

О. Л. Січняк, к.б.н., доцент

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, кафедра генетики та молекулярної біології, вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна, e-mail: a.sechnyak@onu.edu.ua

РЕГУЛЯРНІСТЬ МЕЙОЗУ В РАННІХ ГЕНЕРАЦІЯХ ГІБРИДІВ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ ЗІ ШТУЧНОЮ СПЕЛЬТОЮ

Вивчали регулярність мейозу у гібридів F_1 , F_2 і BC_1 м'якої пшениці *Triticum aestivum* L. cv. Фантазія одеська з ПЕАГ – амфіплоїдом від гібридизації *T. dicoccum* Schuebl. з *Ae. tauschii* Feld. et Kis. (= *Ae. squarrosa* L.). Регулярність мейозу була досить високою, що зумовлено значним ступенем гомології хромосом обох батьків, і достовірно покращувалася від F_1 до F_2 і BC_1 . Покращення регулярності мейозу відображають нормалізація кон'югації хромосом і, особливо, мейотичний індекс. При цьому має місце суттєва гетерогенність по регулярності мейозу в залежності від генотипу окремої рослини. Рівень кон'югації хромосом є не єдиним фактором, що визначає регулярність мейозу при гібридизації м'якої пшениці і ПЕАГ. Суттєвий внесок у порушення регулярності мейозу роблять аномалії функціонування веретена поділу.

Ключові слова: пшениця; *Ae. tauschii*; віддалена гібридизація; мейоз.

Проблема покращення пшениці шляхом віддаленої гібридизації привернула увагу селекціонерів понад 140 років тому. В огляді В. Рімпау [13] описані різноманітні комбінації схрещування: пшенично-житні, пшенично-егілопсні, пшенично-вівсові. Цитологічні дослідження мейозу привели до розуміння алополіплоїдної природи культурних пшениць. Тоді ж з'явилися роботи по ресинтезу різних видів пшениці [7].

Ці дослідження привели до розуміння можливості покращення пшениці шляхом інтрогресивної гібридизації. Е. Сірс [14] одним з перших здійснив інтрогресію в м'яку пшеницю стійкості до листової іржі від *Ae. umbellulata* Zhuk. В інтрогресивній гібридизації використовували різні види пшениці, егілопсів, жита, пирію, елімусу і навіть хайнальдії. При цьому з'ясувалося, що найбільш зручними для віддаленої гібридизації є пшенично-чужорідні амфіплоїди [1, 16]. Однією з основних проблем таких схрещувань є необхідність стимуляції гомеологічної кон'югації хромосом з геномів різних видів. В процесі синтезу пшенично-чужорідних амфіплоїдів це вдається досягти, в результаті отримують форми з модифікованими пшеничними хромосомами, які несуть сегменти чужорідного генетичного матеріалу і здатні кон'югувати з хромосомами реципієнтного сорту пшениці. Тому має важливе значення дослідження регулярності мейозу у гібридів м'якої пшениці з пшенично-чужорідними амфіплоїдами.

Ae. tauschii (= *Ae. squarrosa* L.) є цінним джерелом і донором багатьох ознак стійкості до біотичних і абіотичних стресів, ознак якості зерна і компонентів урожаю. Є відомості про успішну ідентифікацію генів, які детермінують зазначені ознаки [8, 11, 12]. *Ae. tauschii* використовують для інтрогресії в пшеницю не лише шляхом безпосередньої гібридизації, але й у складі синтетичних гексаплоїдних пшениць [9, 10, 17], а також у сполученні з її іншими дикими співродичами. Так, при схрещуванні твердої пшениці з AD (*A. cristatum* × *T. tauschii*) отримані форми, стійкі до листової іржі та борошнистої роси [15].

Метою представленої роботи є вивчення регулярності мейозу в ранніх поколіннях пшенично-чужорідного гібрида.

