

РЕКОМБИНОГЕНЕЗ И ПРОДУКТИВНЫЕ СВОЙСТВА ПЕНТАПЛОИДНЫХ ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ

Л.П. Хлебова¹, Н.В. Барышева²

¹Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия

²Алтайский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Барнаул, Россия

Email: hlebova61@mail.ru

Одной из реальных возможностей вовлечения генов диплоидных пшениц и *Triticum timopheevii* Zhuk. в селекцию культурной гексаплоидной пшеницы является использование стабильных тетрапроизводных, созданных при гибридизации этих видов с твердой пшеницей. Проведен цитологический анализ и оценка пыльцевой и зерновой фертильности 4 гибридных комбинаций, полученных от скрещивания двух устойчивых к стеблевой и бурой ржавчине линий твердой пшеницы – производных *T. timopheevii* (HT-10) и *T. boeoticum* Boiss. (HB-11) – с образцами мягкой пшеницы Эритроспермум 15 и Лютесценс 412/10. Мягкая пшеница служила материнским родителем. Гибриды F₁ выращивали в камере искусственного климата и в условиях полевой вегетации. Установлено, что частота видимых перекрестов хромосом – хиазм – составила в среднем на клетку 24,93±0,14 и 25,10±0,09 в полевую вегетацию и условиях фитотрона, соответственно. Изменчивость среднего числа бивалентов находилась в пределах 13,86±0,03 – 13,96±0,02 шт./клетку, не обнаруживая статистически значимых различий как в зависимости от комбинации скрещивания, так и условий произрастания. Показано, что диплоидная часть ядра 35-хромосомных гибридов обеспечивает им достаточную буферность и определенную индифферентность к поведению унивалентов. Более или менее интенсивная элиминация одиночных хромосом не оказала существенного влияния на фертильность растений F₁. Средний уровень зерновой фертильности составил 54,35 и 53,63% в полевую вегетацию и в условиях искусственного климата, соответственно. Отсутствие значительных нарушений синапсиса хромосом у межвидовых гибридов свидетельствует, что устойчивость к фитопатогенам интрогрессирована от *T. timopheevii* и *T. boeoticum* в твердую пшеницу, вероятнее всего, путем генетических рекомбинаций. Это позволяет отнести созданные иммунные тетраплоидные формы к первичному генофонду сородичей мягкой пшеницы и создает хорошие перспективы для последующей интрогрессии устойчивости к ржавчинным грибам в коммерческие сорта *T. aestivum* L.

Ключевые слова: межвидовая гибридизация, мягкая пшеница, твердая пшеница, интрогрессивные иммунные линии, пентаплоидные гибриды, мейоз, бивалент, унивалент, рекомбинация, фертильность.

RECOMBINOGENESIS AND PRODUCTIVITY OF PENTAPLOID WHEAT HYBRIDS

L.P. Khlebova¹, N.V. Barysheva²

¹Altai State University, Barnaul, Russia

²Altai Research Institute of Agriculture, Barnaul, Russia

Email: hlebova61@mail.ru

The using of stable tetra derivatives created by hybridization of durum wheat with *Triticum timopheevii* Zhuk. and *T. boeoticum* Boiss. is one of the real possibilities to involve some genes of those species in breeding the cultivated hexaploid wheat. We carried out the cytological analysis as well as evaluation of the pollen and grain fertility of four hybrids obtained by crossing bread wheat samples with two resistant to stem and leaf rust durum wheat lines derived from *T. timopheevii* (HT-10) and *T. boeoticum* Boiss. (HB-11). Bread wheat served as a maternal parent. F₁ hybrids were grown in the climate chamber and experimental field. It was found the frequencies of chiasma per cell were 24.93±0.14 and 25.10±0.09 in the field growing season and phytotron conditions, respectively. The average number of bivalents per cell varied from 13.86±0.03 to 13.96±0.02 regardless of both genotypes and growing conditions. It is shown the diploid part of nuclei in the 35-chromosome hybrids provides them with an enough buffer capacity and a certain indifference to behavior of univalents. More or less intensive elimination of single chromosomes did not affect significant the fertility of F₁ plants. The average grain fertility was 54.35 and 53.63% under field and climate chamber growing conditions, respectively. Minor violations of the synapses of chromosomes in interspecific hybrids have revealed the resistance to pathogens has been transferred from *T. timopheevii* and *T. boeoticum* in durum wheat, most likely, by genetic recombinations. This fact allows us to consider the immune tetraploid forms as the primary gene pool for bread wheat and, thus, it creates a good prospect for further introgression of resistance to the rust fungi in *T. aestivum* L. commercial varieties.

Keywords: interspecific hybridization, bread wheat, durum wheat, introgressive immune lines, pentaploid hybrids, meiosis, bivalents, univalents, recombination, fertility.

Следует цитировать / Citation:

Хлебова Л.П., Барышева Н.В. (2016). Рекомбиногенез и продуктивные свойства пентаплоидных гибридов пшеницы.

Acta Biologica Sibirica, 2 (3), 61–72.

Khlebova L.P., Barysheva N.V. (2016). Recombinogenesis and productivity of pentaploid wheat hybrids.

Acta Biologica Sibirica, 2 (3), 61–72.

Поступило в редакцию / Submitted: 12.06.2016

Принято к публикации / Accepted: 16.08.2016

crossref <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v2i3.1456>

© Хлебова, Барышева, 2016

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0 License

ВВЕДЕНИЕ

Процесс длительной селекции сельскохозяйственных культур, ориентированный на высокую продуктивность и качество, обусловил сильное, по сравнению с дикорастущими видами, обеднение генофонда культурных растений по признакам устойчивости к комплексу биотических и абиотических факторов. Не является в этом плане исключением и мягкая пшеница – ведущая продовольственная культура России, в том числе и Западной Сибири. Гибридизация в течение длительного времени довольно ограниченного числа исходных форм привела к эрозии генофонда, в результате чего потеряно около половины местных и стародавних генотипов. Генетическое сходство сортов, созданных в рамках региональных селекционных программ, значительно выше рекомендованного, что вызывает обоснованную тревогу (Мартьянов и др., 2006).

В первую очередь это касается генов устойчивости к болезням, ограниченное разнообразие которых является одним из основных лимитирующих факторов селекции. Существуют различные подходы к расширению генофонда пшеницы по данному признаку (Будашкина и др., 2008; Першина, 2014; Леонова, 2015; Никитина и др., 2015; Mehta, Angra, 2000; Abouzied, 2011), одним из которых является отдаленная гибридизация. При вовлечении в отдаленные скрещивания различных видов необходимо учитывать степень их филогенетического родства и особенности проявления признаков, представляющих интерес для конкретной селекционно-генетической программы.

Особое место в селекции на иммунитет занимают виды р. *Triticum* L., обладающие комплексной устойчивостью, среди которых выделяются диплоиды и *T. timopheevii* Zhuk., узко эндемичный для Западной Грузии тетраплоид (Будашкина, Гордеева, Калинина и др., 2008). Попытки использования однозернянок и *T. timopheevii* в гибридизации с мягкой пшеницей предпринимались многократно, однако до сих пор существуют большие проблемы получения и дальнейшего исследования гибридов с участием этих видов (Леонова, 2015).

