

ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕДАЧИ ХРОМОСОМЫ РЖИ 2R ПРИ БЕККРОССИРОВАНИИ ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ ЗАМЕЩЕННЫХ ЛИНИЙ 2R(2D) РАЗЛИЧНЫМИ СОРТАМИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Н.М. Красилова, И.Г. Адонина, О.Г. Силкова, В.К. Шумный

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: silkova@bionet.nsc.ru

Изучен характер передачи хромосом ржи 2R при беккроссировании пшенично-ржаных замещенных линий 2R(2D)₁, 2R(2D)₂ и 2R(2D)₃ (*Triticum aestivum* L. сорт Саратовская 29/ *Secale cereale* L. сорт Онохойская, 2n = 42) сортами мягкой пшеницы Саратовская 29 (С29), Новосибирская 67 (Н67) и линией Лютеценс 307/97-23 (Лют. 307). В потомствах гибридов BC₁F₂ 2R(2D)₁ × С29, 2R(2D)₂ × С29, 2R(2D)₃ × С29, 2R(2D)₃ × Н67 и BC₁F₁ 2R(2D)₃ × Лют. 307, 2R(2D)₁ × Н67, 2R(2D)₁ × Лют. 307; Лют. 307 × 2R(2D)₁ хромосомы ржи были обнаружены в дисомном, моносомном состояниях, встречались также телоцентрики и транслокации 2R/2D. Показано, что на частоту и характер передачи хромосомы 2R влиял генотип как пшенично-ржаной замещенной линии, так и сорта, используемого в скрещивании. При беккроссировании сортом Н67 хромосомы ржи линий 2R(2D)₁ и 2R(2D)₃ чаще, чем в комбинациях скрещивания с Лют. 307 и С29, замещали хромосому 2D, после первого беккрасса в 26 % потомства гибридов образовывались хромосомы с перестройками. В потомстве реципрокного скрещивания линии 2R(2D)₁ с Лют. 307 хромосома 2R была обнаружена в кариотипах только двух растений. Обсуждаются возможные механизмы образования транслоцированных хромосом между гомеологами пшеницы и ржи.

Ключевые слова: *T. aestivum*, пшенично-ржаные замещенные линии, С-окрашивание, GISH, интрогрессия, телоцентрики, транслокации хромосом.

Введение

Геном ржи (*Secale cereale* L.) является потенциальным источником для передачи полезных агрономических качеств мягкой пшенице (*Triticum aestivum* L.). Источником хроматина ржи в селекции на устойчивость являются пшенично-ржаные замещенные линии и линии с транслоцированными хромосомами (Friebe *et al.*, 1996; Rabinovich, 1998). Самыми распространенными являются транслокации T1RS.1BL и T1RS.1AL, которые присутствуют в геномах многих современных возделываемых коммерческих сортов (Lukaszewski, 1990; Villareal *et al.*, 1998; Mater *et al.*, 2004). Показано, что экспрессия генов устойчивости, содержания белка и урожайности зерна у линий пшеницы с транслокациями T1RS.1AL и T1RS.1BL зависит как от происхождения

хроматина ржи, так и от генотипической среды пшеницы (Dhaliwal *et al.*, 1987; Kim *et al.*, 2004). Несмотря на многочисленные полезные признаки и свойства, которые приносит хромосома ржи 1RS для пшеницы, отмечается и ее отрицательное влияние на хлебопекарные качества (Martin, Stewart, 1986; Kim *et al.*, 2004).

Источником интрогрессии хозяйственно ценных качеств в геном пшеницы является также хромосома ржи 2R (Friebe *et al.*, 1996). Хромосома 2R не оказывает отрицательного действия на качество зерна (Knackstedt *et al.*, 1994; Hysing *et al.*, 2007), присутствие 2RL значительно увеличивает содержание арабиноксилана в зерне, который важен как для качества выпекаемых изделий, так и для питательной ценности злаков (Boros *et al.*, 2002). 2R в геноме пшеницы способствует более эффективному

использованию растениями воды (Ehdaie *et al.*, 2003). На хромосоме 2R локализованы также гены устойчивости к мучнистой росе, листовой и стеблевой ржавчине (Heun, Friebe, 1990; Friebe *et al.*, 1994; McIntosh *et al.*, 1995; Merker, Forsstrom, 2000; Hysing *et al.*, 2007), гессенской мухе (Friebe *et al.*, 1990; Sears *et al.*, 1992). Таким образом, присутствие генов устойчивости, хорошие характеристики качества пшеницы и отсутствие отрицательного влияния на агрономическую продуктивность, связанные с 2R, делают эту хромосому одним из источников для улучшения пшеницы.