Матеріали і методи дослідження

Матеріалом для досліджень слугували гібриди F_1 і F_2 від схрещування озимої м'якої пшениці Фантазія одеська (♀) з пшенично-чужорідним амфіплоїдом ПЕАГ (♂) з колекції ВІР ім. М. І. Вавилова, створеним шляхом гібридизації *T. dicoccum* Schuebl. з *Ae. tauschii* Feld. et Kis. (= *Ae. squarrosa* L.), а також рослини, отримані шляхом беккросування гібрида F_1 пшеницею Фантазія одеська (генерація BC_1). Синтетичний амфіплоїд ПЕАГ – це ресинтезована пшениця спельта, гексаплоїд з геномним складом А'А'В'В'D'D' [2], а отже досліджувані гібриди мали геномний склад AA'BB'DD'.

Мейоз вивчали на тимчасових давлених препаратах материнських клітин пилку (МКП) [3]. Статистичне опрацювання здійснювали з використанням критерію Стьюдента. Для опрацювання даних, виражених у відсотках, використовували аналіз для даних альтернативної мінливості [4].

Результати досліджень та їх обговорення

Аналіз метафази I мейозу у гібрида F_1 між м'якою пшеницею Фантазія одеська і ПЕАГ підтвердив конгруентність даної гібридної комбінації (табл. 1).

Переважає більшість досліджених МКП містила по 42 хромосоми, зрідка зустрічалися анеуплоїдні мікроспороцити. Кожна хромосома мала більш-менш гомологічного партнера для кон'югації і це відбилося у характері кон'югації хромосом (рис. 1а). Середня кількість бівалентів на МКП, в залежності від генотипу рослини варіювала від 16,7 до 19,2. Переважно це були закриті біваленти, що свідчить про високий ступінь гомології. Однак рослини суттєво відрізнялися за ступенем бівалентної кон'югації ($P < 0,05$), за кількістю як закритих, так і відкритих бівалентів. Ці відмінності були визначальними у різноманітності рослин за рівнем кон'югації хромосом. Мультиваленти (рис. 1б) через їх відносну нечисленність на рівень кон'югації хромосом суттєво не впливали. Однак абсолютна частота мультивалентів досить велика. Ймовірно, вона відображає хромосомні перебудови і порушення регулярності мейозу в процесі синтезу та розмноження амфіплоїда ПЕАГ.

Таблиця 1

**Характер і рівень кон'югації хромосом на стадії М I мейозу
в МКП у гібридів F_1 і F_2 Фантазія одеська х ПЕАГ
та (Фантазія одеська х ПЕАГ) х Фантазія одеська, BC_1**

Досліджено		Середня кількість на МКП					Середня кількість хіазм на МКП
рослин	МКП	унівалентів	бівалентів	в т. ч.		мультивалентів	
				закритих	відкритих		
Фантазія одеська х ПЕАГ, F_1							
6	268	3,5±0,1	17,7±0,2	10,9±0,2	6,8±0,1	0,9±0,05	31,6±0,2
Фантазія одеська х ПЕАГ, F_2							
12	437	2,9±0,1	19,4±0,1	15,5±0,1	4,0±0,1	0,3±0,04	35,9±0,1
(Фантазія одеська х ПЕАГ) х Фантазія одеська, BC_1							
11	542	1,4±0,1	20,2±0,1	16,0±0,1	4,2±0,1	0,04±0,04	36,3±0,1

Процеси, які відбуваються в МI, певною мірою визначають проходження наступних фаз і, нарешті, впливають на успішне завершення редукційного поділу. Але за продуктами, які утворюються в результаті мейозу, можна судити про регулярність процесу в цілому. На думку Т. Н. Федорової [6] мейотичний індекс (% нормальних тетрад) як підсумковий показник усіх фаз мейозу є надійним показником оцінки цитологічної стабільності популяції, значення мейотичного індексу відповідають ступеню порушень в мейозі.

