формирующихся в результате повышенной активности мембран ядерной оболочки, для большинства организмов подчеркивается обязательность их образования в процессе мейоза (Данилова, 1978).

Напротив, повышенная активность мембран ядерной оболочки у исследуемой нулли-5В-тетра-5D линии пшеницы 'Чайниз Спринг' связана с аномалией — отсутствием обоих гомологов хромосомы 5В.

Известно, что в ранней профазе мейоза теломерные концы осевых стержней хромосом прикрепляются к внутренней поверхности ядерной мембраны, постепенно сдвигаясь они сближаются, и на стадиях лептотены—пахитены осуществляется конъюгация гомологичных хромосом с образованием бивалентов, ультраструктурным выражением которых являются синаптонемные комплексы (Bennett и др., 1974).

Мембранные структуры, образовавшиеся в результате атипичного поведения ядерной оболочки при отсутствии хромосомы 5В, могут занимать значительное место в ядре профазного мейоцита и нарушают, вероятно, тем самым правильное распределение теломеров хромосом относительно друг друга на внутренней поверхности ядерной оболочки.

М. Фельдман с соавторами (Feldman, 1966; Feldman и др., 1966), изучая влияние дозы хромосомы 5В на взаимное расположение гомологов в метафазе митоза, установили, что гомологи лежат в ядре ближе, чем гомеологи. Предполагается, что при отсутствии хромосомы 5В изменяется относительное положение точек, в которых соприкасаются гомологичные хромосомы.

И в мейотических клетках при таком нарушении распределения теломеров хромосом на внутренней поверхности ядерной оболочки, при отсутствии хромосомы 5В гомеологи могут оказаться ближе друг к другу, чем гомологи, и, как следствие этого, конъюгация идет случайно — не строго между гомологичными хромосомами, но и между хромосомами из других геномов. Кроме того, мембранные структуры, заходя глубоко в ядро, возможно, препятствуют сближению хромосом и внутри ядра, далеко от мест прикрепления последних к ядерной оболочке. Все это, вероятно, и приводит к образованию мультивалентов и унивалентов и в конечном результате к нарушениям мейотического спаривания.

Нарушения конъюгации гомологичных хромосом вследствие атипич-

ного поведения ядерной оболочки были обнаружены в ядрах сперматоцитов полиплоидных самцов тутового шелкопряда, вступивших на путь атипичного развития (Данилова, 1973б; 1978). В норме правильному спариванию гомологичных хромосом предшествует образование мембранных завитков из внутренней ядерной мембраны, которая, закручиваясь, подтягивает теломеры гомологов друг к другу и способствует тем самым правильному синапсису. В атипичных сперматоцитах мембрана ядра вместо завитков образует обширные вакуоли или внутриядерные пузырьки, занимающие большую часть объема ядра. Это приводит не только к образованию поливалентов, но и к слипанию негомологичных хромосом, т. е. появлению т. н. окто- и гексавалентов, не имеющих отношения к истинной конъюгации (Верейская, 1965; Данилова, 1978).

Таким образом, атипичное поведение мембран ядерной оболочки может иметь серьезные последствия для мейотического спаривания. Вероятно, для того, чтобы конъюгация хромосом осуществлялась бивалентно, требуется соответствующее поведение мембран ядерной оболочки. Следовательно, можно допустить, что нарушение строго гомологичной конъюгации при отсутствии хромосомы 5В вызвано атипичным поведением ядерной оболочки во время лептотены—пахитены, которое по времени совпадает с процессом формирования СК. Формирование мультивалентов и унивалентов в диакинезе — метафазе I, таким образом, вторично по отношению к первичному цитологическому эффекту — образованию мембранных ядерных структур.

При электронно-микроскопическом анализе мутантов кукурузы был установлен первичный цитологический эффект специфических мутаций, влияющих на конъюгацию и расхождение хромосом (Голубовская, 1983). Так у мутанта *dsy* аномалии расхождения хромосом и появление нарушений на стадии тетрад вызваны преждевременным разрушением нормально развитого СК, у мутанта *afd* нарушения гомологичной конъюгации связаны с аномалиями построения СК. Благодаря изучению мейотических мутантов установлен генный контроль отдельных событий мейоза.