В ряде работ показано, что генофонд диплоидов и *T. timopheevii* гораздо менее доступен для мягкой пшеницы по сравнению с твердой. Так, например, при скрещивании пшеницы Тимофеева с *T. aestivum* L. сложности возникают уже на этапе получения семян первого поколения (Мусалитин, 1993; Токубаева и др., 2013), в то время как гибридизация *T. durum* Desf. с *T. timopheevii* удается сравнительно легко (Григорьева, 1988; Твердохлеб, 2009; 2015; Хлебова, 2009). Возвратное скрещивание F₁ с родительскими сортами в благоприятных условиях обеспечивает получение потомства автостерильных гибридов в количестве, достаточном для осуществления рекомбинационной селекции (Козловская, Григорьева, 1986; Григорьева, 2005; Хлебова, 2010; Твердохліб, 2011; Kozlovskaja, Grigorjeva, 1989). Попытка использования тетраплоидных гибридов F₁ (*T. durum* × *T. timopheevii*) в качестве моста для включения генетического материала пшеницы Тимофеева в геном *T. aestivum* не дала положительного результата в силу нежизнеспособности полученных трехвидовых гибридов (Козловская, Григорьева, 1985).

Одной из реальных возможностей вовлечения генов диплоидных пшениц и *T. timopheevii* в селекцию культурной гексаплоидной пшеницы является использование стабильных тетрапроизводных, созданных при гибридизации рассматриваемых эндемиков с твердой пшеницей. Путем интрогрессии генетического материала от дикой однозернянки *T. boeoticum* Voiss. и пшеницы Тимофеева в *T. durum* созданы новые источники с комплексной устойчивостью к пыльной головне, стеблевой и бурой ржавчине, подтвердившие свой иммунитет в полевых условиях на фоне искусственной эпифитотии патогенов (Козловская и др., 1988; 1990).

Цитогенетический анализ показал, что полученные тетраплоидные линии демонстрируют бивалентную конъюгацию хромосом и высокую мейотическую стабильность. Отсутствие структурных

нарушений при их скрещивании с различными сортами твердой пшеницы дает основание полагать, что интрогрессия генетического материала произошла путем рекомбинаций, а не за счет замещения хромосом или транслокации крупных участков (Хлебова, Барышева, 2015). Указанные особенности позволяют надеяться на успех дальнейшей работы по передаче устойчивости к фитопатогенам от тетрапроизводных в мягкую пшеницу.

Целью настоящего исследования явилось изучение цитологических особенностей и фертильности гибридов первого поколения, полученных от скрещивания образцов *T. aestivum* с иммунными к стеблевой и бурой ржавчине интрогрессивными линиями твердой пшеницы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом служили гибриды, полученные от скрещивания двух линий твердой пшеницы – производной *T. timopheevii* (НТ-10) и производной *T. boeoticum* (НВ-11) – с двумя образцами конкурсного сортоиспытания лаборатории селекции мягкой пшеницы АНИИСХ: Эритроспермум 15 (Эр. 15), отобранном из гибридной комбинации Альбидум 43 × Приобская, и Лютесценс 412/10 (Лют. 412/10), выделенным из комбинации Новосибирская 67 × Лютесценс 4029. Образцы мягкой пшеницы служили материнскими родителями. Гибриды F₁ выращивали в камере искусственного климата (К-1), а также в условиях полевой вегетации (П-1).

Материал для цитологических исследований отбирали в утренние часы (9–10 часов по летнему времени). Молодые колосья фиксировали по Карнуа. Цитологический анализ проводили на материнских клетках пыльцы (МКП) с использованием микроскопа AXIO ZEISS Imager.Z1 с увеличением 10×15×90 на временных давленных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам после окрашивания ацетокармином. Фотосъемку вели с помощью камеры AxioCamMRc5. Изучали стадии поздней профазы – ранней метафазы мейоза (M_I), а также стадию тетрад. Мейотический индекс рассчитывали как долю нормальных тетрад в общем числе изученных. Автофертильность гибридов F₁ устанавливали по 100 колосьям каждой комбинации скрещивания. Статистическую обработку данных проводили методами дисперсионного и корреляционного анализов с использованием пакета прикладных программ Microsoft Excel 2010 и StatPlus 2009.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности интрогрессии признака устойчивости к фитопатогенам с тетра- на гексаплоидный уровень определяются рядом обстоятельств, среди которых, в первую очередь, следует рассматривать: 1) совместимость исходных форм; 2) собственно процесс генетических рекомбинаций между хромосомами *A* и *B* геномов интрогрессивных линий и мягкой пшеницы; 3) поведение унивалентных хромосом; 4) фертильность пентаплоидных гибридов и 5) выщепление растений фенотипа «*aestivum*».

Ранее нами показано, что скрещиваемость иммунных тетра производных НТ-10 и НВ-11 с образцами *T. aestivum* относительно высока, достигая в отдельных комбинациях 71,5%. Наблюдаемая вариабельность признака определялась генотипом и условиями внешней среды. Вклад модификационной изменчивости оказался преобладающим, что позволяет подбирать благоприятные условия для повышения совместимости видов (Барышева, 2015).

Количественная оценка рекомбиногенеза в M_I мейоза полученных пентаплоидных гибридов свидетельствует о довольно полном цитологическом сходстве *A* и *B* геномов. Частота видимых перекрестов хромосом – хиазм – составила в среднем 24,93±0,14 и 25,10±0,09 в полевую вегетацию и условиях фитотрона, соответственно (рис. 1). При этом варьирование признака в зависимости от комбинации скрещивания было несколько шире при выращивании гибридов в поле (24,65±0,26 – 25,23±0,18). Линия, полученная с участием диплоидной пшеницы *T. boeoticum*, обеспечила более плотный синапсис гибридов в полевую вегетацию, но уступила производной пшеницы Тимофеева в условиях искусственного климата.

Наличие парных хромосомных ассоциаций – бивалентов – в поздней профазе и метафазе первого мейотического деления является одним из условий формирования сбалансированных гамет, определяя последующее равномерное распределение хромосом по дочерним клеткам. Изменчивость среднего числа бивалентов находилась в пределах 13,86±0,03 – 13,96±0,02 шт./клетку, не обнаруживая статистически значимых различий (табл. 1) как в зависимости от комбинации скрещивания, так и условий произрастания. Не смотря на варьирование количества парных групп сцепления от 11 до 14 штук, у всех гибридов в большинстве клеток наблюдали максимально возможное число пар – 14, что и определило высокий уровень среднего значения.

Следует отметить, не смотря на регулярное образование бивалентных структур, плотность конъюгации, выраженная числом хиазм на клетку, не достигала максимального значения – 28, что следовало бы ожидать, исходя, как минимум, из 2 хиазм на бивалент. Коэффициент корреляции между этим показателем и числом бивалентов положителен, но статистически незначим ($r = +0,28$). Это объясняется наличием открытых бивалентов, несущих один перекрест, что, несомненно, снижает возможности рекомбинационной селекции. Следовательно, тип бивалентов вносит существенную

поправку в интенсивность обменов гомологичных хромосом своими частями. Тем не менее, факт формирования у гибридов в процессе первого мейоза парных ассоциаций, в том числе и открытого типа, обеспечивает как производство кроссоверных продуктов, так и регулярность поведения хромосом, входящих в состав этих ассоциаций.