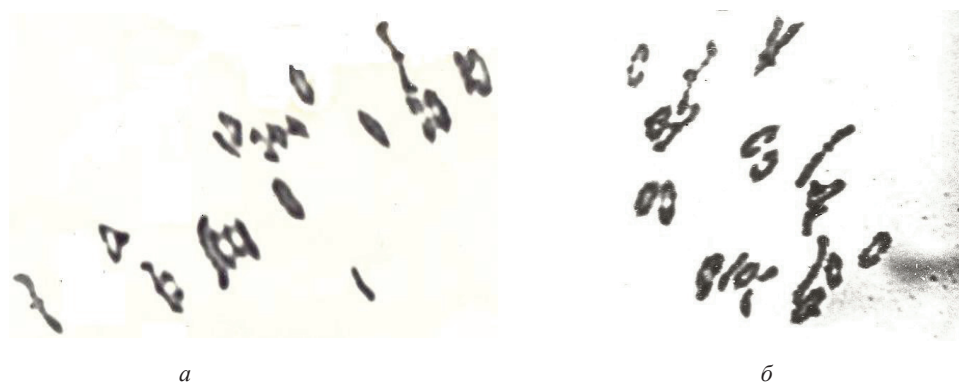


Рис. 1. Метафаза I в МКП у гібрида F_1 Фантазія одеська х ПЕАГ:
а) 16 закритих бівалентів, 4 відкритих і 2 уніваленти; б) 12 закритих бівалентів,
7 відкритих бівалентів, 1 унівалент і 1 тривалент. Об'єктив $\times 40$, окуляр $\times 10$.

Незважаючи на досить високий рівень кон'югації хромосом в МІ частота нормальних тетрад була несподівано низькою (табл. 2). У різних рослин частка нормальних тетрад коливалася від 30,3 до 36,5 %. Основний клас дефектних продуктів мейозу складала тетради з мікроядрами. Достовірних відмінностей між рослинами за частотою тетрад з мікроядрами не виявлено. Однак за частотою формування поліад рослини суттєво розрізнялися ($P < 0,05$). Ймовірно, ступінь порушень апарату веретена поділу залежав від сполучення генів в окремих рослинах. Відсутність нетипових тетрад вказує на те, що порушення веретена стосувалися лише розщеплення полярних центрів, взаємна орієнтація веретен у діадах була нормальною. Низькою виявилася частота тетрад з мостами.

Таблиця 2

Частота нормальних і дефектних продуктів мейозу у гібридів F_1 і F_2 Фантазія одеська х ПЕАГ та (Фантазія одеська х ПЕАГ) х Фантазія одеська, BC_1

Досліджено		Середня частота (%)				
рослин	тетрад	Нормальних тетрад	Тетрад з мікроядрами	Поліад	Тетрад з мостами	Нетипових тетрад
Фантазія одеська х ПЕАГ, F_1						
6	414	33,1±2,3	60,6±2,4	5,1±1,1	1,2±0,4	–
Фантазія одеська х ПЕАГ, F_2						
12	804	64,4±1,6	29,1±1,6	6,0±0,8	–	0,5±0,2
(Фантазія одеська х ПЕАГ) х Фантазія одеська, BC_1						
14	1287	88,1±0,9	7,9±0,8	3,3±0,2	–	0,7±0,2

Співставлення рівня кон'югації хромосом і частоти нормальних тетрад показало, що залежності між цими показниками немає. Зокрема, одна з рослин, що мала найбільший рівень кон'югації хромосом, показала найменшу частоту нормальних тетрад. Отже, рівень кон'югації хромосом є важливим, але не єдиним фактором, що визначає величину мейотичного індексу. Разом з тим, регулярність мейозу не є єдиним фактором, що визначає фертильність. Рослини даного гібриду добре зав'язали насіння. Подібні результати отримані при дослідженні взаємозв'язку регулярності мейозу та фертильністю рослин у трикале [5].

Дослідження МІ у гібрида F_2 показало, що досліджені рослини в мікроспорицитах також мали переважно по 42 хромосоми і суттєво ($P < 0,01$) варіювали за характером і рівнем кон'югації (табл. 1). Відмінності були зумовлені, в першу чергу, частотою формування бівалентів у окремих рослин (переважно

закритих, середня їх кількість у різних рослин становила від 13,8 до 17,5 на МКП). Не відрізнялися рослини по частоті мультивалентів, представлених поодинокими три- і квадριвалентами в нечисленних МКП. Достовірні відмінності по частоті унівалентів ($P < 0,05$) виявлені лише між окремими рослинами. Отже, навіть при такій обмеженій вибірці виявлена суттєва гетерогенність гібрида F_2 .