Эффективность пшенично-ржаных транслокаций с 2RL так же, как и с 1RS, зависит от генотипической среды сорта, в который она переносится (Knackstedt *et al.*, 1994; Hysing *et al.*, 2007). Поэтому в практической селекции необходим детальный анализ передачи хромосом ржи в различные сорта. Целью данной работы было изучение характера передачи хромосом 2R при беккроссировании пшенично-ржаных замещенных линий 2R(2D)₁, 2R(2D)₂ и 2R(2D)₃ сортами мягкой пшеницы в процессе создания почти изогенных пшенично-ржаных замещенных линий 2R(2D) на сортах мягкой пшеницы Саратовская 29 (С29), Новосибирская 67 (Н67) и линии Лютеценс 307/97-23 (Лют. 307).

Материалы и методы

Растительный материал. В работе были использованы пшенично-ржаные замещенные линии 2R(2D)₁, 2R(2D)₂ и 2R(2D)₃ (*T. aestivum* L. сорт Саратовская 29/ *S. cereale* L. сорт Онохойская, $2n = 42$), в геноме которых пара хромосом пшеницы 2D замещена парой гомеологов ржи 2R (Силкова и др., 2006). Линии отличаются между собой генотипической средой пшеницы (Добровольская, 2003). У линий 2R(2D)₁, 2R(2D)₂ и 2R(2D)₃ процент локусов с аллелями, отличными от Саратовской 29, составил 13,7 %, 32,0 % и 26,0 % соответственно. У данных линий аллели микросателлитных локусов, отличные от таковых сорта Саратовская 29, соответствуют аллелям, характерным для сорта Новосибирская 67. Геномы линий 2R(2D)₁ и 2R(2D)₂ содержат одну и ту же хромосому ржи, а линия 2R(2D)₃ – другую, так как эти линии получены в потомстве от разных гибридных

зерен F₁. Линии 2R(2D)₁ используются в исследовании благодаря толерантности к высоким концентрациям NaCl, а 2R(2D)₃ – высоким продуктивным качествам (Силкова и др., 2008).

Беккроссирование линий проводилось сортами С29, Н67 и линией Лют. 307. Сорта С29 и Н67 находятся в коллекции Института цитологии и генетики СО РАН, линия Лют. 307 получена из CIMMYT.

Изучались кариотипы растений следующих комбинаций скрещивания:

- BC₁F₂ 2R(2D)₁ × С29, 2R(2D)₂ × С29, 2R(2D)₃ × С29, 2R(2D)₃ × Н67 (1) (табл. 1).
- BC₁F₁ 2R(2D)₃ × Лют. 307, 2R(2D)₁ × Н67, 2R(2D)₁ × Лют. 307; Лют. 307 × 2R(2D)₁ (2) (табл. 2).

Предшествующие поколения гибридов (BC₁F₁ (1) и F₁ (2)) выращивались в одинаковых условиях (поле 2010 г.), зерна BC₁F₂ были получены при самоопылении. Гибриды BC₁F₂ (1) и BC₁F₁ (2) поколений анализировались в условиях гидропонной теплицы (осень 2010 г.).

Цитологические методы. Отбор растений с хромосомой 2R среди гибридов BC₁F₁ (1) проводился на мейотических препаратах. Хромосомный состав кариотипов растений BC₁F₂ и BC₁F₁ идентифицировался на митотических препаратах с помощью С-метода дифференциального окрашивания хромосом (Badaev *et al.*, 1985). Препараты анализировали с помощью микроскопа «AxioStar» (Zeiss). Изображение регистрировалось цифровой камерой для микроскопов Leica DFC295. Для идентификации пшенично-ржаных транслокаций использовалась геномная *in situ* гибридизация в соответствии с ранее опубликованной методикой (Schubert *et al.*, 1998). Перед GISH препараты были обработаны РНКазой. Геномную ДНК *S. cereale* метили дигоксигенином с помощью реакции ник-трансляции и использовали в сочетании с 10–30-кратным избытком немеченой фрагментированной ДНК *T. aestivum*. Детекцию проводили с помощью антител к дигоксигенину, связанных с родамином (Anti-digoxigenin-rhodamine Fab fragments, Roche Applied Science). Препараты заключали в среду, замедляющую выцветание флюоресценции (Vectashield mounting medium, Vector Laboratories), содержащую 0,5 мкг/мл DAPI (4',6-diamidino-2-phenylindol, Sigma) для окрашивания хромосом, и анали-

Таблица 1

Цитологически проанализированные беккроссные потомства гибридов:
 $2R(2D)_1 \times C29$, $2R(2D)_2 \times C29$, $2R(2D)_3 \times C29$, $2R(2D)_3 \times H67$