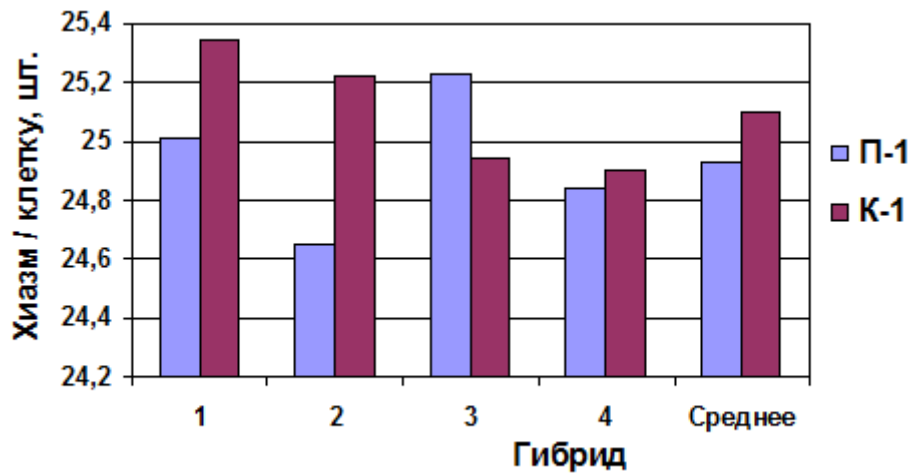


Рис. 1. Среднее число хиазм на клетку у гибридов F_1 мягкой пшеницы с иммунными тетрапроизводными, шт.:
1 – Л. 412/10 × НТ-10; 2 – Эр. 15 × НТ-10; 3 – Л. 412/10 × НВ-11; 4 – Эр. 15 × НВ-11

Таблица 1. Конъюгация хромосом в метафазе мейоза у пентаплоидных гибридов F_1 мягкой пшеницы с иммунными тетрапроизводными

Гибрид	Изучено		Бивалентов/клетку		Унивалентов/клетку		Тривалентов/клетку
	растений	клеток	среднее	lim	среднее	lim	
П-1							
Л. 412/10 × НТ-10	8	224	13,87 ± 0,04	11 – 14	7,26 ± 0,09	7 – 13	0,0
Эр. 15 × НТ-10	8	254	13,89 ± 0,04	12 – 14	7,22 ± 0,07	7 – 11	0,0
Л. 412/10 × НВ-11	6	202	13,93 ± 0,02	12 – 14	7,14 ± 0,05	7 – 11	0,0
Эр. 15 × НВ-11	7	250	13,91 ± 0,03	13 – 14	7,27 ± 0,07	7 – 11	0,0
Среднее			13,90 ± 0,02		7,22 ± 0,04		0,0
К-1							
Л. 412/10 × НТ-10	9	232	13,93 ± 0,02	12 – 14	7,14 ± 0,05	6 – 11	0,0022
Эр. 15 × НТ-10	8	200	13,86 ± 0,03	12 – 14	7,29 ± 0,06	7 – 11	0,0
Л. 412/10 × НВ-11	8	214	13,96 ± 0,02	13 – 14	7,08 ± 0,04	6 – 9	0,0033
Эр. 15 × НВ-11	6	147	13,91 ± 0,04	13 – 14	7,18 ± 0,07	7 – 9	0,0
Среднее			13,92 ± 0,03		7,17 ± 0,04		0,0014

Учитывая сложность и многостадийный характер процессов, приводящих к конъюгации гомологичных хромосом, синаптические нарушения могут быть вызваны различными генетическими факторами (Schwarzacher, 1997). Согласно современным представлениям, формирование оси хромосом – будущих латеральных элементов синаптонемного комплекса (СК), пространственно организующего гомологичные хромосомы в профазе I мейоза, начинается еще на стадии лептотены. Одновременно в хромосомах инициируется множество двунитевых разрывов с помощью белка SPO11 (Santucci-Darmanin, Baudat, 2010), где образуются одноцепочечные концы ДНК, с которыми связываются белки RAD51. Эти белки в дальнейшем способствуют внедрению одноцепочечных концов в гомологичные участки несестринской хроматиды. При этом происходит активное движение хромосом, прикрепленных теломерными концами к ядерной мембране. Теломеры связаны с компонентами цитоскелета с помощью пластинки прикрепления и трансмембранных белков, направляющих это движение. К концу лептотены – началу зиготены теломерные концы хромосом собираются вместе, формируя структуру «букета» (Scherthan, 2007). В зиготене образуется центральный элемент СК и начинается репарация двунитевых разрывов по кроссоверному или некроссоверному пути с участием комплекса белков мисматч репарации. В образовании кроссоверных продуктов принимает участие белок MLH1. Репарация и формирование СК завершаются в пахитене. В диплотене и диакинезе постепенно разрушаются центральный и латеральные элементы СК, гомологичные хромосомы

остаются физически связанными только в местах рекомбинационного обмена – хиазмах (Торгашева, 2013). Благодаря этим контактам и когезии сестринских хроматид, бивалент существует как единая структура. Если в биваленте произошел один кроссинговер, то в дальнейшем в метафазе I этот бивалент имеет палочковидную форму (открытый бивалент), если два, то вид кольца.

Таким образом, не смотря на то, что нет полного понимания, каким образом в ранней профазе мейоза гомологичным участкам хромосом удается найти друг друга, большинство исследователей признают, что основным механизмом, способствующим поиску, по-видимому, является активное движение хромосом, прикрепленных теломерами к ядерной мембране, с последующим формированием структуры «букета», которая играет важную роль в опознавании и выравнивании гомологов, способствуя инициации синапсиса и рекомбинации хромосом.

Хромосомы, не участвующие в бивалентной конъюгации, не имея гомологов, присутствуют в клетках в виде унивалентов либо мультивалентных ассоциаций. Количество одиночных хромосом в мейоцитах изученных нами гибридов существенно менялось в пределах отдельных МКП от 6 до 13 (рис. 2), что превышало число хромосом непарного *D*-генома (7 шт.). Наличие в мейоцитах дополнительного числа одиночных хромосом от 2 до 6 штук обусловлено асинаптическими явлениями, зачастую характерными для гетерозиготного материала, даже при межсортовых скрещиваниях. Однако модальное значение числа унивалентов составило 7–8 шт./клетку, что и обеспечило средний уровень данного параметра в пределах $7,22 \pm 0,04$ и $7,17 \pm 0,04$ при выращивании гибридов в поле и в камере искусственного климата, соответственно (табл. 1). В редких случаях наблюдали триваленты при участии в качестве партнера для скрещивания линии Л. 412/10. В этих же комбинациях минимальное число одиночных хромосом снижалось до 6 шт./клетку, что косвенно подтверждает участие унивалента в мультивалентном комплексе.

