

UDC 575.222.73: 633.11
AGRIS F30

<https://doi.org/10.33619/2414-2948/94/04>

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГИБРИДОВ F₁, ПОЛУЧЕННЫХ ОТ СКРЕЩИВАНИЯ ЛИНИЙ *Triticum aestivum* L. С ВИДАМИ *Aegilops* L.

©Намазова Л. Г., Институт генетических ресурсов НАН Азербайджана,
г. Баку, Азербайджан, leman.namazova.92@mail.ru

©Алиева А. Д., д-р биол. наук, Институт генетических ресурсов НАН Азербайджана,
г. Баку, Азербайджан, arzu2007@mail.ru

CYTOGENETIC ANALYSIS OF F₁ HYBRIDS DERIVED FROM CROSSINGS OF *Triticum aestivum* L. LINES WITH *Aegilops* L. SPECIES

©Namazova L., Genetic Resources Institute of Azerbaijan NAS, Baku, Azerbaijan,
leman.namazova.92@mail.ru

©Aliyeva A., Dr. habil., Genetic Resources Institute of Azerbaijan NAS,
Baku, Azerbaijan, arzu2007@mail.ru

Аннотация. В результате определения степени завязываемости семян в гибридных комбинациях, созданных между линиями *Triticum aestivum* L. и видами рода *Aegilops* L., а также цитогенетического анализа гибридов F₁ было установлено, что обладание родительских форм одинаковыми субгеномами при гибридизации не может гарантировать относительно высокий процент завязываемости, а при мейозе высокий уровень конъюгации хромосом. В то же время, не обнаружено никаких существенных коррелятивных отношений между уровнем конъюгации хромосом и фертильностью у исследуемых межродовых гибридов F₁.

Abstract. As a result of the studies seed settings of hybrid combinations obtained from the crossings between *Triticum aestivum* L. lines and *Aegilops* L. species, also the cytogenetic analysis of the F₁ hybrids belonging to these combinations have been established that possession joint subgenomes of parental forms is not guarantee a relatively high percentage of fertility at crosses, and a high level of chromosome pairing in meiosis. At the same time, no significant correlations were found between the level of chromosome conjugation and fertility in the studied intergeneric F₁ hybrids.

Ключевые слова: *Aegilops*, *Triticum aestivum*, межродовая гибридизация, гибридная комбинация, завязывание семян, гибриды F₁.

Keywords: *Aegilops*, *Triticum aestivum*, intergeneric hybridization, hybrid combination, seed set, F₁ hybrids.

Интрогрессия полезных генов других видов или пород в геном пшеницы приводит к изменению ее генотипа, что создает благоприятную основу для выбора подходящих форм с точки зрения селекции. Известно, что дикий предок пшеницы, *Aegilops* L., обладает такими важными агрономическими характеристиками, как количественное и качественное улучшение белка в зерне этого рода [1, 2], устойчивость к грибковым и вирусным заболеваниям [1–7], вредителям и нематодам [8–12], а также засухоустойчивости и

солевыносливости [13–16]. Однако лишь небольшое количество его хромосом может конъюгировать с хромосомами пшеницы и передавать им свои полезные гены с помощью обычных методов селекции.

Проведя систематические перекрестные связи между диплоидным типом *Ae. umbellulata* (UU, $2n=2x=14$) и тетраплоидным (AABB, $2n=4x=28$) сортом Langdon *Triticum durum* Desf., выявили 3 типа гибридной несовместимости и стали свидетелями демонстрации, что амфиплоидные растения F_1 ($2n=3x=21$) были либо сильно недоразвитыми, либо травяными [5].

Asghar M., Rao A., Farooq S. путем гибридизации определили частоту формирования хиазмы (ЧФХ), образованной конъюгацией между D-геном *Triticum aestivum* L. и хромосомами D-генома всех трех видов эгилопсов в полученных гибридах F_1 , обнаружили, что гомология между типом *Ae. tauschii* и геномами D *Triticum aestivum* L. выше (на каждую образовалось 11,9 хиазм), чем у видов *Ae. cylindrica* и *Ae. crassa* [4].

Возможность переноса инородных хромосом в мягкую пшеницу даже на самых низких уровнях ЧФХ показывает, что все три вида эгилопсов важны с точки зрения улучшения генофонда *Triticum aestivum* L. Так как *Triticum* L. и *Aegilops* L., которые считаются вторичным генофондом пшеницы, принадлежат к неконгруэнтным скрещиваниям, естественно, что уровень конъюгации между их хромосомами низкий, а различия между уровнями пloidности родительских форм также приводят к образованию слабых и бесплодных и, в лучшем случае, полустерильных гибридов во многих случаях в результате оплодотворения несбалансированных гибридов. Однако все препятствия на пути несовместимости генома и цитоплазмы во время гибридизации между этими видами не только не демотивируют тритикологов, но и побуждают их искать новые способы преодоления несовместимости между родами [17–20].

Основная цель исследования заключалась в проведении межполовой гибридизации для переноса полезных генов рода *Aegilops* L., которые контролируют важные агрономические признаки, перечисленные выше, путем гибридизации в линии мягкой пшеницы и изучение способности инородных хромосом конъюгировать во время мейоза.

Материалы и методы

В качестве материала исследования были использованы стабильные линии *Triticum aestivum* L. из коллекции отделения молекулярной цитогенетики 171ACS и 172ACS для рода *Aegilops* L. Многие виды были собраны из разных регионов Азербайджана сотрудниками отделения в ходе местных и международных экспедиций. Гибридологический метод использовался в основном для получения межродовых гибридов между пшеницей и эгилопсом. Колосья растений-реципиентов опыляли пыльцой опыленных и донорных растений по общепринятому правилу [21].