Основываясь на концепции генного контроля событий мейоза, можно предположить, что именно в хромосоме 5В мягкой пшеницы локализован ген (гены), регулирующий поведение ядерной оболочки в профазе мейоза. Отсутствие хромосомы с этими генами, вероятно, и приводит к атипичному поведению ядерной оболочки, проявляющемуся в образовании разнообразных мембранных структур, что в свою очередь вызывает нарушение строго гомологичной конъюгации.

Таким образом, электронно-микроскопические исследования профазных ядер растений, нуллисомных по хромосомам, участвующим в регуляции мейоза, позволяют выявлять первичные цитологические отклонения, приводящие ко вторичному нарушению мейотического спаривания.

ЛИТЕРАТУРА

- Богданов Ю. Ф. Ультраструктура хромосом и синаптонемного комплекса в профазе мейоза у лилии. — Цитология, 1983, 25, № 1, 17—23.
- Верейская В. Н. Мейоз у самцов бисексуально размножающихся аллотетраплоидов тутового шелкопряда. — Генетика, 1965, 4, № 1, 54—62.
- Голубовская И. Н. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. М., 1975, 319—322.
- Голубовская И. Н. Генетическая регуляция мейоза у растений. — Тез. докл. IV Всесоюз. съезда генет. и селекц. им. Вавилова, М., 1982, 132—133.
- Голубовская И. Н. Генетический контроль мейоза. — Автореф. докт. дис. Новосибирск, 1983.