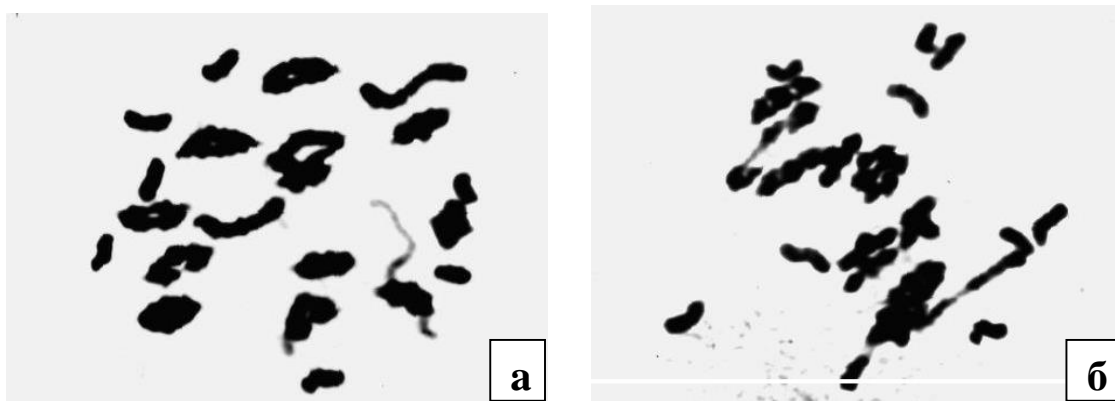


Рис. 2. Конъюгация хромосом у гибридов F_1 мягкой пшеницы с иммунными тетраплоидными: а – $14_{II} + 7_I$; б – $13_{II} + 9_I$

Н.А. Жарков (2013а), анализируя асинаптические явления у гибридов *T. aestivum* × *T. durum*, предположил, что формирование СК, а, следовательно, и бивалентов определяется степенью взаимного расположения плеч гомологичных хромосом в процессе коориентации гомологов на ядерной мембране. Согласно предложенной им ранее гипотезе (Жарков, 2001), первоначально в этом оказывается задействованным только один гаплоидный набор хромосом, который меняет ориентацию точек фиксации центромер относительно линии потенциального деления. В это время их гомологи сохраняют свою прежнюю (митотическую) ориентацию. Подобного рода изменения приводят в соответствие взаимное расположение гомологичных хромосом, после которого начинаются процессы распознавания, выравнивания, спаривания, а также синапсис с формированием синаптонемального комплекса и образование хиазм. При нарушениях коориентации, когда сегрегацией зоны исходного полюса оказываются задействованными оба гомолога или они остаются в прежнем митотическом положении, синапсис хромосом будет нарушен, так как их гомологи не были сориентированы в пространстве. В результате у гибридов *T. aestivum* × *T. durum* по тем парам хромосом, где коориентация центромер проходила нормально, формировались биваленты, а там, где полюсной детерминацией оказывались задействованы оба гомолога, либо они оставались в прежней митотической ориентации вместо бивалентов формировались униваленты.

Показано три возможных способа поведения унивалентов пшеницы в анафазе I мейоза (Friebe et al., 2005; Lukaszewski, 2010). Первый и преобладающий тип – униваленты могут случайно распределяться между полюсами синхронно с остальными хромосомами, входящими в состав бивалентов, их центромерные районы ориентируются к одному из полюсов (униполярная ориентация), а сестринские центромеры функционируют как единое целое. Данный тип поведения унивалентов

трактуются как мейотический (редукционный), или как униполярный. В этом случае анафазные клетки не имеют отстающих хромосом. Второй тип связан с биполярной ориентацией центромеры, приводящей к ее разделению, а затем продольному расщеплению сестринских хроматид. Такое деление интерпретируется как митотическое, или эквационное. Кроме продольного расщепления унивалента может наблюдаться и особый способ расхождения, названный *misdivision*, когда унивалент разделяется поперек центромеры. Третий способ поведения унивалента предложено назвать аполярный, когда не происходит его взаимодействие с полюсами клетки. Такие униваленты сохраняют свою целостность до конца анафазы и формируют микроядра в диадах и тетрадах (Жарков, 2013б; Логинова, Силкова, 2014).

Таким образом, неконтролируемое поведение одиночных хромосом приводит на заключительных стадиях первого или второго мейотического деления к их элиминации в виде микроядер. Подобные картины мы также наблюдали в нашем исследовании. Следствием наличия унивалентов в метафазе I мейоза у всех изученных нами пентаплоидных гибридов в части мейоцитов выявлены тетрады с микроядрами.

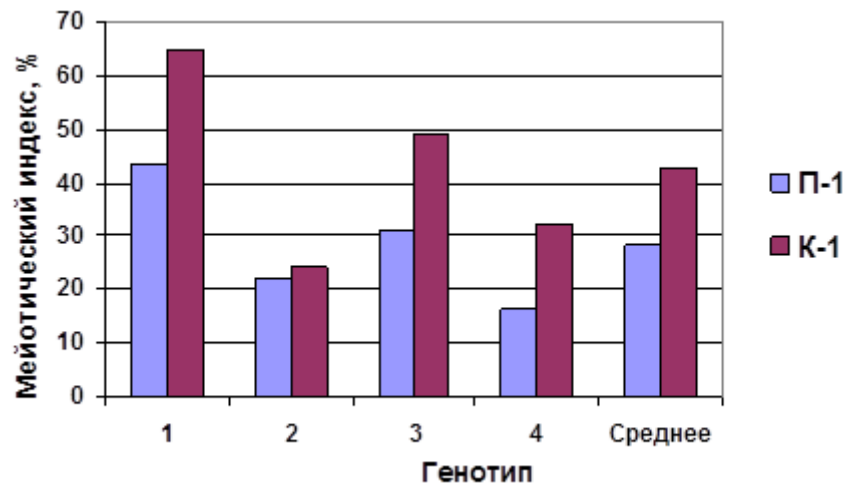


Рис. 3. Мейотический индекс у гибридов F_1 мягкой пшеницы с иммунными тетрапроизводными, % : 1 – Л. 412/10 × НТ-10; 2 – Эр. 15 × НТ-10; 3 – Л. 412/10 × НВ-11; 4 – Эр. 15 × НВ-11

Процент нормальных тетрад в МКП обнаружил сильную изменчивость, варьируя от 16,5 до 43,5 в полевую вегетацию и от 24,3 до 64,8 при выращивании гибридов F_1 в камере. При этом средний уровень мейотического индекса в полевых условиях был существенно ниже, составил 28,3%. Условия искусственного климата способствовали формированию нормальных тетрад, в результате у 42,6% мейоцитов не выявлено микроядер. Не зависимо от тетраплоидного партнера гибриды с участием линии Л. 412/10 характеризовались большей мейотической стабильностью на завершающей стадии деления, что выразилось практически в 2-кратном превосходстве рассматриваемого показателя. Следует отметить, что между растениями конкретной гибридной комбинации также наблюдалась сильная изменчивость. Например, у растений гибрида Эр. 15 × НТ-10 наблюдали от 8,7 до 40,5% нормальных тетрад при выращивании в фитотроне и от 5,4 до 47,9% – в полевую вегетацию. На высокую вариабельность поведения хромосом при отдаленных скрещиваниях указывают и другие исследователи. В частности, выявлены различия у пшенично-ржаных гибридов по характеристикам микроспорогенеза между растениями, отдельными колосьями одного растения и даже пыльниками в пределах одного колоса (Силкова и др., 2003).