Полученные F_1 были тщательно проанализированы [22–25]. Ранней весной колосья гибридных растений фиксировались на стадии трубчатого образования. В качестве фиксатора использовали раствор Карнуа, состоящий из смеси спирта и уксусной кислоты в соотношении 3:1. Фиксированный материал переводили в 80° спиртовой раствор и хранили в холодильнике. Процесс исследования мейоза в материнских пыльцевых клетках (МПК) осуществлялся нижеследующим образом: пыльца снималась с цветков колоса и помещалась в тигли с раствором ацетокармина для окрашивания. Материал хранился в холодильнике до окрашивания при условии нагрева несколько раз в день (Рисунок). Результаты мейотического процесса были обработаны математически и статистически [25].

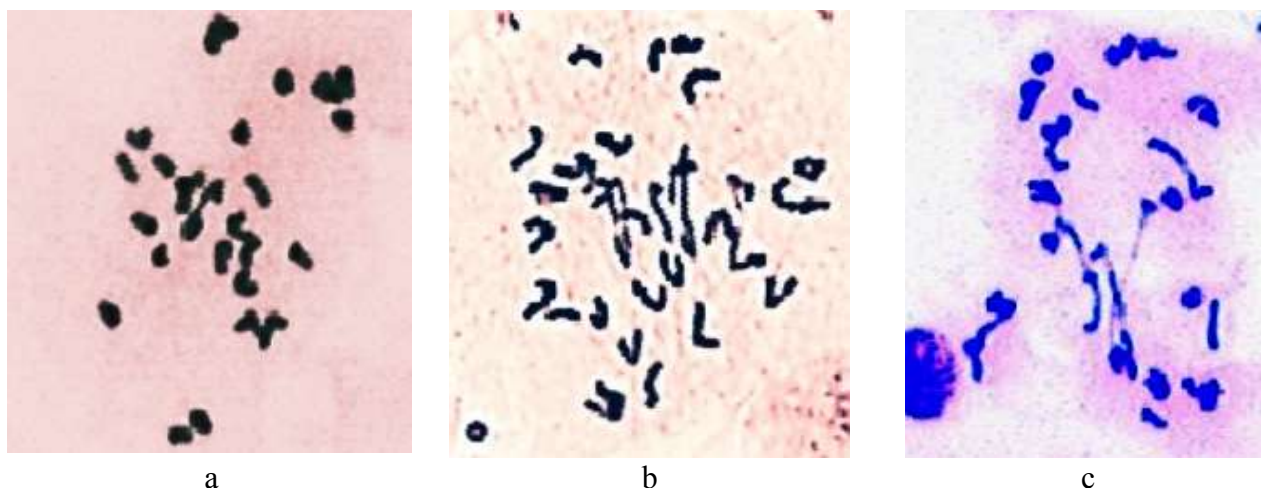


Рисунок. Метафаза во время мейоза у гибридов F_1 комбинаций: а — 171ACS $\times$ *Ae. umbellulata*, б — 171ACS $\times$ *Ae. biuncialis* и с — 171ACS $\times$ *Ae. recta*

Результаты и обсуждение

Результаты гибридизации линий *Triticum aestivum* L. 171ACS и 172ACS, принадлежащими к трем секциям *Cylindropyrum*, *Vertebrata* и *Aegilops* рода *Aegilops* L. подрода *Aegilops*, представлены в Таблице 1.

Таблица 1

ЗНАЧЕНИЯ ЗАВЯЗЫВАЕМОСТИ И ФЕРТИЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ F_1 В ГИБРИДНЫХ КОМБИНАЦИЯХ МЕЖДУ ЛИНИЯМИ *Triticum aestivum* L. И ВИДАМИ *Aegilops* L.

Комбинации	Завязываемость, %	Фертильность, F_1 %	Высота, см
Секция <i>Cylindropyrum</i>			
171ACS $\times$ <i>Ae. cylindrica</i> (Гобустан)	2,86	стерильны	64
172ACS $\times$ <i>Ae. cylindrica</i> (Ордубад-Тиви)	7,14	стерильны	75
Секция <i>Vertebrata</i>			
172ACS $\times$ <i>Ae. crassa</i> (Азербайджан) к-2422	1,35	—	—
<i>Ae. crassa</i> (Азербайджан) к-2422 $\times$ 172ACS	50,00	стерильны	64
171ACS $\times$ <i>Ae. trivialis</i> (Афганистан) к-1003	6,58	0,25	89
171ACS $\times$ <i>Ae. trivialis</i> (Афганистан) к-1012	6,48	0,14	88
172ACS $\times$ <i>Ae. vavilovii</i>	1,32	—	—
Секция <i>Aegilops</i>			
171ACS $\times$ <i>Ae. umbellulata</i> (Гирдиманчай)	14,52	0,06	121
171ACS $\times$ <i>Ae. peregrina</i> (Израиль) к-539384	1,25	стерильны	60
171ACS $\times$ <i>Ae. kotschy</i> (Азербайджан) к-91	32,90	0,03	75
172ACS $\times$ <i>Ae. kotschy</i> (Азербайджан) к-91	8,33	0,37	84
171ACS $\times$ <i>Ae. geniculata</i> (Испания) к-2113	10,00	стерильны	65
171ACS $\times$ <i>Ae. triuncialis</i> (Гирдиманчай)	2,70	стерильны	66

Комбинации	Завязываемость, %	Фертильность, F_1 %	Высота, см
172ACS × <i>Ae. triuncialis</i> (Гирдиманчай)	9,46	стерильны	82
171ACS × <i>Ae. biuncialis</i> (Гобустан)	5,17	0,63	100
171ACS × <i>Ae. columnaris</i> (Турция) k-3472	26,56	стерильны	84
171ACS × <i>Ae. neglecta</i> (Гирдиманчай)	31,08	0,06	75
171ACS × <i>Ae. neglecta</i>	1,56	стерильны	55
172ACS × <i>Ae. neglecta</i> (Гирдиманчай)	37,14	0,07	83
171ACS × <i>Ae. recta</i>	15,91	стерильны	76

Как видно из Таблицы 1, в гибридных комбинациях между линиями *Triticum aestivum* L. и видами эгилопса прививка зерна в лучшем случае составляла 50,00% (*Ae. crassa* × 172ACS) и 1,25% (171ACS × *Ae. peregrina*) в худшем случае, варьируя между этими двумя верхними и нижними пределами. Полученные гибридные зерна обычно были мелкими и рыхлыми.