При порівнянні кон'югації хромосом в F_1 і F_2 (табл. 1) слід зазначити, що в F_2 було достовірно ($P < 0,05$) більше бівалентів і закритих бівалентів та достовірно ($P < 0,05$) менше унівалентів і відкритих бівалентів. Отже, в F_2 відбулася певна стабілізація каріотипу досліджуваного гібрида. Враховуючи геномну структуру гібрида – AA'BB'DD' – це можуть бути варіанти, зумовлені анеуплоїдією у штучної спельти, а також хромосоми, що утворилися внаслідок транслокацій. Однак хромосоми з транслокаціями еліміновані не повністю, про що свідчать мультиваленти, які спорадично зустрічаються.

Незважаючи на нормалізацію кон'югації хромосом в МІ та підвищення мейотичного індексу у рослин F_2 (табл. 2), ця ознака була дуже гетерогенною. У окремих рослин частка нормальних тетрад коливалася від 58,1 до 68,5 %. Також не виявлено чіткої залежності між рівнем кон'югації хромосом і частотою утворення нормальних тетрад.

Основним класом дефектних продуктів мейозу були тетради з мікроядрами (рис. 2а). У окремих рослин виявлена досить висока частота поліад (рис. 2б), у одної рослини спостерігалися поодинокі нетипові тетради (рис. 2в). Тетрад з мостами не виявлено. Такий спектр порушень свідчить про переважно нормальне функціонування веретена поділу та нормальне роз'єднання хромосом після кон'югації, хоча в окремих випадках, ймовірно, відбувається розщеплення веретена поділу, яке приводить до утворення поліад.

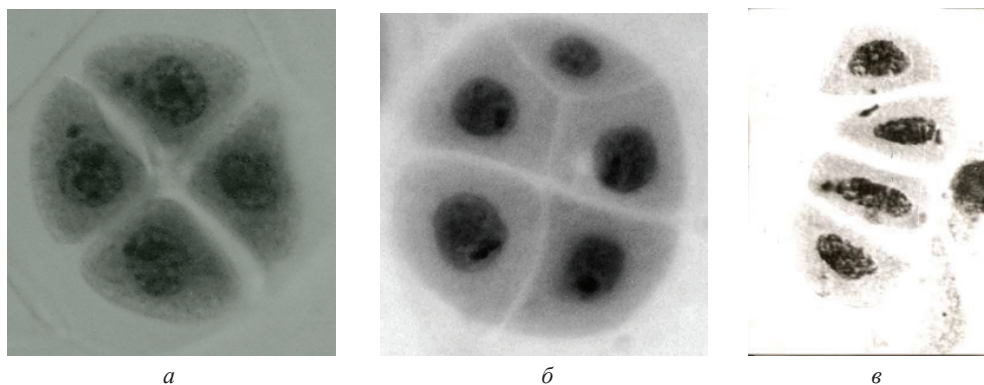


Рис. 2. Стадія тетрад мікроспор у гібрида F_1 Фантазія одеська x ПЕАГ:
 а) тетрада з мікроядрами; б) пентада; в) лінійна тетрада.
 Об'єктив x40. Окуляр x10.

Бекросування передбачає прискорену стабілізацію мейозу за рахунок надходження з пилком повного комплексу хромосом, гомологічних основному набору яйцеклітини. Характер і рівень кон'югації хромосом в BC_1 дійсно виявилися високими, вони були достовірно ($P < 0,05$) вищими, ніж відповідні показники F_1 і F_2 . Кількість бівалентів залежно від генотипу рослини коливалася від 19,3 до 20,8 на МКП, а закритих бівалентів – у межах 14,4–19,1 на МКП. Незважаючи на зменшення частки хромосом штучної спельти в генерації BC_1 в МІ все ж спостерігалася певна кількість мультвалентів (три- і квадριвалентів), що свідчить про збереження модифікованих хромосом, які виникли внаслідок транслокацій.