Комбинация скрещивания	Растения с хромосомой 2R в поколении гибридов BC_1F_1 (лето 2010 г.)	Потомства растений с 2R в BC_1F_2 поколении (осень 2010 г.)	Высеяно зерен (осень 2010 г.)	Изучено растений (осень 2010 г.)
$2R(2D)_1 \times C29$	35–3	6	15	10
	35–7	7	4	2
$2R(2D)_2 \times C29$	37–7	10	3	2
	37–8	11	9	7
	37–26	12	10	10
	37–27	13	9	8
$2R(2D)_3 \times C29$	36–2	8	3	3
	36–3	9	33	24
$2R(2D)_3 \times H67$	38–20	14	18	16
	38–25	15	6	4
	38–27	16	11	11
	38–47	17	10	7

Таблица 2

Получение гибридов BC_1F_1 :
 $2R(2D)_3 \times$ Лют. 307, $2R(2D)_1 \times H67$, $2R(2D)_1 \times$ Лют. 307, Лют. 307 $\times 2R(2D)_1$

Комбинация скрещивания	Поколение гибридов (лето 2010 г.)	Поколение гибридов (осень 2010 г.)	Высеяно зерен (осень 2010 г.)	Изучено растений (осень 2010 г.)
$2R(2D)_3 \times$ Лют. 307	F_1	BC_1F_1	22	15
$2R(2D)_1 \times H67$	F_1	BC_1F_1	22	15
$2R(2D)_1 \times$ Лют. 307	F_1	BC_1F_1	10	5
Лют. 307 $\times 2R(2D)_1$	F_1	BC_1F_1	12	7

зировали с помощью микроскопа «Axioskop» 2 Plus (Zeiss). Изображение регистрировалось CCD-камерой VC-44 (PCO).

Результаты

Изучение кариотипов гибридов BC_1F_2 : $2R(2D)_1 \times C29$, $2R(2D)_2 \times C29$, $2R(2D)_3 \times C29$, $2R(2D)_3 \times H67$

Среди растений BC_1F_1 (поле 2010 г.) были отобраны те, в геноме которых присутствовала хромосома ржи 2R (рис. 1, а, б), кариотип одного растения (38–25) содержал плечо 2R (рис. 1, в) (табл. 1).

У гибридов BC_1F_1 комбинации скрещивания $2R(2D)_1 \times C29$ хромосомы ржи были идентифицированы у двух растений (табл. 1). Анализ хромосомного состава у потомств этих растений показал, что передача чужеродной хромосомы происходит в половине случаев (табл. 3). В тех кариотипах гибридов BC_1F_2 , которые содержали хромосому ржи 2R, она была в моносомном состоянии.

У гибридов BC_1F_1 комбинации скрещивания $2R(2D)_2 \times C29$ хромосомы ржи были обнаружены у четырех растений (табл. 1). Потомства этих растений различались по наличию 2R (от 0 до 60 %) (табл. 3). Хромосома ржи присутствовала в дисомном (рис. 2, а) и моносомном

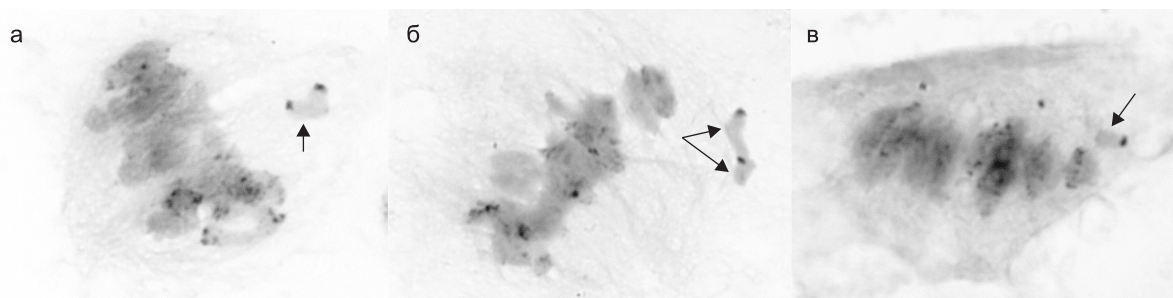


Рис. 1. Метафаза I в мейозе у гибридов BC_1F_1 .

Стрелками указаны: а – унивалентная хромосома ржи 2R; б – унивалентные хромосомы ржи 2R и пшеницы 2D; в – телоцентрик хромосомы ржи 2R.

состояниях (рис. 2, б), были идентифицированы также телоцентрики (рис. 2, в) (принадлежность к короткому/длинному плечам не была установлена) и центрическая транслокация T2R.2DL (рис. 2, г) (табл. 4).