Для определения характера конъюгации инородных хромосом у растений F_1 , полученных в результате прорастания этих зерен, был изучен процесс мейоза в каждом из них и полученные результаты представлены в Таблице 2.

Как видно из Таблицы 2, в гибридной комбинации между линией 171ACS *Triticum aestivum* L. и *Ae. cylindrica*, собранными в Гобустане, урожайность составила 2,86%, из обоих созревших зерен выросли пентаплоидные растения F_1 . Растения были стерильны, в среднем в высоту 64 см. Так, что из 392 цветков с колосом не удалось получить ни одного F_2 . При исследовании мейоза было замечено, что уровень конъюгации хромосом был очень низким. Хотя оба родителя, участвовавшие в приобретении гибрида, имели гомологичный субгеном формы D, количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составляло 0,58 и 2,32, количество унивалентов составляло 29,22, а ЧФХ составляла 3,48.

В гибридной комбинации между линией мягкой пшеницы 172ACS и *Ae. cylindrica*, собранными в деревне Ордубад-Тиви, урожай составил 7,14%, 2 из 4 семян проросли, и только один из этих проростков дал начало пентаплоидному растению F_1 . Растения были стерильны, в среднем в высоту 75 см. Таким образом, не удалось получить F_2 из 810 колосков. Однако кроме того, при исследовании мейоза уровень конъюгации хромосом оказался относительно высоким по сравнению с предыдущим одноименным гибридом. Так, что количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составило соответственно 5,22 и 1,80, количество унивалентов — 20,22, количество тривалентов — 0,24, а количество ЧФХ — 12,81.

Как видно, несмотря на то, что оба гибрида F_1 получили помеси между линией мягкой пшеницы и *Ae. cylindrica*, результаты мейотического анализа немного различались и уровень конъюгации хромосом у второго гибрида был примерно в 4 раза выше, чем у первого. С большой вероятностью это можно объяснить использованием в гибридизации двух разных экотипов вида *Ae. cylindrica* (Гобустан и Ордубад). Клетки были на 100% стерильными, а яйцеклетки были частично фертильными.

В гибридной комбинации между линией 172ACS и *Ae. crassa* азербайджанского происхождения урожай зерна составил 1,35%, и, несмотря на прорастание одного полученного хрупкого зерна, этот проросток после пересадки в поле был уничтожен. При участии этих родителей в обратной комбинации (*Ae. crassa* × 172ACS) урожай зерна был намного выше, т. е. 50%, по сравнению с простой комбинацией, и каждое из 3 полученных гибридных зерен дало начало пентаплоидным растениям F_1 .

Таблица 2
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОВЕДЕНИЯ ХРОМОСОМ В МЕЙОЗЕ ГИБРИДОВ F₁

МКП	Биваленты	Закрытые биваленты	Открытые биваленты	Униваленты	Триваленты	Квадриваленты	Число хиазм	2n
<i>Cylindropyrum</i>								
171ACS × <i>Ae. cylindrica</i> (Гобустан)								
119	2,90±0,65	0,58±0,42	2,32±0,26	29,20±1,29			3,48±0,18	35
172ACS × <i>Ae. cylindrica</i> (Ордубад-Тиви)								
112	7,03±0,38	5,22±0,25	1,80±0,41	20,22±0,79	0,24±0,10		12,81±0,52	35
<i>Vertebrata</i>								
<i>Ae. crassa</i> (Азербайджан) k-2422 × 172ACS								
118	3,52±0,52	0,09±0,12	3,42±1,50	27,18±1,33	0,26±0,19		4,13±0,46	35
171ACS × <i>Ae. trivialis</i> (Афганистан) k-1003								
133	5,08±0,37	1,94±0,41	3,14±2,36	31,50±0,55	0,11±0,08		6,31±0,42	42
171ACS × <i>Ae. trivialis</i> (Афганистан) k-1012								
101	4,87±0,45	0,86±0,22	4,00±3,31	31,60±0,88	0,22±0,12		6,17±0,49	42
<i>Aegilops</i>								
171ACS × <i>Ae. umbellulata</i> (Гирдиманчай)								
135	2,93±0,25	0,31±0,13	2,62±0,31	21,15±0,55	0,33±0,12		3,90±0,30	28
171ACS × <i>Ae. peregrina</i> (Израиль) k-539384								
135	3,91±0,40	0,56±0,26	3,36±2,22	26,99±0,94	0,06±0,08		4,61±0,43	35
171ACS × <i>Ae. kotschy</i> (Азербайджан) k-91								
109	4,48±0,18	0,46±0,12	4,02±0,16	26,04±0,39			7,74±0,20	35
172ACS × <i>Ae. kotschy</i> (Азербайджан) k-91								
144	3,57±0,29	0,51±0,36	3,06±0,40	26,99±0,84		0,15±0,11 гексав 0,05±0,11	4,76±0,74	35
171ACS × <i>Ae. geniculata</i> (Испания) k-2113								
119	4,28±0,22	0,86±0,23	3,43±0,37	25,90±0,82	0,18±0,14		5,52±0,40	35
171ACS × <i>Ae. triuncialis</i> (Гирдиманчай)								
108	2,10±0,27	0,18±0,12	1,92±2,82	30,62±0,70	0,06±0,09		2,40±0,46	35
172ACS × <i>Ae. triuncialis</i> (Гирдиманчай)								
80	3,30±0,26	—	3,30±0,26	28,10±0,71	0,10±0,14		3,51±0,13	35
171ACS × <i>Ae. biuncialis</i> (Гобустан)								
186	3,01±0,46	0,20±0,09	2,81±0,48	26,97±1,00	0,67±0,29		4,55±0,60	35
171ACS × <i>Ae. columnaris</i> (Турция) k-3472								
102	4,90±0,22	1,91±0,35	3,00±0,39	24,67±0,92	0,18±0,12		7,19±0,43	35
171ACS × <i>Ae. neglecta</i> (Гирдиманчай)								
111	4,11±0,36	0,32±0,11	3,78±1,87	26,40±0,86	0,13±0,09		4,81±0,47	35
171ACS × <i>Ae. neglecta</i>								
124	2,51±0,25	0,13±0,12	2,38±2,59	29,69±0,72	0,10±0,12		2,84±0,44	35
172ACS × <i>Ae. neglecta</i> (Гирдиманчай)								
123	5,41±0,50	1,56±0,31	3,98±2,29	23,93±1,36	0,08±0,08		7,26±0,44	35
171ACS × <i>Ae. recta</i>								
130	6,34±0,24	0,34±0,19	6,00±0,34	29,32±0,48			6,68±0,27	42