В BC_1 відбувалося подальше зростання мейотичного індексу (табл. 2), який у окремих рослин варіював від 84,8 до 94,2 %. Аналіз дефектних продуктів мейозу в генерації BC_1 показує, що тетради з мікроядрами були найбільш численним класом, але в цій генерації у кожній рослині формувалися і різноманітні поліади. Спостерігалися і нетипові тетради. Це свідчить про серйозні порушення веретена поділу. Таке розщеплення нерідко спостерігали під час екваційного поділу (рис. 3).

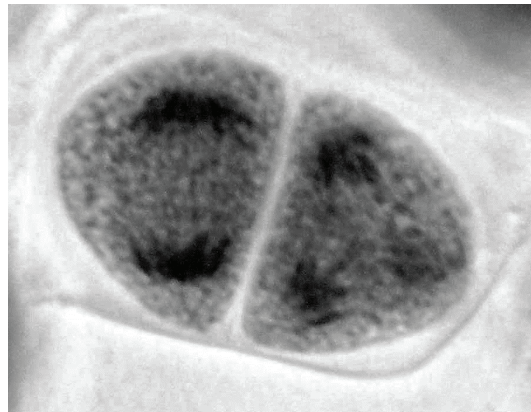


Рис. 3. Анафаза II у гібрида BC_1 (Фантазія одеська х ПЭАГ) х Фантазія одеська. В одній із клітин діади видно трьохполюсний поділ. Об'єктив х40. Окуляр х10.

Співставлення рівня кон'югації хромосом і частоти нормальних тетрад всередині кожної генерації показало, що суворого зв'язку між цими показниками немає, особливо це проявилось у гібридів F_1 . Однак у ряді поколінь відбувалася стабілізація каріотипу і підвищувалася регулярність кон'югації хромосом, а з нею зростав і мейотичний індекс. Разом з тим, у ряді генерацій зав'язуваність зерна у рослин F_2 і BC_1 в середньому була кращою, ніж у F_1 , однак кореляції між регулярністю мейозу і фертильністю рослин встановити не вдалося.

Висновки

1. Показаний високий ступінь гомології хромосом м'якої пшениці та ПЕАГ (штучної спельги).

2. Регулярність мейозу достовірно покращувалася від F_1 до F_2 і BC_1 . Покращення регулярності мейозу відображають нормалізація кон'югації хромосом і, особливо, мейотичний індекс.

3. Регулярність мейозу у гібрида Фантазія одеська х ПЕАГ в F_1 і F_2 , а також у нащадків від беккросу гібрида F_1 пшеницею Фантазія одеська залежала від генотипу окремої рослини. Гібридні популяції були гетерогенні за даною ознакою.

4. Рівень кон'югації хромосом є не єдиним фактором, що визначає регулярність мейозу при гібридизації м'якої пшениці з ПЕАГ. Суттєвий внесок у порушення мейозу роблять порушення функціонування веретена поділу.