В потомствах двух растений гибридов BC_1F_1 комбинации скрещивания $2R(2D)_3 \times C29$ хромосома ржи встречались с частотами 33,3 % и 45,8 % (табл. 3); в кариотипах гибридов BC_1F_2 хромосома 2R присутствовала в моносомном, дисомном состояниях, также был обнаружен телоцентрик (табл. 4).

В кариотипах гибридов, являющихся потомством четырех растений BC_1F_1 $2R(2D)_3 \times H67$, хромосомы ржи встречались с частотами от 36,4 % до 85,7 % (табл. 3). Хромосома 2R была в моносомном и дисомном состояниях, встречались кариотипы с телоцентрическими хромосомами и T2R.2DL (табл. 4). Растений с телоцентриками среди всех изученных было 26,3 %. В потомстве гибрида 38-25 был обнаружен не только телоцентрик, но и пшенично-ржаная транслоцированная хромосома T2R.2DL.

Таблица 3

Частота встречаемости растений с хромосомами ржи 2R в BC_1F_2 поколении гибридов (осень 2010 г.)

Комбинация скрещивания	№ потомства	Исучено растений	Растений с хромосомой 2R, шт. (%)
$2R(2D)_1 \times C29$	6	10	6 (60)
	7	2	1 (50)
$2R(2D)_2 \times C29$	10	2	1 (50)
	11	7	0 (0)
	12	10	6 (60)
	13	8	2 (25)
$2R(2D)_3 \times C29$	8	3	1 (33,3)
	9	24	11 (45,8)
$2R(2D)_3 \times H67$	14	16	13 (81,3)
	15	4	2 (50)
	16	11	4 (36,4)
	17	7	6 (85,7)

Изучение кариотипов гибридов BC_1F_1 : $2R(2D)_3 \times$ Лют. 307, $2R(2D)_1 \times$ H67, $2R(2D)_1 \times$ Лют. 307, Лют. 307 \times $2R(2D)_1$

Среди изученных растений BC_1F_1 $2R(2D)_3 \times$ Лют. 307 и $2R(2D)_1 \times$ H67 около половины (53,33 %) было с хромосомой 2R (табл. 5). Однако в кариотипах гибридов $2R(2D)_1 \times$ H67 кроме хромосом ржи нормальной структуры были обнаружены пшенично-ржаные транслокации T2R.2DL (рис. 3) и телоцентрик t2R (табл. 6). Растений с aberrantными хромосомами среди всех проанализированных было 26,7 %. Анализ кариотипов реципрокных гибридов BC_1F_1 $2R(2D)_1 \times$ Лют. 307 и Лют. 307 \times $2R(2D)_1$ позволил обнаружить только по одному растению с хромосомой ржи 2R в каждом из потомств.

Обсуждение

Результаты исследования хромосомного состава в кариотипах беккроссных потомств BC_1F_2 и BC_1F_1 поколений показали, что передача хромосомы 2R зависит как от генотипа пшенично-

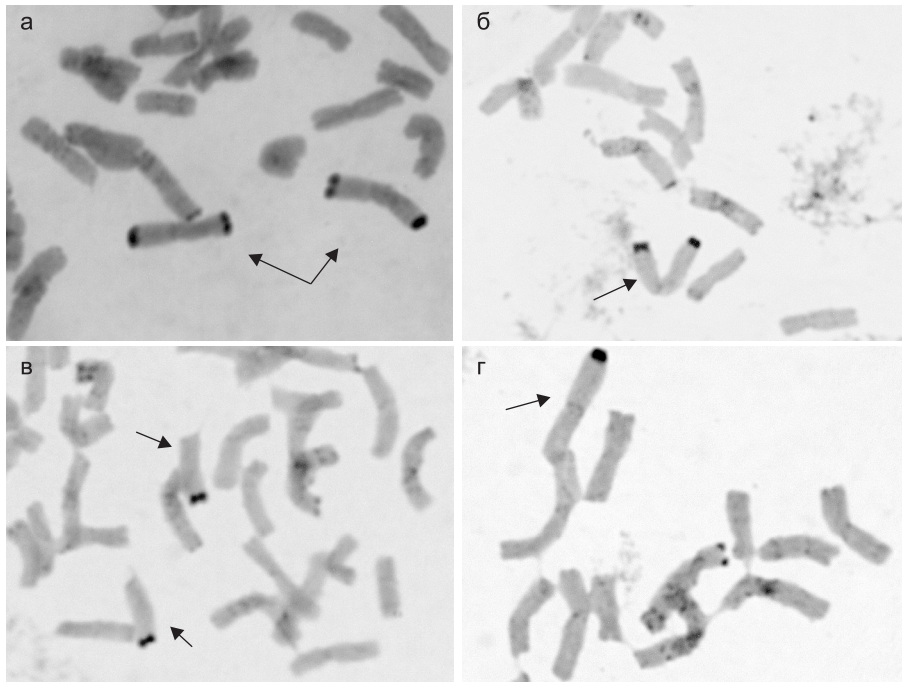


Рис. 2. Фрагменты кариотипов растений BC_1F_2 с хромосомами ржи 2R (указаны стрелками).