Средняя высота растений составила 64 см, все 328 колосков были стерильными. При исследовании мейоза было замечено, что уровень конъюгации хромосом очень низкий. Таким образом, количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составило 0,09 и 3,42 соответственно, количество унивалентов — 27,18, количество тривалентов — 0,26, а ЧФХ — 4,13.

Наибольшее количество уникальных аллелей было зарегистрировано Нагави и др. в образцах *Ae. crassa*, что указывает на то, что этот вид является отличным потенциальным источником новых генов для улучшения *Triticum aestivum* L. [13].

В гибридной комбинации между линией 171ACS и *Ae. trivialis* афганского происхождения урожай составил 6,58%, при этом каждое из 5 зерен проросло и давало нормальные основы гексаплоидных растений F₁. Средняя высота растений составила 89 см, фертильность 0,25%. Таким образом, было получено 4 зерна F₂ по 1622 цветков колоса. При изучении мейотического процесса у растений F₁ было определено, что количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составляло 1,94 и 3,14, количество унивалентов — 31,50, количество тривалентов — 0,11, количество ЧФХ равнялось 6,31.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и другим образцом *Ae. trivialis* (к-1012) афганского происхождения урожай зерна составил 6,48%, при этом 5 из 7 семян проросли, из которых только 4 дали основу растения F₁. Средний рост растений составил 88 см, фертильность — 0,14%, всего из 2 зерен F₂ было получено 1402 колоска. При изучении мейотического процесса у гексаплоидных растений F₁ количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составило 0,86 и 4,00, количество унивалентов — 31,60, количество тривалентов — 0,22, количество ЧФХ — 6,17.

В гибридной комбинации между линией 172ACS и *Ae. vavilovii* урожайность составила 1,32%, но хотя проросстал единственный полученный гибрид, он был уничтожен до конца вегетационного периода. Интересен тот факт, что виды *Cylindropyrum* и *Vertebrata*, участвующие в гибридизации, имели общий, т. е. гомологичный субгеном D с мягкой пшеницей, и на самом деле этот факт должен был положительно влиять на конъюгацию хромосом и фертильность гибридов F₁ между ними.

Однако в нашей практике оба экземпляра *Ae. cylindrica* с *Triticum aestivum* L., а также гибриды F₁ между *Ae. crassa* оказались стерильными, а растения F₁ между другим образцом *Ae. crassa* с *Triticum aestivum* L. и *Ae. vavilovii* были уничтожены до конца вегетационного периода. С этой точки зрения полустерильные гибриды F₁ между *Triticum aestivum* L. и двумя образцами *Ae. trivialis* афганского происхождения различались незначительно, и их фертильность составила 0,25 и 0,14% соответственно.

Что касается уровня конъюгации хромосом, за исключением гибрида F₁, полученного только из комбинации 172ACS × *Ae. cylindrica*, количество хиазм на МПК у других гибридов первого поколения варьировало от 4 до 6, что намного ниже теоретически ожидаемого. Однако парадоксально, что количество хиазмов на МПК в гибриде вышеупомянутой комбинации 172ACS × *Ae. cylindrica* близко к теоретическому ожиданию, то есть около 13, но в обоих гибридах, полученных из комбинации 171ACS × *Ae. trivialis*, каждая МПК полностью стерильна, и несмотря на то, что число хиазмов было 6, они были несколько фертильными. Это показывает, что фертильность гибридных растений зависит не только от уровня конъюгации инородных хромосом.

Наличие гомологичных геномов в родительских формах не всегда обеспечивает фертильность гибридов F₁. Так, что и они сообщили о низкой фертильности (0,1–6,5%) у гибридов *Triticum aestivum* L. и *Ae. trivialis* и *Ae. vavilovii* и F₁, гексаплоидных видов

эгилопса, малой и плохой всхожести эндосперма зерна, а приобретение гаплоидного растения ($2n = 21$) от комбинации *Ae. vavilovii* × *T. aestivum* объясняли склонностью к апомиксису или партенокарпии [17].

Участие линий мягкой пшеницы в гибридизации с видами, принадлежащими к секции *Aegilops*, и изучение мейотического процесса у полученных гибридов F_1 представляло особый интерес в связи с тем, что родительские формы не имели общего субгенома.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и *Ae. umbellulata*, собранными в Гирдманчае, урожай зерна составил 14,52%, при этом только 1 из 9 семян проросло, дав начало нормальному тетраплоидному растению F_1 . Средний рост растения составлял 121 см, фертильность 0,06%. Таким образом, из 1554 колосков получено одно зерно. Во время исследования мейоза наблюдалась очень низкая хромосомная конъюгация, в среднем для каждого МПК учитывалось 0,31 закрытый, 0,62 открытый бивалент, 21,15 унивалент, 0,33 тривалент и 3,90 хиазм. В гибриде F_1 комбинации 171ACS × *Ae. umbellulata* образование закрытых и открытых бивалентов, а также тривалентных конфигураций, несомненно, стало возможным благодаря конъюгации между гомеологическими хромосомами пшеницы и эгилопса.