- Голубовская И. Н., Сафонова В. Т., Христолюбова Н. Б. Последовательность включения мейотических генов кукурузы в процессе мейоза. — Докл. АН СССР, 1980а, 250, № 2, 458—460.
- Голубовская И. Н., Христолюбова Н. Б., Сафонова В. Т., Шамина Н. В. Мейоз как генетически регулируемый онтогенетический процесс. — Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по генетике развития растений. Ташкент, 1980б, 154—155.
- Данилова Л. В. Электронно-микроскопическое изучение мейоза у диплоидов тутового шелкопряда. — Онтогенез, 1973а, 4, № 1, 40—48.
- Данилова Л. В. Электронно-микроскопическое изучение мейоза в олигопиренных сперматоцитах тутового шелкопряда. — Онтогенез, 1973б, 4, № 3, 281—287.
- Данилова Л. В. Ультраструктурное исследование сперматогенеза. — М., 1978, 11—44, 122—149.
- Данилова Л. В., Верейская В. Н. Ламеллярные тела в сперматогенезе тутового шелкопряда. — Онтогенез, 1970, 1, № 5, 501—508.
- Данилова Л. В., Шилейко Л. В. Активность ядерной мембраны в сперматоцитах янтарки *Succinea putris*. — Цитология, 1978, 20, № 8, 876—881.
- Тимофеева Л. П., Богданов Ю. Ф. Перспективы использования электронной микроскопии мейотических хромосом для прикладной цитогенетики. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1982, 31, № 2, 91—100.
- Ячевская Г. Л. Геномный состав мягкой пшеницы. — В кн.: Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М., 1971.
- Bennett, M. D., Stern, H., Woodward, W. Chromatin attachment to nuclear membrane of wheat pollen mother cells. — Nature, 1974, 252, 395—396.
- Bennet, M. D., Smith, J. B., Simpson, S., Wells, B. Intracellular fibrillar material in cereal pollen mother cells. — Chromosoma, 1979, 71, N 4, 289—332.
- Feldman, M. The effect of chromosome 5B, 5D and 5A on chromosomal pairing in *Triticum aestivum*. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1966, 55, N 6, 1447—1453.
- Feldman, M., Mello-Sampayo, T., Avivi, L. Somatic association in *Triticum aestivum*. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1966, 56, N 4, 1192—1199.
- Feldman, M., Mello-Sampayo, T., Avivi, L. Somatic association of homoeologous chromosomes in *Triticum aestivum*. — Chromosoma, 1972, 37, N 3, 209—222.
- Hobolth, P. Chromosome pairing in allohexaploid wheat var. 'Chinese Spring'. Transformation of multivalents into bivalents, a mechanism for exclusive bivalent formation. — Carlsberg Res. Commun., 1981, 46, 129—173.
- Jenkins, G. Chromosome pairing in *Triticum aestivum* cv. 'Chinese Spring'. — Carlsberg Res. Commun., 1983, 48, N 3, 255—283.
- Lacadena, J. R. Introduction of alien variation into wheat by gene recombination. 1. Crosses between mono 5B *Triticum aestivum* L. and *Secale cereale* L. and *Aegilops columnaris* Zhuk. — Euphytica, 1967, N 16, 221—230.
- McQuade, H. A., Basset, B. Synaptonemal complex in premeiotic interphase of pollen mother cells of *Triticum aestivum*. — Chromosoma, 1977, 63, N 2, 153—159.
- McQuade, H. A., Pickles, D. G. Observations on synaptonemal complexes in premeiotic interphase of wheat. — Am. J. Botany, 1980, 67, N 9, 1361—1374.
- Meek, G. A., Moses, M. J. Microtubulation of inner membrane of the nuclear envelope. — J. Biophys. Biochem. Cytol., 1961, N 10, 121—131.
- Mello-Sampayo, T. Genetic regulation of meiotic chromosome pairing by chromosome 3D of *Triticum aestivum*. — Nature New Biol., 1971, 230, N 1, 22—23.
- Rasmussen, S. W. The meiotic prophase in *Bombyx mori* females analysed by three-dimensional reconstructions of synaptonemal complexes. — Chromosoma, 1976, 54, N 4, 245—293.
- Riley, R., Chapman, V. Effect of altered dosage of 5B¹ on meiotic chromosomes pairing in *Triticum aestivum*. — Nature, 1967, 216, 60—62.
- Riley, R., Chapman, V., Young, R. M., Belfield, A. Control of meiotic chromosome pairing by the chromosomes of homoeologous group 5 of *Triticum aestivum*. — Nature, 1966, 212, 1475—1477.
- Riley, R., Kempanna, C. The homoeologous nature of the nonhomoeologous meiotic pairing in *Triticum aestivum* deficient for chromosome Y (5B). — Heredity, 1963, 18, 287—306.
- Sears, E. R. Nullisomic-tetrasomic combination in hexaploid wheat. — In: Chromosome Manipulations and Plant Genetics. Edinburgh, 1966, 29—45.
- Sears, E. R. Genetic control of chromosome pairing in wheat. — Annual Rev. Genet., 1976, 10, 31—51.
- Sears, E. R. An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat. — Can. J. Gen. Cytol., 1977, 19, N 4, 585—593.
- Sheffield, E., Sawood A. H., Bell, P. R. The development of nuclear vacuoles during meiosis in plants. — Planta, 1979, 146, N 5, 597—601.

Ljudmilla TIMOFEJEVA

**PEHME NISU NULLI-TETRASOOMSE LIINI TUUMAKESTA AKTIIVSUS
MEIOOSI PROFAASIS**

Pehme nisu sordi 'Chinese Spring' nulli-tetrasoomsel liinil (5B kromosoomi mõlema homoloogi puudumine sellel on kompenseeritud kahe täiendava 5D kromosoomiga) täheldati tuumakesta membraanide märkimisväärset aktiivsust meioosi profaasis. Kirjeldatakse mitmesuguseid membraanseid struktuure, mis formeeruvad sellise aktiivsuse tagajärjel. Arutletakse võimalikke seoseid 5B kromosoomi puudumise ja tuumakesta membraanide käitumise vahel meioosi profaasis.

Lyudmila TIMOPHEYEVA

**THE ACTIVITY OF NUCLEAR MEMBRANES DURING THE MEIOTIC
PROPHASE IN THE NULLI-TETRASOMIC LINE OF BREAD WHEAT**

The electron-microscopic analysis of the meiotic prophase in the nulli-5B-tetra-5D compensated line of the 'Chinese Spring' variety has revealed an increased activity of nuclear membranes resulting at the formation of different kind of membraneous structures. The results of the present investigation indicate a possible connection between the absence of the 5B chromosome and the nuclear membrane behaviour in the meiotic prophase of wheat.