Стаття надійшла до редакції 16.12.2017

Список використаної літератури

- Голік О. В. Амфідиплоїди рідких видів пшениці та її диких співродичів як джерело цінних ознак для селекції / О. В. Голік, Р. Г. Пархоменко, О. М. Долгова, Л. В. Роголіна, Р. Л. Богуславський // Селекція і насінництво. – 1997. – № 77. – С. 26–31.
- Голік О. В. Формоутворення в гібридах м'якої пшениці з амфідиплоїдом ПЕАГ (*T. dicoccum* x *Ae. tauschii*), $2n=42$ / О. В. Голік, П. П. Литун, Р. Л. Богуславський // Селекція і насінництво. – 1997. – № 79. – С. 32–41.
- Паушева З. П. Практикум по цитології рослин / З. П. Паушева. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйшая школа, 1973. – 320 с.
- Федорова Т. Н. Первичные октоплоидные тритикале, стабильность мейоза и селекция / Т. Н. Федорова // Генетика. – 1982. – Т. 18, № 4. – С. 652–660.
- Федорова Т. Н. Анеуплоидия и фертильность у тритикале / Т. Н. Федорова // Генетика. – 1984. – Т. 20, № 2. – С. 274–284.
- Ячевская Г. Л. Геномный состав мягкой пшеницы / Г. Л. Ячевская. – В кн.: Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. – М.: Наука, 1971. – С. 7–29.
- Börner A. *Aegilops tauschii* Introgressions in Wheat / A. Börner, F. C. Ogbonnaya, M. S. Röder, A. Rasheed, S. Periyannan, E. S. Lagudah – In: Alien Introgression in Wheat / Molnár-Láng M., Ceoloni C., Doležel J. (eds). – Springer, Cham, 2015. – P. 245–271. DOIhttps://doi.org/10.1007/978-3-319-23494-6_10
- Das M. K. Genetic diversity among synthetic hexaploid wheat accessions (*Triticum aestivum*) with resistance to several fungal diseases / M. K. Das, G. H. Bai, A. Mujeeb-Kazi, S. Rajaram // Genet. Resour. Crop. Evol. – 2016. – V. 63, № 8. – P. 1285–1296.
- Ghaffary S. M. T. New broad-spectrum resistance to *Septoria tritici* blotch derived from synthetic hexaploid wheat / S. M. T. Ghaffary, J. D. Faris, T. L. Friesen, R. G. F. Visser, T. A. J. van der Lee, O. Robert, G. H. J. Kema // Theor. Appl. Genet. – 2012. – V. 124, № 1. – P. 125–142.
- Inagaki M. Some constraints on interspecific crossing of durum wheat with *Aegilops tauschii* accessions screened under water-deficit stress / M. Inagaki, B. Humeid, S. Tawkaz, A. Amri // J. Plant Breed. Genet. – 2014. – V. 2, № 1. – P. 7–14.
- Olson E. L. Introgression of stem rust resistance genes *SrTA10187* and *SrTA10171* from *Aegilops tauschii* to wheat / E. L. Olson, M. N. Rouse, M. O. Pumphrey et al. // Theor. Appl. Genet. – 2013. – V. 126, № 10. – P. 2477–2484.
- Rimpau W. Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher kulturpflanzen / W. Rimpau // Landwirtschaft. Jahrbucher. – 1891. Bd. 20. – S. 335–371.
- Sears E.R. The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat / E. R. Sears // Brook-haven Symposia in Biology. No. 9. Genetics in plant breeding. – 1956. – P. 1–22.

15. Soliman M. H. A fertile amphiploid between durum wheat (*Triticum turgidum*) and the \times *Agroticum* amphiploid (*Agropyron cristatum* \times *T. tauschii*) / M. H. Soliman, D. Rubiales, A. Cabrera // *Hereditas*. – 2001. – V. 135, № 2–3. – P. 183–186.
16. Symonenko V. K. The use of wheat-alien and aegilops-rye amphiploids for introgression of alien genetic material to wheat / V. R. Symonenko, I. I. Motsny, A. L. Sechnyak // 5th Int. Wheat Conf., June 10-14, 1996, Ankara, Turkey. Abstr. – 1996. – P. 395–396
17. Xu S. S. Registration of two synthetic hexaploid wheat germplasms resistant to Hessian fly / S. S. Xu, X. Cai, T. Wang, M. O. Harris, T. L. Friesen // *Crop Sci.* – 2006. – V. 46, № 3. – P. 1401–1402.

А. Л. Сечняк

Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина, e-mail: a.sechnyak@onu.edu.ua

РЕГУЛЯРНОСТЬ МЕЙОЗА В РАННИХ ГЕНЕРАЦИЯХ ГИБРИДОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ С ИСКУССТВЕННОЙ СПЕЛЬТОЙ

Резюме

Проблема. Важное место в интрогрессивной гибридизации пшеницы занимает изучение мейоза у пшенично-чужеродных гибридов.

Целью работы является изучение регулярности мейоза у гибридов F_1 , F_2 и BC_1 пшеницы *Triticum aestivum* L. cv. Фантазия одесская с ПЭАГ (*T. dicoccum* Schuebl. \times *Ae. tauschii* Feld. et Kis.).