Дж. Дворжаком и другими было обнаружено, что гомологичная конъюгация происходит между хромосомой 1U *Ae. umbellulata* и хромосомами 1A, 1B и 1D *Triticum aestivum* L., и что хромосома 1U, которая контролирует 7 субъединиц глина, ближе к 1B и 1D, чем 1A.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и *Ae. peregrina* израильского происхождения урожай составил 1,25%, и пентаплоид F_1 смог дать начало растению путем прорастания из единственного полученного семени. Высота этого растения была небольшой — 60 см. К сожалению, он оказался совершенно стерильным (бесплодным), и нам не удалось достать даже одно зерно из 584 колосков. Во время исследования мейоза количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составляло 0,56 и 3,36 соответственно, количество унивалентов — 26,99, количество тривалентов — 0,06, а ЧФХ — 4,61.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и *Ae. kotschy* азербайджанского происхождения урожай зерна составил 32,90%, 23 из 25 семян проросли, и только 19 из них смогли завершить вегетационный период и дать начало пентаплоидным растениям F_1 . Средний рост этих растений составлял 75 см, а их фертильность была очень низкой и составляла 0,03%. Таким образом, из 3232 колосков был получен только один F_2 . При изучении мейоза у растений-гибридов F_1 было обнаружено, что количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составляло 0,46 и 4,02 соответственно, количество унивалентов составляло 26,04, а количество ЧФХ составляло 7,74, что указывает на то, что уровень конъюгации низкий.

В гибридной комбинации другой линии *Triticum aestivum* L. 172ACS и *Ae. kotschy* азербайджанского происхождения урожайность составила 8,33%, 1 из полученных 4 семян проросло, и смогло пустить ростки для пентаплоидного растения F_1 . Средний рост этого растения составлял 84 см, а его фертильность была очень низкой — 0,37%. Так, что из 2142 цветков колоса были получены только 8 зерен F_2 . При исследовании мейоза у пентаплоидного гибрида F_1 количество закрытых бивалентов для каждого МПК составило 0,51, количество открытых бивалентов — 3,06, количество унивалентов — 26,99, количество квад্রивалентов и гексавалентов — 0,15 и 0,05 соответственно, и ЧФХ — 4,76.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и *Ae. geniculata* израильского происхождения (M^0M^0UU , $2n=4x=28$) урожай составил 10%, 6 из 7 семян проросли, и эти проростки дали основу 5 пентаплоидным растениям F_1 ($ABDM^0U$, $2n = 5x = 35$). Высота

растений 65 см, а сами стерилизованы — из 508 колосков не получили ни одного зерна. При исследовании мейоза у гибридов F_1 количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составило 0,56 и 3,36 соответственно, количество унивалентов — 26,99, количество тривалентов — 0,06, количество ЧФХ — 4,61. В проведенной практике Ашгара М. и др., у гибридов F_1 , полученных от скрещивания сортов *Triticum aestivum* L. Chinese Spring и *Ae. geniculata* наблюдались 1 закрытый и 4 открытых бивалента, а также 2 тривалента, было определено, что ЧФХ составляет 4 для каждой клетки, что полностью аналогично нашим результатам мейотического анализа.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и *Ae. triuncialis*, собранными в Гирдманчае, урожай зерна составил 2,70%, при этом 1 из 2 прорастающих семян давал начало нормальному F_1 растению. Высота растения 66 см, а само растение стерилизовано. Так, из 652 колосовых цветов не удалось получить ни одного зерна. При изучении мейоза у пентаплоидного растения F_1 было обнаружено, что количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составляло 0,18 и 1,92 соответственно, количество унивалентов — 30,62, количество тривалентов — 0,06, а количество ЧФХ равнялось 2,40.

В гибридной комбинации между другой линией *Triticum aestivum* L. 172ACS и *Ae. triuncialis*, собранной из Гирдманчая, урожайность (всхожесть) составила 9,46%, 7 из 7 семян проросли, и из этих проростков развились только 5 пентаплоидов F_1 . Растения были стерильными, высота составляла 82 см. Так, что из 190 колосков не было получено ни одного зерна. При изучении мейоза у растений F_1 не были зарегистрировано закрытых бивалентов, а открытые биваленты, униваленты, триваленты и ЧФХ оказались равными 3,30, 28,10, 0,10 и 3,51 для каждого МПК соответственно.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и *Ae. biuncialis*, собранными в Гобустане, урожайность составила 5,17%, и 3 из 3 полученных семян прорастая, давали основу пентаплоидным растениям F_1 . Высота растений составляла 100 см, фертильность 0,63%. Таким образом, из 2062 цветков колоса было получено 13 зерен F_2 . При изучении мейоза у растений F_1 общее количество бивалентов для каждого МПК составило в среднем 3,01 (закрытый — 0,20 и открытый — 2,81), количество унивалентов — 26,97, количество тривалентов — 0,67, ЧФХ — 4,55.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и *Ae. columnaris* турецкого происхождения урожайность зерна составила 26,56%, все 17 семян проросли, и из этих проростков было получено 15 пентаплоидных растений F_1 . Растения были ростом 84 см, сами же были стерильными — не было получено ни одного зерна из 3004 цветков колоса. При изучении мейоза у растений F_1 было определено, что количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составило 1,91 и 3,00 соответственно, количество унивалентов — 24,67, количество тривалентов — 0,18, а количество ЧФХ — 7,19.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и *Ae. neglecta*, собранной с Гирдманчае, урожайность составила 31,08%, при этом 20 из 23 семян проросли, из которых только 18 дали начало пентаплоидным растениям F_1 . Средняя высота растений 75 см, фертильность 0,06%. Так, что из 1632 цветков колоса было получено только одно зерно. При изучении мейоза у гибридов F_1 количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составило 0,32 и 3,78 соответственно, количество унивалентов — 26,40, количество тривалентов — 0,13, количество ЧФХ — 4,81.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и другим образцом *Ae. neglecta* урожайность составила 1,56%, прорастая от одного полученного гибрида и давая начало пентаплоидному растению F_1 .