а – дисомик по хромосоме 2R; б – моносомик по хромосоме 2R; в – два телоцентрика t2R; г – центрическая транслокация T2R.2DL.

Таблица 4

Характеристика кариотипов растений с хромосомами 2R в BC_1F_2 поколении гибридов

Комбинация скрещивания	№ потомства	Количество хромосом 2R и их структура в кариотипе гибрида	Количество растений	Комбинация скрещивания	№ потомства	Количество хромосом 2R и их структура в кариотипе гибрида	Количество растений	
2R(2D) ₁ × C29	6	2R	6	2R(2D) ₃ × H67	14	2R	7	
	7	2R	1				2R2R	2
2R(2D) ₂ × C29	10	T2R.2DL	1				2R+t2R	1
	11	–	0				t2R	3
	12	2R	5		15	t2R+T2R.2DL**	1	
		2R+t2R*	1				t2R	1
	13	2R	1		16	2R	2	
2R(2D) ₃ × C29		2R2R	1				T2R.2DL	1
	8	2R	1				t2R	1
	9	2R	7		17	2R	3	
		2R2R	3				2R2R	1
		t2R	1				t2R	1
							t2R+t2R	1

* Телоцентрическая хромосома ржи; ** центрическая пшенично-ржаная транслокация.

Таблица 5
Частота встречаемости растений
с хромосомами ржи 2R
в BC₁F₁ поколении гибридов (осень 2010 г.)

Комбинация скрещивания	№ потомства	Изучено растений	Растений с хромосомой 2R, шт. (%)
2R(2D) ₃ × Лют. 307	25	15	8 (53,3)
2R(2D) ₁ × Н67	26	15	8 (53,3)
2R(2D) ₁ × Лют. 307	27	5	1 (20)
Лют. 307 × 2R(2D) ₁	28	7	1 (14,3)

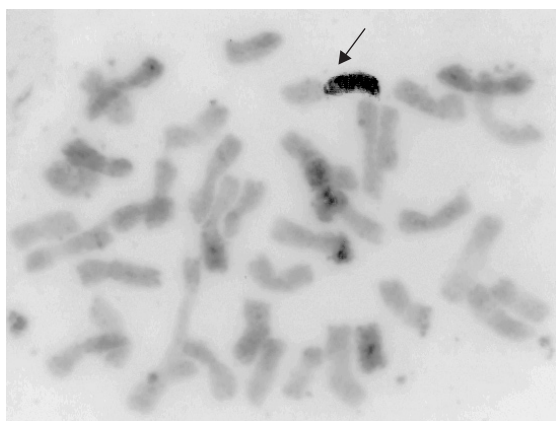


Рис. 3. Геномная *in situ* гибридизация кариотипа растения 26-11 с хромосомой T2R.2DL (указана стрелкой).

Таблица 6
Характеристика кариотипов
растений с хромосомами 2R
в BC₁F₁ поколении гибридов

Комбинация скрещивания	№ потомства	Количество хромосом 2R и их структура в кариотипе гибрида	Количество растений
2R(2D) ₃ × Лют. 307	25	2R	8
2R(2D) ₁ × Н67	26	2R	4
		t2R	1
		T2R.2DL	3
2R(2D) ₁ × Лют. 307	27	2R	1
Лют. 307 × 2R(2D) ₁	28	2R	1

ржаной замещенной линии, так и от генотипа сорта, используемого в скрещивании.

Частота интрогрессии хромосом ржи в геном пшеницы Лют. 307 зависела от генотипа линий. Замещение хромосомы пшеницы 2D при беккроссировании линии 2R(2D)₃ была успешной, 2R была обнаружена в кариотипах 53,3 % растений, в то время как хромосома ржи линии 2R(2D)₁ в потомстве рецiproкных скрещиваний была идентифицирована у двух растений (16,7 %) (табл. 7). Аберрантных хромосом в потомствах данных скрещиваний не было обнаружено.

Влияние генотипа сорта было выявлено при сравнении частот передачи хромосомы 2R линии 2R(2D)₁ в геном сорта Н67 и линии Лют. 307 (табл. 7). Половина растений в потомстве BC₁F₁ 2R(2D)₁ × Н67 имела в своих кариотипах ржаную хромосому, в потомствах 2R(2D)₁ × Лют. 307 и Лют. 307 × 2R(2D)₁ таких растений было два (16,7 %) (табл. 7). Подобные результаты были получены при идентификации хромосомы 2R в кариотипах гибридов BC₁F₂ 2R(2D)₃ × Н67 и 2R(2D)₃ × С29. Замещение хромосомы 2D у растений 2R(2D)₃ × Н67 происходило чаще, чем у 2R(2D)₃ × С29 (65,8 % и 44,4 % соответственно).