Основные результаты исследования. В F_1 преобладали 42-хромосомные МКП. Среднее количество бивалентов в МКП у растений колебалось от 16,7 до 19,2. Преобладали закрытые биваленты. Встречались мультиваленты. Мейотический индекс оказался низким (30,3–36,5%). Основной класс дефектных продуктов мейоза – тетрады с микроядрами. Растения достоверно различались по частоте формирования полиад. Не выявлено зависимости между уровнем конъюгации хромосом и частотой нормальных тетрад. В F_2 растения существенно варьировали по характеру и уровню конъюгации хромосом. Произошла стабилизация кариотипа, но встречаются мультиваленты. Мейотический индекс у растений колебался от 58,1 до 68,5 %. Уровень конъюгации хромосом в BC_1 достоверно выше, чем в F_1 и F_2 за счет улучшения бивалентной конъюгации. В зависимости от генотипа растения количество бивалентов в МКП составляло 19,3–20,8, а закрытых бивалентов – 14,4–19,1. Обнаруживались мультиваленты. Мейотический индекс у растений BC_1 варьировал от 84,8 до 94,2 %. Среди аномалий тетрады с микроядрами наиболее многочисленны, но обнаружены также полиады и нетипичные тетрады.

Выводы. Показана высокая степень гомологии хромосом обоих родителей. Регулярность мейоза достоверно улучшалась от F_1 к F_2 и BC_1 . Улучшение регулярности мейоза отображают нормализация конъюгации хромосом и мейотический индекс. Имеет место гетерогенность по регулярности мейоза в зависимости от генотипа растения. Уровень конъюгации хромосом не единственный фактор, определяющий регулярность мейоза при гибридизации мягкой пшеницы и ПЭАГ. Существенный вклад в нарушение регулярности мейоза вносят аномалии функционирования веретена деления.

Ключевые слова: пшеница, *Ae. tauschii*, отдаленная гибридизация, мейоз.

O. L. Sechnyak

Odesa National Mechnykov University, Department of Genetics and Molecular Biology,
2, Dvoryanska str., Odesa, 65082, Ukraine, e-mail: a.sechnyak@onu.edu.ua

**REGULARITY OF MEIOSIS IN EARLY GENERATIONS
IN HYBRIDS OF BREAD WHEAT WITH ARTIFICIAL SPELT**

Abstract

Introduction. The study of meiosis in wheat-alien hybrids occupies an important place in the introgressive hybridization of wheat.

Purpose. The aim of the paper is to investigate regularity of meiosis in F_1 , F_2 and BC_1 hybrids of *Triticum aestivum* L. cv. Fantaziia odeska with wheat-alien amphiploid (*T. dicoccum* Schuebl. x *Ae. tauschii* Feld. et Kis.).

Results. 42-chromosome PMC predominated in F_1 . The average number of bivalents in PMC in plants ranged from 16.7 to 19.2. Closed bivalents predominated. Multivalents were detected. The meiotic index was low (30.3-36.5 %). The main class of defective products of meiosis was represented by tetrads with micronuclei. Plants differed significantly in the frequency of polyade formation. No significant dependence between the level of chromosome pairing and the frequency of normal tetrads was detected. The F_2 plants varied significantly in the pattern and level of chromosome pairing. The karyotype was stabilized, but multivalents were detected. The meiotic index in plants ranged from 58.1 to 68.5 %. The level of chromosome pairing in BC_1 were significantly higher than in F_1 and F_2 it was due to the improvement of bivalent pairing. Depending on plant genotype the number of bivalents in the PMC was 19.3-20.8, and the closed bivalents 14.4-19.1. Multivalents were detected. The meiotic index of plants BC_1 varied from 84.8 to 94.2 %. Among the anomalies, the tetrads with micronuclei are the most numerous, but the polyades and atypical tetrads were also observed.

Conclusions. A high degree of chromosome homology of both parents is shown. The regularity of meiosis significantly improved from F_1 to F_2 and BC_1 . Normalization of chromosome pairing and meiotic index reflects the improvement of the meiosis regularity. Heterogeneity in the regularity of meiosis, depending on the genotype of the plant is observed. The level of chromosome pairing is not the only factor determining the regularity of meiosis in hybridization of bread wheat with wheat-alien amphiploid. Anomalies in the functioning of the mitotic spindle significantly contribute to the irregularity of meiosis.