Высота растения 83 см, само стерильное. Таким образом, из 242 цветков колоска не было получено ни одного зерна. При изучении мейоза у растений F_1 было определено, что количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составило 0,13 и 2,38 соответственно, количество унивалентов — 29,69, количество тривалентов — 0,10, а количество ЧФХ — 2,84.

В гибридной комбинации между другой линией мягкой пшеницы 172ACS и *Ae. neglecta*, собранными в Гирдманчае, урожайность составила 37,14%, 18 из 26 семян проросли, и только 14 из проросших дали начало пентаплоидным растениям F_1 . Средняя высота растений 55 см, фертильность 0,07%. Таким образом, из 1370 цветков колоска удалось получить только одно зерно. При изучении мейоза у гибридов F_1 количество закрытых и открытых бивалентов для каждого МПК составило 1,56 и 3,98 соответственно, количество унивалентов — 23,93, количество тривалентов — 0,08, количество ЧФХ — 7,26.

В гибридной комбинации между линией 171ACS и *Ae. recta* урожайность зерна составила 15,91%, единственное полученное проросшее слабое зерно, прорастая дало рост нормальному гексаплоидному растению F_1 . Высота растения 76 см, само было стерильным, т. е. получить зерно с 546 цветков колосков не удалось. При изучении мейоза у растений F_1 для каждого МПК было зарегистрировано в среднем 0,34 закрытых и 6,00 открытых бивалентов, а также 29,32 унивалента. У этих гибридов F_1 не наблюдалось мультивалентных ассоциаций, было обнаружено, что в среднем на каждый МПК рассчитывается 6,68 хиазмов. В телофазе II наряду с микроядерными тетрадами были обнаружены и пентады.

Анализ полученных результатов показывает, что хотя виды *Ae. kotschyi*, *Ae. columnaris*, *Ae. neglecta* и *Ae. recta*, включенные в секцию *Aegilops*, не являются носителями общего субгенома с линиями мягкой пшеницы, уровень конъюгации у гибридов F_1 ЧФХ между ними несколько выше, для каждого МПК составляет 7 штук. Однако, хотя гибриды F_1 , принадлежащие комбинациям 171ACS $\times$ *Ae. kotschyi* и 171ACS $\times$ *Ae. neglecta*, были в некоторой степени фертильными, гибриды F_1 , принадлежащие комбинациям 171ACS $\times$ *Ae. columnaris* и 171ACS $\times$ *Ae. recta*, были полностью стерильными.

Все же, как это ни парадоксально, гибриды F_1 последних двух комбинаций показали полную стерильность, несмотря на то, что число хиазмов на каждую МПК во время мейоза составляло 7, наличие 4–5 ЧФХ для каждого МПК в гибридах F_1 , принадлежащих к комбинациям 171ACS $\times$ *Ae. umbellulata*, 171ACS $\times$ *Ae. geniculata*, 172ACS $\times$ *Ae. triuncialis* и 171ACS $\times$ *Ae. biuncialis*, смогло спасти эти гибриды от полной стерильности. Это еще раз доказывает, что нет никакой корреляционной связи между уровнем конъюгации инородных хромосом в гибридных организмах F_1 и фертильностью этих F_1 растений, и что высокая степень как способности конъюгации, так и фертильности, возможна не только из-за уровня конъюгации инородных хромосом, но также зависит от характера ядерно-цитоплазматических отношений, экотипа образцов, взятых в качестве родительской формы, влияния факторов окружающей среды

Следует отметить и то, что у всех полученных нами гибридов пшеница-эгилопс мейоз сопровождался рядом нарушений, характерных для инконгруэнтных гибридов: открытыми бивалентами и унивалентами в метафазе I, расщеплением унивалентов на хроматиды, задержками хромосом в основной фазе I и II, неравномерное распределение, хромосомные и хроматидные мостики, формирование трехполярных и мультиполярных клеток, образование микроядерных тетрад и полиад в телофазе I и II, а также формирование многочисленных микроядер и фрагментов.

Список литературы:

1. Chhuneja P., Kaur S., Goel R. K., Aghaei-Sarbarzeh M., Prashar M., Dhaliwal H. S. Transfer of leaf rust and stripe rust resistance from *Aegilops umbellulata* Zhuk. to bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Genetic Resources and Crop Evolution. 2008. V. 55. P. 849-859. <https://doi.org/10.1007/s10722-007-9289-3>
2. Coriton O., Barloy D., Huteau V., Lemoine J., Tanguy A. M., Jahier J. Assignment of *Aegilops variabilis* Eig chromosomes and translocations carrying resistance to nematodes in wheat // Genome. 2009. V. 52. №4. P. 338-346. <https://doi.org/10.1139/G09-011>
3. Jaffar Aghaei M., Naghavi M. R., Taleei A. R., Omid M. A., Mozafari J. A study of chromosome homology between three Iranian *Aegilops* species with D genome and bread wheat (*T. aestivum*) // Iranian Journal of Rangelands and Forests Plant Breeding and Genetic Research. 2007. V. 15. №2. P. 95-112. <https://doi.org/10.22092/ijrfpbgr.2007.114957>
4. Asghar M., Rao A., Farooq S. Evidence of homoeologous relationship between chromosomes of wheat and *Aegilops geniculata* // Pak. J. biol. Sci. 2001. V. 4. P. 411-413.
5. Dvořák J., Zhang H. B., Kota R. S., Lassner M. Organization and evolution of the 5S ribosomal RNA gene family in wheat and related species // Genome. 1989. V. 32. №6. P. 1003-1016. <https://doi.org/10.1139/g89-545>
6. Inbart-Pompan H., Eilam T., Eshel A. Searching for salt tolerance among wild relatives of wheat: What should we look for? // Australian Journal of Crop Science. – 2013. – Т. 7. – №. 13. – С. 2116-2127. <https://doi.org/10.3316/informit.801313484508105>
7. Quan X., Liang X., Li H., Xie C., He W., Qin Y. Identification and characterization of wheat germplasm for salt tolerance // Plants. 2021. V. 10. №2. P. 268. <https://doi.org/10.3390/plants10020268>
8. Aycan M., Baslam M., Asiloglu R., Mitsui T., Yildiz M. Development of new high-salt tolerant bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes and insight into the tolerance mechanisms // Plant Physiology and Biochemistry. 2021. V. 166. P. 314-327. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.05.041>
9. Marais F., Marais A., McCallum B., Pretorius Z. Transfer of leaf rust and stripe rust resistance genes Lr62 and Yr42 from *Aegilops neglecta* Req. ex Bertol. to common wheat // Crop Science. 2009. V. 49. №3. P. 871-879. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.06.0317>
10. Guo X., Huang Y., Wang J., Fu S., Wang C., Wang M., Han F. Development and cytological characterization of wheat–*Thinopyrum* intermedium translocation lines with novel stripe rust resistance gene // Frontiers in Plant Science. 2023. V. 14. P. 1135321. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1135321>
11. Mitrofanova O. P., Khakimova A. G. New genetic resources in wheat breeding for increased grain protein content // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2017. V. 7. №4. P. 477-487. <https://doi.org/10.1134/S2079059717040062>
12. Montes M. J., Andrés M. F., Sin E., López-Braña I., Martín-Sánchez J. A., Romero M. D., Delibes A. Cereal cyst nematode resistance conferred by the Cre 7 gene from *Aegilops triuncialis* and its relationship with Cre genes from Australian wheat cultivars // Genome. 2008. V. 51. №5. P. 315-319. <https://doi.org/10.1139/G08-015>
13. Naghavi M. R., Aghaei M. J., Taleei A. R., Omid M., Mozafari J., Hassani M. E. Genetic diversity of the D-genome in *T. aestivum* and *Aegilops* species using SSR markers // Genetic resources and crop evolution. 2009. V. 56. P. 499-506. <https://doi.org/10.1007/s10722-008-9381-3>
14. Okada M., Yoshida K., Takumi S. Hybrid incompatibilities in interspecific crosses between tetraploid wheat and its wild diploid relative *Aegilops umbellulata* // Plant molecular

biology. 2017. V. 95. P. 625-645. <https://doi.org/10.1007/s11103-017-0677-6>

15. Özgen M., Yildiz M., Ulukan H., Koyuncu N. Association of gliadin protein pattern and rust resistance derived from *Aegilops umbellulata* Zhuk. in winter *Triticum durum* Desf // Breeding science. 2004. V. 54. №3. P. 287-290. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.54.287>

16. Bocianowski J., Prażak R. Genotype by year interaction for selected quantitative traits in hybrid lines of *Triticum aestivum* L. with *Aegilops kotschy* Boiss. and *Ae. variabilis* Eig. using the additive main effects and multiplicative interaction model // Euphytica. 2022. V. 218. №2. P. 11. <https://doi.org/10.1007/s10681-022-02967-4>

17. Siddiqui K. A., Jones J. K. Genetic necrosis in *Triticum* × *Aegilops pentaploid* hybrids // Euphytica. 1969. V. 18. №1. P. 71-78. <https://doi.org/10.1007/BF00021984>

18. Rakszegi M., Molnár I., Lovegrove A., Darkó É., Farkas A., Láng L., Shewry P. Addition of *Aegilops* U and M chromosomes affects protein and dietary fiber content of wholemeal wheat flour // Frontiers in Plant Science. 2017. V. 8. P. 1529. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01529>

19. Sohail Q., Inoue T., Tanaka H., Eltayeb A. E., Matsuoka Y., Tsujimoto H. Applicability of *Aegilops tauschii* drought tolerance traits to breeding of hexaploid wheat // Breeding science. 2011. V. 61. №4. P. 347-357. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.61.347>

20. Yudina R. S., Leonova I. N., Salina E. A., Khlestkina E. K. Change in salt tolerance of bread wheat as a result of the introgression of the genetic material of *Aegilops speltoides* and *Triticum timopheevii* // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2016. V. 6. P. 244-248. <https://doi.org/10.1134/S2079059716030151>

21. Горин А. П., Дунин М. С., Коновалов Ю. Б. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур. М.: Колос, 1968. 439 с.

22. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта: (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Альянс, 2011. 350 с.

23. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 351 с.

24. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 270 с.

25. Тихомирова М. М. Генетический анализ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. 280 с.

References:

1. Chhuneja, P., Kaur, S., Goel, R. K., Aghaee-Sarbarzeh, M., Prashar, M., & Dhaliwal, H. S. (2008). Transfer of leaf rust and stripe rust resistance from *Aegilops umbellulata* Zhuk. to bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 55, 849-859. <https://doi.org/10.1007/s10722-007-9289-3>

2. Coriton, O., Barloy, D., Huteau, V., Lemoine, J., Tanguy, A. M., & Jahier, J. (2009). Assignment of *Aegilops variabilis* Eig chromosomes and translocations carrying resistance to nematodes in wheat. *Genome*, 52(4), 338-346. <https://doi.org/10.1139/G09-011>

3. Jaffar Aghaei, M., Naghavi, M. R., Taleei, A. R., Omid, M. A., & Mozafari, J. (2007). A study of chromosome homology between three Iranian *Aegilops* species with D genome and bread wheat (*T. aestivum*). *Iranian Journal of Rangelands and Forests Plant Breeding and Genetic Research*, 15(2), 95-112. <https://doi.org/10.22092/ijrfpbgr.2007.114957>

4. Asghar, M., Rao, A., & Farooq, S. (2001). Evidence of homoeologous relationship between chromosomes of wheat and *Aegilops geniculata*. *Pak. J. biol. Sci*, 4, 411-413.