Анализ кариотипов интрогрессивных линий *T. aestivum* × *T. timopheevii* показал, что генотип родительского сорта мягкой пшеницы влияет на частоту и спектр замещений хромосом (Бадаева

Таблица 7
Характер передачи хромосом ржи 2R в BC₁F₁
и в BC₁F₂ поколениях гибридов

Комбинация скрещивания	Изучено растений	Растений с хромосомой 2R, шт. (%)	
		всего	с перестройками
2R(2D) ₃ × Лют. 307	15	8 (53,3)	0
2R(2D) ₁ × Н67	15	8 (53,3)	4 (26,26)
2R(2D) ₁ × Лют. 307	5	1 (20)	0
Лют. 307 × 2R(2D) ₁	7	1 (14,3)	0
2R(2D) ₁ × С29	12	7 (58,3)	0
2R(2D) ₂ × С29	27	9 (33,3)	2 (7,41)
2R(2D) ₃ × С29	27	12 (44,4)	1 (3,7)
2R(2D) ₃ × Н67	38	25 (65,8)	10 (26,3)

и др., 2010). Из шести гибридных комбинаций включая комбинации с участием Новосибирской 67 и Саратовской 29 интрогрессивные линии сорта Новосибирская 67 характеризовались наиболее широким спектром замещений и самым высоким средним числом замещений на геном гибрида. Ранее также была показана зависимость интрогрессии хромосом ржи от генотипической среды реципиента. Популяции F_2 гибридов между пшенично-ржаной замещенной линией по хромосомам 1R+2R и сортами озимой пшеницы Holme и Kraka различались по частотам встречаемости хромосом ржи. В популяции гибридов F_2 , полученных при скрещивании с сортом Holme, обнаружено 43 хромосомы 1R и 36 хромосом 2R, а в популяции гибридов F_2 , полученных при скрещивании с сортом Kraka, – 104 хромосомы 1R и 81 хромосома 2R (Merker, Forsstrom, 2000).

В настоящей работе генотип сорта влиял и на частоты образования телоцентриков по хромосоме ржи и транслокаций T2R.2DL. В скрещиваниях с сортом С29 хромосомы ржи линий 2R(2D)₂ и 2R(2D)₃ в большинстве случаев передавались потомству нормальной структуры: только 2 (22,2 %) растения из 9 и 1 (8,3 %) растение из 12 с хромосомами 2R имели в своем кариотипе aberrантные хромосомы (табл. 7). В потомстве гибридов 2R(2D)₁ × С29 транслоцированных хромосом 2R не было обнаружено. В то время как у гибридов 2R(2D)₃ × Н67 среди 25 растений с хромосомой 2R 10 (40 %) имели телоцентрические и транслоцированные хромосомы, а в ВС₁F₁ поколении гибридов 2R(2D)₁ × Н67 4 растения (50 %) из 8 в своих кариотипах содержали телоцентрики и транслокации (табл. 7). Таким образом, беккроссирование сортом Н67 способствовало разрывам в районе центромер хромосом пшеницы 2D и ржи 2R и последующему воссоединению их плеч с образованием робертсоновских транслокаций.

В предыдущем исследовании по передаче хромосом пшеницы 5D и ржи 5R самоопыленному потомству F_2 димоносомика 5R5D были выявлены особенности интрогрессии хромосомы 5R при 5R/5D замещении в геноме пшеницы сорта Саратовская 29. Хромосома 5R отличалась по характеру передачи от 2R, кроме телоцентриков t5RS она образовывала изохромосомы i5RS и хромосомы с делециями

T5RS.5RL-del., транслоцированных хромосом 5R/5D не было обнаружено (Силкова и др., 2011).

В нашем эксперименте мы обнаружили транслокации T2R.2DL в потомстве у растений с моносомными хромосомами 2R и 2D. Моносомное состояние хромосом является провокационным фоном для образования телоцентриков и транслокаций (Lukaszewski *et al.*, 1982; Badaev *et al.*, 1985; Davies *et al.*, 1985; Силкова и др., В печати). Интересно, что транслоцированные хромосомы T2R.2DL были обнаружены в последующем поколении растений, моносомных по хромосоме 2R. Это свидетельствует о том, что транслокации сформировались в течение одного мейотического цикла деления, когда обе хромосомы претерпевали поперечный разрыв хромосомы в районе центромеры и затем центрические слияния. Доказательство возможности образования робертсоновских транслокаций во время мейотического деления было получено при изучении мейоза растений, моносомных по хромосомам пшеницы 1A и *Elymus trachycaulus* 1H^c с использованием GISH (Friebe *et al.*, 2005). Транслокации были обнаружены на стадии анафаза/телофаза II, это указывало на то, что центрическое слияние произошло в интеркинезе. Авторы предполагают, что причиной слияния плеч хромосом является неспособность их разорванных концов полностью стабилизироваться, восстанавливая теломеры, за один цикл деления. Хотя хромосомы пшеницы способны восстанавливаться *de novo* добавлением теломерных повторов, но это является постепенным процессом, для чего клетке необходимо пройти через несколько делений (Friebe *et al.*, 2001).