Key words: wheat, *Ae. tauschii*, wide crosses, meiosis

References

1. Golik OV, Parchomenko RG, Dolgova OM, Rogulina LV, Boguslavsky RL (1997) Amphidiploids of rare species of wheat and its wild relatives as a source of valuable traits for breeding, *Selectziya i semenovodstvo*, 77, p. 26-31. (In Ukrainian).
2. Golik OV, Litun PP, Boguslavsky RL (1997) Formation in hybrids of bread wheat with amphidiploid PEAG (*T. dicoccum* x *Ae. tauschii*), $2n=42$, *Selectziya i semenovodstvo*, 79, p. 32-41. (In Ukrainian).
3. Pausheva ZP. (1988) Workshop on plant cytology, M.: Agropromizdat, 271 p. (In Russian).
4. Rokitzky PF. (1973) Biology statistics, Minsk: Vysheichaya shkola, 319 p. (In Russian).

5. Fedorova TN. (1982) Primary octoploid triticales, meiosis stability and breeding, *Genetics*, v. 18, 4, p. 652-660. (In Russian).
6. Fedorova TN. (1984) Aneuploidy and fertility in triticales, *Genetics*, v. 20, 2, p. 274-284. (In Russian).
7. Yachevskaya GL. (1971) Genomic composition of bread wheat. In: *Cytogenetics of wheat and its hybrids*, M.: Nauka, p. 7-29. (In Russian).
8. Börner A, Ogbonnaya FC, Röder MS, Rasheed A, Periyannan S, Lagudah ES. (2015) *Aegilops tauschii* Introgressions in Wheat. In: *Alien Introgression in Wheat*, Molnár-Láng M., Ceoloni C., Doležel J. (eds), Springer, Cham, p. 245-271. DOI https://doi.org/10.1007/978-3-319-23494-6_10
9. Das MK, Bai GH, Mujeeb-Kazi A, Rajaram S. (2016) Genetic diversity among synthetic hexaploid wheat accessions (*Triticum aestivum*) with resistance to several fungal diseases, *Genet. Resour. Evol.*, v. 63, 8, p. 1285-1296.
10. Ghaffary SMT, Faris JD, Friesen TL, Visser RGF, van der Lee TAJ, Robert O, Kema GHJ. (2012) New broad-spectrum resistance to *Septoria tritici* blotch derived from synthetic hexaploid wheat, *Theor. Appl. Genet.*, v. 124, 1, p. 125-142.
11. Inagaki M, Humeid B, Tawkaz S, Amri A. (2014) Some constraints on interspecific crossing of durum wheat with *Aegilops tauschii* accessions screened under water-deficit stress, *J. Plant Breed. Genet.*, v. 2, № 1, p. 7-14.
12. Olson EL, Rouse MN, Pumphrey MO et al. (2013) Introgression of stem rust resistance genes *SrTA10187* and *SrTA10171* from *Aegilops tauschii* to wheat, *Theor. Appl. Genet.*, v. 126, 10, p. 2477-2484.
13. Rimpau W. (1891) Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher kulturpflanzen, *Landwirtsch. Jahrbucher.*, bd. 20, s. 335-371.
14. Sears ER (1956) The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat, *Brook-haven Symposia in Biology*, no. 9, *Genetics in plant breeding*, p. 1-22.
15. Soliman MH, Rubiales D, Cabrera A. (2001) A fertile amphiploid between durum wheat (*Triticum turgidum*) and the \times *Agroticum* amphiploid (*Agropyron cristatum* \times *T. tauschii*), *Hereditas*, v. 135, 2-3, p. 183-186.
16. Symonenko VK, Motsny II, Sechnyak AL (1996) The use of wheat-alien and aegilops-rye amphiploids for introgression of alien genetic material to wheat, 5th Int. Wheat Conf., June 10-14, 1996, Ankara, Turkey. Abstr., p. 395-396.
17. Xu SS, Cai X, Wang T, Harris MO, Friesen TL (2006) Registration of two synthetic hexaploid wheat germplasms resistant to Hessian fly, *Crop Sci.*, v. 46, 3, p. 1401-1402.