5. Dvořák, J., Zhang, H. B., Kota, R. S., & Lassner, M. (1989). Organization and evolution of the 5S ribosomal RNA gene family in wheat and related species. *Genome*, 32(6), 1003-1016. <https://doi.org/10.1139/g89-545>

6. Inbart-Pompan, H., Eilam, T., & Eshel, A. (2013). Searching for salt tolerance among wild relatives of wheat: What should we look for? *Australian Journal of Crop Science*, 7(13), 2116-2127. <https://doi.org/10.3316/informit.801313484508105>
7. Quan, X., Liang, X., Li, H., Xie, C., He, W., & Qin, Y. (2021). Identification and characterization of wheat germplasm for salt tolerance. *Plants*, 10(2), 268. <https://doi.org/10.3390/plants10020268>
8. Aycan, M., Baslam, M., Asiloglu, R., Mitsui, T., & Yildiz, M. (2021). Development of new high-salt tolerant bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes and insight into the tolerance mechanisms. *Plant Physiology and Biochemistry*, 166, 314-327. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.05.041>
9. Marais, F., Marais, A., McCallum, B., & Pretorius, Z. (2009). Transfer of leaf rust and stripe rust resistance genes Lr62 and Yr42 from *Aegilops neglecta* Req. ex Bertol. to common wheat. *Crop Science*, 49(3), 871-879. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.06.0317>
10. Guo, X., Huang, Y., Wang, J., Fu, S., Wang, C., Wang, M., ... & Han, F. (2023). Development and cytological characterization of wheat–*Thinopyrum* intermedium translocation lines with novel stripe rust resistance gene. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1135321. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1135321>
11. Mitrofanova, O. P., & Khakimova, A. G. (2017). New genetic resources in wheat breeding for increased grain protein content. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 7(4), 477-487. <https://doi.org/10.1134/S2079059717040062>
12. Montes, M. J., Andrés, M. F., Sin, E., López-Braña, I., Martín-Sánchez, J. A., Romero, M. D., & Delibes, A. (2008). Cereal cyst nematode resistance conferred by the Cre 7 gene from *Aegilops triuncialis* and its relationship with Cre genes from Australian wheat cultivars. *Genome*, 51(5), 315-319. <https://doi.org/10.1139/G08-015>
13. Naghavi, M. R., Aghaei, M. J., Taleei, A. R., Omid, M., Mozafari, J., & Hassani, M. E. (2009). Genetic diversity of the D-genome in *T. aestivum* and *Aegilops* species using SSR markers. *Genetic resources and crop evolution*, 56, 499-506. <https://doi.org/10.1007/s10722-008-9381-3>
14. Okada, M., Yoshida, K., & Takumi, S. (2017). Hybrid incompatibilities in interspecific crosses between tetraploid wheat and its wild diploid relative *Aegilops umbellulata*. *Plant molecular biology*, 95, 625-645. <https://doi.org/10.1007/s11103-017-0677-6>
15. Özgen, M., Yildiz, M., Ulukan, H., & Koyuncu, N. (2004). Association of gliadin protein pattern and rust resistance derived from *Aegilops umbellulata* Zhuk. in winter *Triticum durum* Desf. *Breeding science*, 54(3), 287-290. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.54.287>
16. Bocianowski, J., & Prazak, R. (2022). Genotype by year interaction for selected quantitative traits in hybrid lines of *Triticum aestivum* L. with *Aegilops kotschy* Boiss. and *Ae. variabilis* Eig. using the additive main effects and multiplicative interaction model. *Euphytica*, 218(2), 11. <https://doi.org/10.1007/s10681-022-02967-4>
17. Siddiqui, K. A., & Jones, J. K. (1969). Genetic necrosis in *Triticum* × *Aegilops* pentaploid hybrids. *Euphytica*, 18(1), 71-78. <https://doi.org/10.1007/BF00021984>
18. Rakszegi, M., Molnár, I., Lovegrove, A., Darkó, É., Farkas, A., Láng, L., ... & Shewry, P. (2017). Addition of *Aegilops* U and M chromosomes affects protein and dietary fiber content of wholemeal wheat flour. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1529. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01529>
19. Sohail, Q., Inoue, T., Tanaka, H., Eltayeb, A. E., Matsuoka, Y., & Tsujimoto, H. (2011). Applicability of *Aegilops tauschii* drought tolerance traits to breeding of hexaploid wheat. *Breeding science*, 61(4), 347-357. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.61.347>

20. Yudina, R. S., Leonova, I. N., Salina, E. A., & Khlestkina, E. K. (2016). Change in salt tolerance of bread wheat as a result of the introgression of the genetic material of *Aegilops speltoides* and *Triticum timopheevii*. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 6, 244-248. <https://doi.org/10.1134/S2079059716030151>
21. Gorin, A. P., Dunin, M. S., & Konovalov, Yu. B. (1968). *Praktikum po selektsii i semenovodstvu polevykh kul'tur*. Moscow. (in Russian).
22. Dospekhov, B. A. (2011). *Metodika polevogo opyta: (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovaniy)*. Moscow. (in Russian).
23. Lakin, G. F. (1990). *Biometriya*. Moscow. (in Russian).
24. Pausheva, Z. P. (1988). *Praktikum po tsitologii rastenii*. Moscow. (in Russian).
25. Tikhomirova, M. M. (1990). *Geneticheskii analiz*. Leningrad. (in Russian).

Работа поступила
в редакцию 18.08.2023 г.

Принята к публикации
24.08.2023 г.

Ссылка для цитирования:

Намазова Л. Г., Алиева А. Д. Цитогенетический анализ гибридов F₁, полученных от скрещивания линий *Triticum aestivum* L. с видами *Aegilops* L. // Бюллетень науки и практики. 2023. Т. 9. №9. С. 30-42. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/94/04>

Cite as (APA):

Namazova, L., & Aliyeva, A. (2023). Cytogenetic Analysis of F₁ Hybrids Derived From Crossings of *Triticum aestivum* L. Lines With *Aegilops* L. Species. *Bulletin of Science and Practice*, 9(9), 30-42. (in Russian). <https://doi.org/10.33619/2414-2948/94/04>