Таким образом, хромосома, не способная восстановить полностью функциональную теломеру за время прохождения одного клеточного цикла, восстанавливается слиянием с себе подобной, присутствующей в этом же ядре, в результате чего образуются транслокации. Кроме этого, в нашем эксперименте была обнаружена T2R.2DL в потомстве растения с моносомным t2R, что свидетельствует о возможности образования пшенично-ржаной транслокации при условии «свежего» места разрыва только одной хромосомы. Однако на сегодняшний день не установлено, насколько стабильна ранее восстановленная теломера у телоцентриков.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума СО РАН «Фундаментальные исследования, выполняемые совместно со сторонними научными организациями», интеграционный проект № 129.

Литература

- Бадаева Е.Д., Будашкина Е.Б., Билинская Е.Н., Пухальский В.А. Закономерности межгеномных замещений хромосом у межвидовых гибридов пшеницы и их использование для создания генетической номенклатуры хромосом *Triticum timopheevii* // Генетика. 2010. Т. 46. С. 869–889.
- Добровольская О.Б. Характеристика пшенично-ржаных замещенных линий с использованием микросателлитных маркеров и изучение влияния отдельных хромосом ржи на показатели андрогенеза *in vitro*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2003.
- Силкова О.Г., Добровольская О.Б., Дубовец Н.И. и др. Создание пшенично-ржаных замещенных линий с идентификацией хромосомного состава кариотипов С-бэндинг, GISH и SSR-маркерами // Генетика. 2006. Т. 42. Р. 793–802.
- Силкова О.Г., Щапова А.И., Шумный В.К. Передача генетического материала ржи в геном мягкой пшеницы методом межгеномного замещения хромосом // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 4. С. 654–661.
- Силкова О.Г., Леонова И.Н., Красилова Н.М., Дубовец Н.И. Преимущественная элиминация хромосомы ржи 5R в потомстве димоносомиков 5R-5D // Генетика. 2011. Т. 47. № 8. С. 1064–1072.
- Badaev N.S., Badaeva E.D., Maximov N.G., Zelenin A.V. Cytogenetic investigation of hybrids produced by crossing of hexaploid Triticale with common wheats // Theor. Appl. Genet. 1985. V. 70. P. 536–541.
- Boros D., Lukaszewski A.J., Aniol A., Ochodzki P. Chromosome location of genes controlling the content of dietary fibre and arabinoxylans in rye // Euphytica. 2002. V. 128. P. 1–8.
- Davies P.A., Pallotta M.A., Driscoll C.J. Centric fusion between nonhomologous rye chromosomes in wheat // Can. J. Genet. Cytol. 1985. V. 27. P. 627–632.
- Dhaliwal A.S., Mares D.J., Marshall D.R. Effect of 1B/1R chromosome translocation on milling and quality characteristics of bread wheats // Cereal Chem. 1987. V. 64. P. 72–76.
- Ehdaie B., Whitkus R.W., Waines J.G. Root biomass, water-use efficiency, and performance of wheat-rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat 'Pavon' // Crop Sci. 2003. V. 43. P. 710–717.
- Friebe B., Hatchett J.H., Sears R.G., Gill B.S. Transfer of Hessian fly resistance from Chaupon rye to hexaploid wheat via a 2BS/2RL wheat-rye chromosome translocation // Theor. Appl. Genet. 1990. V. 79. P. 385–389.
- Friebe B., Heun M., Tuleen N. *et al.* Cytogenetically monitored transfer of powdery mildew resistance from rye into wheat // Crop Sci. 1994. V. 34. P. 621–625.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J. *et al.* Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status // Euphytica. 1996. V. 91. P. 59–87.
- Friebe B., Kynast R.G., Zhang P. *et al.* Chromosome addition by telomeric repeats in wheat occurs during the first mitotic divisions of the sporophyte and is a gradual process // Chromosome Res. 2001. V. 9. P. 137–146.
- 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. V. 109. P. 293–297.
- Heun M., Friebe B. Introgression of powdery mildew resistance from rye into wheat // Phytopathology. 1990. V. 80. P. 242–245.
- Hysing S.C., Hsam S.L.K., Singh R.P. *et al.* Agronomic performance and multiple disease resistance in T2BS.2RL wheat-rye translocation lines // Crop Sci. 2007. V. 47. P. 254–260.
- Kim W., Johnson J.W., Baenziger P.S. *et al.* Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources // Crop Sci. 2004. V. 44. P. 1254–1258.
- Knackstedt M.A., Sears R.G., Rogers D.E., Lookhart G.L. Effects of T2BS.2RL wheat-rye translocation on bread making quality in wheat // Crop Sci. 1994. V. 34. P. 1066–1070.
- Lukaszewski A.J. Frequency of 1RS.1AL and 1RS.1BL translocations in United States wheats // Crop Sci. 1990. V. 30. P. 1151–1153.
- Lukaszewski A.J., Gustafson J.P., Apolinarska B. Transmission of chromosomes through the eggs and pollen of triticale × wheat F1 hybrids // Theor. Appl. Genet. 1982. V. 63. P. 49–55.
- Martin D.J., Stewart B.G. Dough mixing properties of a wheat-rye derived cultivar // Euphytica. 1986. V. 35. P. 225–232.
- Mater Y., Baenziger S., Gill K. *et al.* Linkage mapping of powdery mildew and greenbug resistance genes on recombinant 1RS from 'Amigo' and 'Kavkaz' wheat-rye translocations of chromosome 1RS.1AL // Genome. 2004. V. 47. P. 292–298.
- McIntosh R.A., Friebe B., Jiang J. *et al.* Cytogenetical studies in wheat XVI. Chromosome location of a