Поскольку мейотический индекс отражает долю внешне нормально сформированных тетрад, не содержащих микронуклеусы, то есть основания полагать, что данный показатель может отражать частоту функционально способных мужских и женских гамет, формирующихся в результате мейоза. В таком случае возможна сопряженность между этим параметром и семенной либо пыльцевой фертильностью растений F_1 . Анализ автофертильности пентаплоидных гибридов показал, что около половины цветков завязали зерна не зависимо от условий их произрастания. Средний уровень признака составил 54,35 и 53,63% в полевую вегетацию и в искусственных условиях, соответственно. Цветение и оплодотворение гибридов с участием линии НВ-11 было более успешным в полевых условиях, однако при выращивании в фитотроне показатель был выше у линии НТ-10. Фертильность пыльцы в среднем по всем комбинациям достигла 73,2%, что применительно к межвидовым скрещиваниям является достаточно высоким значением (табл. 2). Расчет коэффициента корреляции между параметрами фертильности и мейотическим индексом показал, что он отрицателен для гибридов F_1 ,

выращенных в климокамере ($r = -0,55$), и положителен по результатам полевых испытаний ($r = +0,09$), но в обоих случаях незначим. Отсутствует сопряженность и между мейотическим индексом и фертильностью пыльцы.

Число микроядер в тетраде является показателем интенсивности элиминации унивалентных хромосом из гибридного ядра. В среднем на клетку в полевую вегетацию формировалось от $1,17 \pm 0,11$ до $2,00 \pm 0,24$ микронуклеусов. Элиминация одиночных хромосом в условиях фитотрона проходила менее интенсивно, варьируя от $0,48 \pm 0,06$ до $1,39 \pm 0,16$ шт./тетраду (табл. 2). Максимальное число микроядер, присутствующих в отдельных микроспорах, достигало 9 штук (рис. 4), что превышало число унивалентов D-генома (7 хромосом). Очевидно, элиминировать могут не только гомеологичные хромосомы, не находящие партнера для спаривания, но и хромосомы A- либо B-геномов десинаптического происхождения.

Таблица 2. Число микроядер и фертильность растений F_1 от скрещивания мягкой пшеницы с иммунными тетрапроизводными

Гибрид	Изучено		Микроядер/клетку		Автофертильность изучено цветков	Фертильность пыльцы, %	
	растений	клеток	среднее	lim			
П-1							
Л. 412/10 × НТ-10	3	711	$1,69 \pm 0,32$	0 – 7	3048	53,9	–
Эр. 15 × НТ-10	6	1284	$1,69 \pm 0,32$	0 – 7	3270	47,1	–
Л. 412/10 × НВ-11	9	1758	$1,17 \pm 0,11$	0 – 6	3048	64,0	–
Эр. 15 × НВ-11	7	2580	$2,00 \pm 0,24$	0 – 9	3352	52,4	–
К-1							
Л. 412/10 × НТ-10	10	2162	$0,48 \pm 0,06$	0 – 3	3894	49,4	75,1
Эр. 15 × НТ-10	9	1961	$1,39 \pm 0,16$	0 – 6	2856	60,4	55,7
Л. 412/10 × НВ-11	5	2121	$0,76 \pm 0,15$	0 – 3	4072	55,7	81,2
Эр. 15 × НВ-11	7	1412	$1,16 \pm 0,13$	0 – 6	2340	49,2	81,1

Как указывалось выше, количество унивалентов в отдельных МКП достигало 13 штук, в то время как максимальное число микроядер – 9. Следовательно, не все униваленты ведут себя аполярно. Часть из них подчиняется правилам редукционного деления, ориентируясь униполярно и распределяясь между клеточными полюсами вместе с разделившимися партнерами бивалентов. Такие униваленты в дальнейшем участвуют во втором мейотическом делении, расщепляясь на хроматиды, и попадают в гаметы. Косвенным подтверждением этого является отсутствие корреляции между числом унивалентов и числом микроядер в тетраде. Такой тип поведения одиночных хромосом позволяет надеяться на формирование 21-хромосомных гамет, а после оплодотворения – 42-хромосомных растений. Имеющиеся в литературе сведения относительно количественного состава хромосом у растений F_2 – F_3 поколений от скрещивания *T. aestivum* × *T. durum*, свидетельствуют о возможности формирования у пентаплоидов функционально способных 21-хромосомных гамет, а, следовательно, получении гексаплоидных растений, а в дальнейшем – стабильных линий от самоопыленного потомства (Жарков, 2013а; Wang, Liu, Yan *et al.*, 2005).

Наличие многохромосомных ассоциаций в процессе конъюгации хромосом, как правило, является свидетельством транслокаций либо межгеномных замещений. Указанная выше закономерность снижения числа унивалентов к клетке до 6 штук при обнаружении в ней тривалента позволяет предположить, что транслокационное событие, если таковое имело место, касается не генома тетрапроизводных линий, а материнской формы Л. 412/10. Кроме того, ранее нами было показано, что линия НТ-10 характеризуется высокой мейотической стабильностью, обнаруживая бивалентную конъюгацию в мейозе и формирование сбалансированных 14-хромосомных гамет (Хлебова, Барышева, 2015). Некоторое ослабление плотности синапсиса происходило за счет открытых бивалентов, имеющих одну точку контакта гомологичных хромосом. При скрещивании с исходным сортом твердой пшеницы все хромосомы линии НТ-10 также вступали в регулярный синапсис, демонстрируя парную конъюгацию. На основании этих данных был сделан вывод об интрогрессии признака устойчивости к фитопатогенам от *T. timopheevii* в твердую пшеницу путем рекомбинаогенеза. Таким образом, мы полагаем, что обнаружение тривалентов у гибридов мягкой и твердой пшеницы обусловлено сходством межгеномных участков хромосом материнской формы Л. 412/10, возникшим в процессе создания этой селекционной линии, и не будет препятствием для передачи и дисомного наследования устойчивости у мягкой пшеницы.

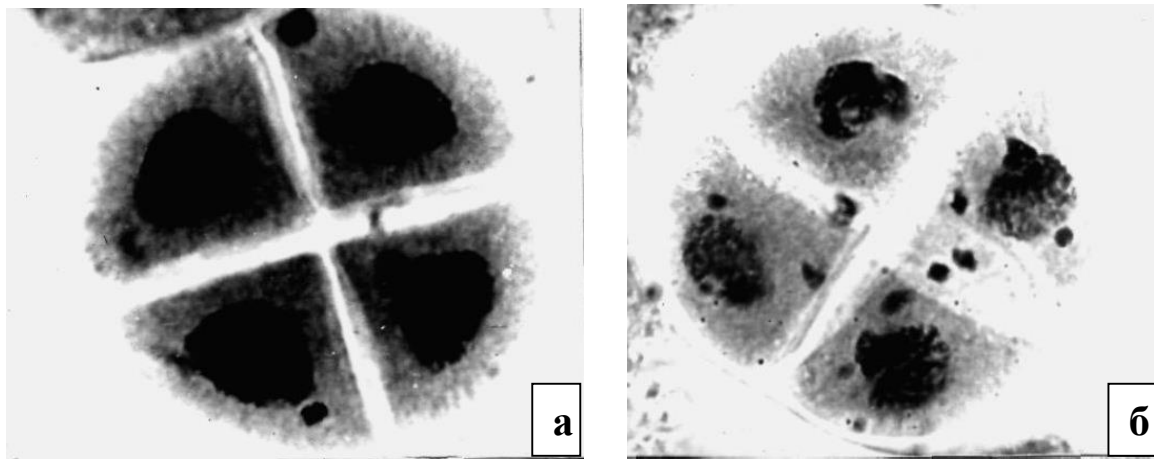


Рис. 4. Тетрады с микроядрами у гибридов F₁ мягкой пшеницы с иммунными тетрапроисводными:
а – два микроядра; б – 9 микроядер

Согласно современным представлениям, сородичи мягкой пшеницы ($2n = 6x = 42$, *BBAADD*) на основе их геномной конституции распределены по трем группам: первичный, вторичный и третичный генофонд (Гончаров, 2012; Першина, 2014). Твердая пшеница *T. durum* ($2n = 4x = 28$, *BBA*), обладая общими с мягкой пшеницей геномами *B* и *A*, входит в состав первичного генофонда, что проявляется в хорошей скрещиваемости видов, регулярных мейотических событиях, обеспечивающих рекомбинационный перенос генов в геном *T. aestivum* (Chen, Zhang, 1991; Valkoun, 2001; Wang, Liu, Yan *et al.*, 2005). *T. timopheevii* ($2n = 4x = 28$, *A'A'GG*) входит во вторичный генный пул, имея лишь один геном, близкий по происхождению геному *A* мягкой пшеницы – *A'*. Гибридизация этих видов затруднена, наблюдаются серьезные мейотические нарушения, что приводит к частичной эмбриональной несовместимости и стерильности гибридов, а также длительности становления константных форм (Мусалитин, 1993; Токубаева и др., 2013). Выполненное нами исследование, свидетельствующее об отсутствии серьезных нарушений синапсиса хромосом у гибридов интрогрессивных линий, производных *T. timopheevii* и *T. boeoticum*, с гексаплоидной пшеницей, позволяет отнести созданные тетраплоидные формы к первичному генофонду, что придает им особую ценность и хорошие перспективы для последующей интрогрессии устойчивости к ржавчинным грибам в мягкую пшеницу.

ВЫВОДЫ

Таким образом, диплоидная часть ядра 35-хромосомных гибридов от скрещивания *T. aestivum* с иммунными тетрапроисводными *T. timopheevii* и *T. boeoticum* обеспечивает им достаточную буферность и определенную индифферентность к поведению унивалентов. Их более или менее интенсивная элиминация не оказывает существенного влияния на фертильность растений F₁. Отсутствие существенных нарушений синапсиса хромосом у межвидовых гибридов подтверждает выводы о том, что устойчивость к фитопатогенам интрогрессирована от *T. timopheevii* и *T. boeoticum* в твердую пшеницу, вероятнее всего, путем генетических рекомбинаций, что исключает ограничения для интрогрессии данного иммунологического свойства в мягкую пшеницу.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышева Н.В. Изменчивость результатов получения пентаплоидных гибридов пшеницы // Acta Biologica Sibirica. – 2015. – Т. 1. – № 3–4. – С. 148–159.
- Будашкина Е.Б., Гордеева Е.И., Калинина Н.П., Россеева Л.П., Леонова И.Н. Создание вторичных генофондов – источник генов устойчивости к болезням мягкой пшеницы и их использование в селекции // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: Матер. II Вавиловской международной конференции. – СПб.: ВИР, 2008. – С. 247–249.
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Изд. 2-е, испр. и доп. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2012. – 523 с.
- Григорьева Л.П. Роль генотипической и модификационной изменчивости в интрогрессивной гибридизации *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1988. – 16 с.

- Григорьева Л.П. Пути повышения фертильности межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2005. – № 3. – С. 087–089.
- Жарков Н.А. Анеуплоидная модель механизма мейотических преобразований у пшеницы. 1. Механизм перехода хромосом от митоза к мейозу // Цитология и генетика. – 2001. – Т. 35. – № 4. – С. 18–24.
- Жарков Н.А. Асиноптический мейоз у межвидовых гибридов пшеницы // Фундаментальные исследования. – 2013а. – № 8–6. – С. 1390–1394.
- Жарков Н.А. Механизм поперечного деления центромеры унивалентной хромосомы у *Triticum aestivum* L. // Современные проблемы науки и образования. – 2013б. – № 1; URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=8120> (дата обращения: 22.06.2016).
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Получение и жизнеспособность трехвидовых гибридов (*Triticum durum* Desf. × *T. timopheevii* Zhuk.) × *T. aestivum* L. // Селекция и ее генетические ресурсы на Алтае. Научно-технический бюллетень / СО ВАСХНИЛ. – Новосибирск, 1985. – Вып. 45. – С. 7–10.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Генетическая и модификационная изменчивость результата возвратного скрещивания гибридов *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. // Генетика. – 1986. – Т. 22. – № 10. – С. 2469–2476.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Возможность отбора устойчивых к стеблевой ржавчине форм в первых поколениях межвидовых гибридов // Селекция сельскохозяйственных культур в Алтайском крае. – Новосибирск, 1988. – С. 49–59.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Использование межвидовой гибридизации для создания новых источников устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине // Сельскохозяйственная биология. – 1990. – № 1. – С. 65–71.
- Леонова И.Н. Генетический контроль устойчивости к грибным болезням у мягкой пшеницы с интрогрессиями от *Triticum timopheevii* Zhuk.: Автореф. дис. ... д.б.н. – Новосибирск, 2015. – 32 с.
- Логина Д.Б., Силкова О.Г. Митотическое поведение центромер в мейозе как механизм восстановления фертильности у пшенично-ржаных амфигаплоидов // Генетика. – 2014. – Т. 50. – № 8. – С. 930–939.
- Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Пухальский В.А. Динамика генетического разнообразия сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), районированных на территории России в 1929–2005 гг. // Генетика. – 2006. – Т. 42. – № 10. – С. 1359–1371.
- Мусалитин Г.М. Пути повышения эффективности использования генофонда *Triticum timopheevii* Zhuk. в селекции *Triticum aestivum* L.: Автореф. дис. ... канд. с./х. наук. – Новосибирск, 1993. – 17 с.
- Никитина Е.Д., Хлебова Л.П., Пронина Р.Д. Соматональная изменчивость *in vitro* как источник создания исходного материала для селекции мягкой пшеницы // Acta Biologica Sibirica. – 2015. – Т. 1. – № 3–4. – С. 171–186.
- Першина Л.А. Хромосомная инженерия растений – направление биотехнологии // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18. – № 1. – С. 138–146.
- Силкова О.Г., Щапова А.И., Кравцова Л.А. Механизмы мейотической реституции и их генетическая регуляция у пшенично-ржаных полигаплоидов // Генетика. – 2003. – Т. 38. – № 11. – С. 1514–1523.
- Твердохлеб Е.В. Скрещиваемость и фертильность гибридов между формами пшеницы – носителями субгенома G и сортами мягкой и твердой пшениц // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: Біологія. – 2009. – № 856. – С. 89–96.
- Твердохлеб Е.В. Становление фертильности у гибридов между *Triticum timopheevii* Zhuk. и *Triticum durum* Desf. // Вісник Харківського національного аграрного університету. Сер. Біологія. – 2015. – Вип. 1 (34). – С. 37–45.
- Твердохлеб О. Успадкування ознак у гібридів видів і форм підроду *Voeoticum* з твердою пшеницею та їхньому потомстві від ступінчастих схрещувань // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біологія. – 2011. – Вип. 55. – С. 73–80.
- Токубаева А.А., Шулембаева К.К., Жанаева А.Б. Межвидовые скрещивания с использованием видов пшеницы разного происхождения // Молодежь и наука: реальность и будущее: Материалы VI Международной научно-практической конференции, в 2 томах. Т. I. – Невинномысск: НИЭУП, 2013. – С. 95–98.
- Торгашева А.А. Мейоз: что нужно пережить ради уменьшения числа хромосом вдвое // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17. – № 1. – С. 17–28.
- Хлебова Л.П. Межвидовая совместимость тетраплоидных пшениц *Triticum durum* Desf. и *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2009. – № 3. – С. 33–37.
- Хлебова Л.П. Результативность возвратного скрещивания межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2010. – № 3-1. – С. 60–63.