- new gene for resistance to leaf rust in a Japanese wheat-rye translocation line // *Euphytica*. 1995. V. 82. P. 141–147.
- Merker A., Forsstrom P.O. Isolation of mildew resistant wheat-rye translocations from a double substitution line // *Euphytica*. 2000. V. 115. P. 167–172.
- Schubert I., Shi F., Fuchs J., Endo T.R. An efficient screening for terminal deletions and translocations of barley chromosomes added to common wheat // *Plant J*. 1998. V. 14. P. 489–495.
- Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. // *Euphytica*. 1998. V. 100. P. 323–340.
- Sears R.G., Hatchett J.H., Cox T.S., Gill B.S. Registration of Hamlet, a Hessian fly resistant hard red winter wheat germplasm // *Crop Sci*. 1992. V. 32. P. 506.
- Villareal R.L., Banuelos O., Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. Agronomic performance of chromosome 1B and T1BL.1RS near-isolines in the spring bread wheat Seri M82 // *Euphytica*. 1998. V. 103. P. 195–202.

TRANSMISSION OF RYE CHROMOSOME 2R IN BACKCROSSES OF WHEAT-RYE 2R(2D) SUBSTITUTION LINES TO VARIOUS COMMON WHEAT VARIETIES

N.M. Krasilova, I.G. Adonina, O.G. Silkova, V.K. Shumny

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: silkova@bionet.nsc.ru

Summary

Transmission of rye chromosome 2R in backcrosses of wheat-rye substitution lines 2R(2D)₁, 2R(2D)₂ and 2R(2D)₃ (*Triticum aestivum* L. cv. Saratovskaya 29/ *Secale cereale* L. cv. Onokhoiskaya, 2n = 42) to common wheat varieties Saratovskaya 29 (S29), Novosibirskaya 67 (N67), and line Lutescens 307/97-23 (Lut307) has been studied. Rye chromosomes are present in the progeny of hybrids BC₁F₂ 2R(2D)₁ × C29, 2R(2D)₂ × C29, 2R(2D)₃ × C29, 2R(2D)₃ × H67 and BC₁F₁ 2R(2D)₃ × Lut307, 2R(2D)₁ × H67, 2R(2D)₁ × Lut307; Lut307 × 2R(2D)₁ in the disomic and monosomic states; also, telocentrics and 2R/2D translocations have been recorded. The frequency and mode of 2R chromosome transmission is influenced by the genotypes of both the wheat-rye substitution line and the variety used in backcrossing. In the backcrossing to N67, rye chromosomes of lines 2R(2D)₁ and 2R(2D)₃ replace chromosome 2D more often than in crosses to Lut307 or S29. Chromosomes with aberrations have been found in 26 % of hybrids after the first backcross. In the reciprocal cross of 2R(2D)₁ to Lut307, chromosome 2R has been found only in two plants. Putative mechanisms forming translocations between homeological chromosomes of wheat and rye are considered.

Key words: *T. aestivum*, wheat-rye substitution lines, C banding, GISH, introgression, telocentrics, chromosome translocations.