- Хлебова Л.П., Барышева Н.В. Цитогенетические особенности интрогрессивных линий твердой пшеницы // Acta Biologica Sibirica. – 2015. – Т. 1. – № 3-4. – С. 160–170.
- Abouziied H.M. Assessment of genetic diversity among wheat somaclonal variants lines using morphological traits and molecular markers // African Journal of Biotechnology. – 2011. – Vol. 1(66). – P. 14851–14861.
- Chen Q.F., Zhang Q.Q. Comparative study on cytogenetics among pentaploid hybrids derived from emmer and hexaploid wheat // Southwest China Journal of Agricultural Sciences. – 1991. – Vol. 4. – P. 30–36.
- Friebe B., Zhang P., Linc G., Gill B.S. Robertsonian translocations in wheat arise by centric misdivision of univalents at anaphase I and rejoining of broken centromeres during interkinesis of meiosis II // Cytogenet. Genome. Res. – 2005. – Vol. 109. – P. 293–297.
- Kozlovskaja V., Grigorjeva L. On the leading role of modificative variability in obtaining the first generations of interspecific hybrids of *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. // Science for plant breeding: book of Poster Abstracts: XII EUCARPIA Congress, February 27 – March 4, 1989, Göttingen, Germany F.R. – Berlin: Paul Parly Scientific Publisher, 1989. 2 vol., Poster Abstr. 2–11.
- Lukaszewski A.J. Behavior of centromeres in univalents and centric misdivision in wheat // Cytogenet. Genome. Res. – 2010. – Vol. 129. – P. 97–109.
- Mehta Ye.R., Angra D.C. Somaclonal variation for disease resistance in wheat and production of dihaploids through wheat × maize hybrids // Genetics and Molecular Biology. – 2000. – Vol. 23. – No. 3. – P. 617–622.
- Santucci-Darmanin S., Baudat F. Meiotic recombination in mammals / Eds M.-H. Verlhac, A. Villeneuve. Oogenesis: John Wiley and Sons, Ltd, 2010. – P. 141–177.
- Scherthan H. Telomere attachment and clustering during meiosis // Cell Mol. Life Sci. – 2007. – Vol. 64. – P. 117–124.
- Schwarzacher T. Three stages of meiotic homologous chromosome pairing in wheat: cognation, alignment and synapsis // Sex Plant Reprod. – 1997. – No. 10. – P. 324–331.
- Valkoun J.J. Wheat pre-breeding using progenitors // Euphytica. – 2001. – Vol. 119. – P. 17–23.
- Wang H.Y., Liu D.C., Yan Z.H., Wei Yu.M., Zheng Yo.L. Cytological characteristics of F₂ hybrids between *Triticum aestivum* L. and *T. durum* Desf. with reference to wheat breeding // J Appl Genet. – 2005. – Vol. 46(4). – P. 365–369.

REFERENCES

- Abouziied, H.M. (2011). Assessment of genetic diversity among wheat somaclonal variants lines using morphological traits and molecular markers. *African Journal of Biotechnology*, 1(66), 14851–14861.
- Barysheva, N.V. (2015). Izmenchivost' rezul'tatov polucheniya pentaploidnyh gibridov pshenicy. *Acta Biologica Sibirica*, 1(3–4), 148–159. (in Russian)
- Budashkina, E.B., Gordeeva, E.I., Kalinina, N.P., Rosseeva, L.P., Leonova, I.N. (2008). Sozdanie vtorichnyh genofondov – istochnik genov ustojchivosti k boleznyam myagkoj pshenicy i ih ispol'zovanie v selekcii. Geneticheskie resursy kul'turnyh rastenij v XXI veke. Proceed. II Vavilov Int. Conf. Saint Petersburg: VIR. (in Russian)
- Chen, Q.F., Zhang, Q.Q. (1991). Comparative study on cytogenetics among pentaploid hybrids derived from emmer and hexaploid wheat. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 4, 30–36.
- Friebe, B., Zhang, P., Linc, G., Gill, B.S. (2005). Robertsonian translocations in wheat arise by centric misdivision of univalents at anaphase I and rejoining of broken centromeres during interkinesis of meiosis II. *Cytogenet. Genome. Res.*, 109, 293–297.
- Goncharov, N.P. (2012). *Sravnitel'naja genetika pshenic i ih sorodichej*. Novosibirsk: Geo. (in Russian)
- Grigor'eva, L.P. (1988). *Rol' genotipicheskoy i modifikacionnoj izmenchivosti v introgressivnoj gibridizacii Triticum durum Desf. x Triticum timopheevii Zhuk.* Thesis of Doctoral Dissertation. Novosibirsk. (in Russian)
- Grigor'eva, L.P. (2005). Puti povysheniya fertil'nosti mezhvidovyh gibridov pshenicy *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. *Izvestija Altajskogo gosudarstvennogo universiteta*, 3, 087–089. (in Russian)
- Hlebova, L.P. (2009). Mezhvidovaja sovmestimost' tetraploidnyh pshenic *Triticum durum* Desf. i *Triticum timopheevii* Zhuk. *Izvestija Altajskogo gosudarstvennogo universiteta*, 3, 33–37. (in Russian)
- Hlebova, L.P. (2010). Rezultativnost' vozvratnogo skreshivaniya mezhvidovyh gibridov pshenicy *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. *Izvestija Altajskogo gosudarstvennogo universiteta*, 3–1, 60–63. (in Russian)
- Hlebova, L.P., Barysheva, N.V. (2015). Citogeneticheskie osobennosti introgressivnyh linij tverdoj pshenicy. *Acta Biologica Sibirica*, 1(3–4), 160–170. (in Russian)
- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P. (1985). Poluchenie i zhisnesposobnost' trojhidovyh gibridov (*Triticum durum* Desf. x *T. timopheevii* Zhuk.) x *T. aestivum* L. Selekcija i eyo geneticheskie resursy na Altae. *Nauchno-tehnicheskij bujleten' SO VASHNIL. Novosibirsk*, 45, 7–10. (in Russian)

- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P. (1986). Geneticheskaja i modifikacionnaja izmenchivost' rezul'tata vozvratnogo skreshivanija gibrinov *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. *Genetika*, 22(10), 2469–2476. (in Russian)
- Kozlovskaja, V., Grigorjeva, L. (1989). *On the leading role of modificative variability in obtaining the first generations of interspecific hybrids of Triticum durum Desf. × Triticum timopheevii Zhuk.* In: Science for plant breeding: book of Poster Abstracts: XII EUCARPIA Congress, February 27 – March 4, 1989, Gottengen, Germany F.R. Berlin: Paul Parly Scientific Publisher.
- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P., Shatilova, N.V. (1988). *Vozmozhnost' otbora ustojchivyh k steblevoj rzhavchine form v pervyh pokolenijah mezhvidovyh gibrinov.* In: Selekcija sel'skochozjajstvennyh kultur v Altajskom krae. Novosibirsk, 49–59. (in Russian)
- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P., Shatilova, N.V. (1990). Ispol'zovanie mezhvidovoj gibrinizacii dlja sozdanija novyh istochnikov ustojchivosti pshenicy k steblevoj rzhavchine. *Sel'skochozjajstvennaja biologija*, 1, 65–71. (in Russian)
- Leonova, I.N. (2015). *Geneticheskij kontrol' ustojchivosti k gribnym boleznjam u myagkoj pshenicy s introgressiyami ot Triticum timopheevii Zhuk.* Thesis of Doctoral Dissertation. Novosibirsk. (in Russian)
- Loginova, D.B., Silkova, O.G. (2014). Mitoticheskoe povedenie centromer v mejoze kak mekhanizm vosstanovleniya fertil'nosti u pshenichno–rzhanyh amfigaploidov. *Genetika*, 50(8), 930–939. (in Russian)
- Lukaszewski, A.J. (2010). Behavior of centromeres in univalents and centric misdivision in wheat. *Cytogenet. Genome Res.*, 129, 97–109.
- Martynov, S.P., Dobrotvorskaya, T.V., Puhal'skij, V.A. (2006). Dinamika geneticheskogo raznoobrazija sortov ozimoy myagkoj pshenicy (*Triticum aestivum* L.), rajonirovannyh na territorii Rossii v 1929–2005 gg. *Genetika*, 42(10), 1359–1371. (in Russian)
- Mehta, Ye.R., Angra, D.C. (2000). Somaclonal variation for disease resistance in wheat and production of dihaploids through wheat × maize hybrids. *Genetics and Molecular Biology*, 23(3), 617–622.
- Musalitin, G.M. (1993). *Puty povychenija jeffektivnosti ispol'zovanija genofonda Triticum timopheevii Zhuk. v selekcii Triticum aestivum L.* Thesis of Doctoral Dissertation. Novosibirsk. (in Russian)
- Nikitina, E.D., Hlebova, L.P., Pronina, R.D. (2015). Somaklonal'naya izmenchivost' in vitro kak istochnik sozdaniya iskhodnogo materiala dlja selekcii myagkoj pshenicy. *Acta Biologica Sibirica*, 1(3–4), 171–186. (in Russian)
- Pershina, L.A. (2014). Hromosomnaya inzheneriya rastenij – napravlenie biotekhnologii. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 18(1), 138–146. (in Russian)
- Santucci–Darmanin, S., Baudat, F. (2010). *Meiotic recombination in mammals.* Oogenesis: John Wiley and Sons, Ltd.
- Scherthan, H. (2007). Telomere attachment and clustering during meiosis. *Cell Mol. Life Sci.* 64, 117–124.
- Schwarzacher, T. (1997). Three stages of meiotic homologous chromosome pairing in wheat: cognetion, alignment and synapsis. *Sex Plant Reprod.*, 10, 324–331.
- Silkova, O.G., Shchapova, A.I., Kravcova, L.A. (2003). Mekhanizmy mejoticheskoy restitucii i ih geneticheskaya reguljaciya u pshenichno–rzhanyh poligaploidov. *Genetika*, 38(11), 1514–1523. (in Russian)
- Tokubaeva, A.A., Shulembaeva, K.K., Zhanaeva, A.B. (2013). *Mezhvidovye skreshchivaniya s ispol'zovaniem vidov pshenicy raznogo proiskhozhdenija.* In: Molodezh' i nauka: real'nost' i budushchee: Proceed. VI Int. Conf. Nevinnomyssk: NIEHUP. (in Russian)
- Torgasheva, A.A. (2013). Mejoz: chto nuzhno perezhit' radi umen'sheniya chisla hromosom vdvoe. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 17(1), 17–28. (in Russian)
- Tverdohleb, E.V. (2009). Skreshchivaemost' i fertil'nost' gibrinov mezhdu formami pshenicy – nositelyami subgenoma G i sortami mjagkoj i tvyordoj pshenic. *Visnik Harkivs'kogo nacional'nogo universitetu imeni V.N. Karazina. Serija: biologija*, 856, 89–96. (in Russian)
- Tverdohleb, E.V. (2015). Stanovlenie fertil'nosti u gibrinov mezhdu *Triticum timopheevii* Zhuk. i *Triticum durum* Desf. *Visnik Har'kivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universitetu. Ser. Biologija*, 1(34), 37–45. (in Russian)
- Tverdohlib, O. (2001). Uspadkuvannya oznak u gibrividiv vidiv i form pidrodu Boeoticum z tverdoyu psheniceyu ta ih'nomu potomstvu vid stupinchastih skhreshchuvan'. *Visnik L'vivskogo universitetu. Ser. Biologija*, 55, 73–80. (in Ukrainian).
- Valkoun, J.J. (2001). Wheat pre-breeding using progenitors. *Euphytica*, 119, 17–23.
- Wang, H.Y., Liu, D.C., Yan, Z.H., Wei, Yu.M., Zheng, Yo.L. (2005). Cytological characteristics of F₂ hybrids between *Triticum aestivum* L. and *T. durum* Desf. with reference to wheat breeding. *J Appl Genet.*, 46(4), 365–369.

- Zharkov, N.A. (2001). Aneuploidnaya model' mekhanizma mejoticheskikh preobrazovanij u pshenicy. 1. Mekhanizm perekhoda hromosom ot mitoza k mejozu. *Citologiya i genetika*, 35(4), 18–24. (in Russian)
- Zharkov, N.A. (2013a). Asinapticheskij mejoz u mezhvidovyh gibridov pshenicy. *Fundamental'nye issledovaniya*, 8–6, 1390–1394. (in Russian)
- Zharkov, N.A. (2013b). Mekhanizm poperechnogo deleniya centromery univalentnoj hromosomy u *Triticum aestivum* L. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 1. Retrieved from: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=8120> (in Russian)