

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТАБИЛИЗАЦИЯ ГЕНОМА СЕКАЛОТРИТИКУМ (\times TRITICOSECALE DERZHAVINII SECALOTRITICUM ROZENST., ET MITTELST., S /RRAABB, $2n = 42$)

О.М. ЛЮСИКОВ, И.А. ГОРДЕЙ

Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск
E-mail: O.Lyusikov@igc.bas-net.by

Представлены результаты цитогенетического исследования стабилизации генома гексаплоидных секалотритикум (S /RRAABB, $2n = 6x = 42$) в F_{1-9} . Установлены ядерно-цитоплазматическая специфичность и цитогенетические факторы стабилизации генома секалотритикум: подвидовая специфичность цитотипа, генотипическая специфичность гибридов, происхождение, полярная ориентация центромер, тип деления и сегрегации хромосом в мейозе. Обоснована целесообразность развития самостоятельных направлений селекции гетероплазматических тритикале.

Ключевые слова: цитогеномика, гетероплазматические тритикале, секалотритикум, секалотрикум, мейоз, микроспорогенез, синапсис, униваленты, стабильность генома.

Введение. Тритикале (\times Triticosecale Wittm.) – синтетический аллополиплоид ржи с пшеницей, имеющий большой генетический потенциал. В настоящее время наиболее распространены возделываемые гексаплоидные формы тритикале (*sp. Triticosecale derzhavinii* Kurk. et Filat.) с цитоплазмой пшеничного типа (*ssp. triticales* Tscherm., T /AABBRR, $2n = 6x = 42$), представленные в основном современными коммерческими сортами с растущим ареалом, объемами и направлениями производства [1–3].

С целью достижения сбалансированной экспрессии генетических систем исходных видов нами проведены исследования по созданию нового типа гетероплазматических тритикале – гексаплоидных ржано-пшеничных амфидиплоидов секалотритикум с цитоплазмой ржаного типа (S /RRAABB, $2n = 42$) [4–7]. С усилением экспрессии ржаного компонента полигенома, подавленной у тритикале в условиях цитоплазмы пшеничного типа, у секалотритикум более полно проявляются признаки экологической адаптивности, устойчи-

вости к биотическим и абиотическим факторам среды [7].

На основании генетических отличий гетероплазматических форм амфидиплоидов пшеницы с рожью нами обоснована целесообразность введения подвидового уровня классификации для гексаплоидных тритикале (*sp. Triticosecale derzhavinii* Kurk. et Filat.) с цитоплазмой пшеничного типа – тритикале Чермака (*ssp. triticales* Tscherm.) и с цитоплазмой ржаного типа – секалотритикум (*ssp. secalotricum* Rozenst., et Mittelst., син. *ssp. secalotriticum*) в системе рода тритикале (\times Triticosecale Wittm.) [2, 3, 7].

Проблемы селекции тритикале как эволюционно молодого вида аллополиплоидного происхождения связаны с цитологической нестабильностью гибридного полигенома в результате проявлений межгеномной и ядерно-цитоплазматической несовместимости геномов исходных видов [7].

В настоящей работе представлены результаты исследований цитогенетических особенностей формирования стабильных геномов ржано-пшеничных амфидиплоидов секалотритикум в связи с их ядерно-цитоплазматической специфичностью.

Материал и методы. Материалом для исследований служили гексаплоидные формы секалотритикум F_{1-9} (S /RRAABB, $2n = 6x = 42$). В качестве контроля использовали исходные сорта гексаплоидных тритикале (T /AABBRR, $2n = 6x = 42$).

Секалотритикум F_1 были идентифицированы в популяциях ржано-пшеничных амфидиплоидов F_1BC_1 (S /RABR{RAB}, $5x-7x = 35-49$) от беккросса частично фертильных ржано-тритикальных пентаплоидных гибридов F_1 (S /RRABR, $5x = 35$) на гексаплоидные тритикале (T /AABBRR, $2n = 6x = 42$) [6, 7]. Цитологический анализ мейоза (микроспорогенеза) про-

Таблица 1. Частота основных типов нарушений в мейозе у гексаплоидных секалотритикум F_{1-9} ($6RRAABB$, $2n = 6x = 42$)

Стадия мейоза	Аномальных клеток по стадиям мейоза с типом нарушений, %									
	Тип нарушений	Всего	Хромосом, микроядер							
			1	2	3	4	5	6	7	>7
<i>Секалотритикум F_1</i>										
MI	Периферийные	58,6	4,3	11,4	2,9	10,0	1,4	7,1	2,9	18,6
AI	Забегания					35,5				
	Отставания	52,1	18,4	23,7	2,6	2,5	—	—	—	5,3
MII	Периферийные	59,2	15,2	25,1	5,2	7,6	—	—	0,9	0,5
API	Отставания	70,7	15,0	20,4	4,8	12,0	0,6	3,0	1,2	1,2
	Асинхронность					9,0				
T	Микроядра	26,2 *	12,0	6,8	1,4	0,6	—	—	—	0,3
MI-T					46,6					
<i>Секалотритикум F_2</i>										
MI	Периферийные	60,5	7,0	7,8	11,5	14,1	15,2	5,9	5,9	4,1
AI	Забегания					28,1				
	Отставания	35,7	11,9	11,3	3,0	3,6	1,8	1,2	—	2,4
MII	Периферийные	39,7	8,2	14,9	4,1	5,2	3,6	—	1,5	1,5
API	Отставания	70,7	7,9	10,3	9,3	7,3	5,0	2,0	3,6	6,0
	Асинхронность					5,3				
T	Микроядра	29,5 *	17,2	7,1	3,1	0,8	0,4	0,1	0,1	—
MI-T					36,0					
<i>Секалотритикум F_3</i>										
MI	Периферийные	57,3	19,3	18,0	5,9	2,7	3,2	2,0	—	—
AI	Забегания					4,1				
	Отставания	26,7	14,8	6,8	3,4	0,6	0,6	—	—	—
MII	Периферийные	27,8	15,2	9,9	1,3	1,3	—	—	—	—
API	Отставания	23,6	7,1	4,0	1,6	1,1	0,5	0,7	2,0	1,1
	Асинхронность					4,1				
T	Микроядра	6,1 *	4,1	1,4	0,1	0,05	—	—	—	—
MIT					36,0					
<i>Секалотритикум F_5</i>										
MI	Периферийные	33,5	10,2	13,0	4,4	4,5	0,9	—	—	—
AI	Забегания					5,3				
	Отставания	21,4	8,6	4,2	4,0	2,5	0,7	—	—	—
MII	Периферийные	23,8	11,7	6,5	3,4	2,0	—	—	—	—
API	Отставания	13,0	6,3	3,8	1,3	1,1	—	—	—	—
	Асинхронность					1,9				
T	Микроядра	5,3 *	4,0	0,9	0,1	0,3	—	—	—	—
MIT					15,5					
<i>Секалотритикум F_{7-9}</i>										
MI	Периферийные	16,9	7,1	7,7	1,2	1,0	—	—	—	—
AI	Забегания					1,0				
	Отставания	6,8	4,8	1,9	—	—	—	—	—	—
MII	Периферийные	10,5	6,1	3,2	1,2	—	—	—	—	—
API	Отставания	6,5	2,7	1,0	0,5	0,4	—	—	—	—
	Асинхронность					4,2				
T	Микроядра	4,7 *	3,6	0,4	0,1	0,1	—	—	—	—
MIT					9,4					

Примечание. Здесь и в табл. 2 значения достоверны при $P \leq 0,05$. * Включая формирование триад, пентад и гексад.

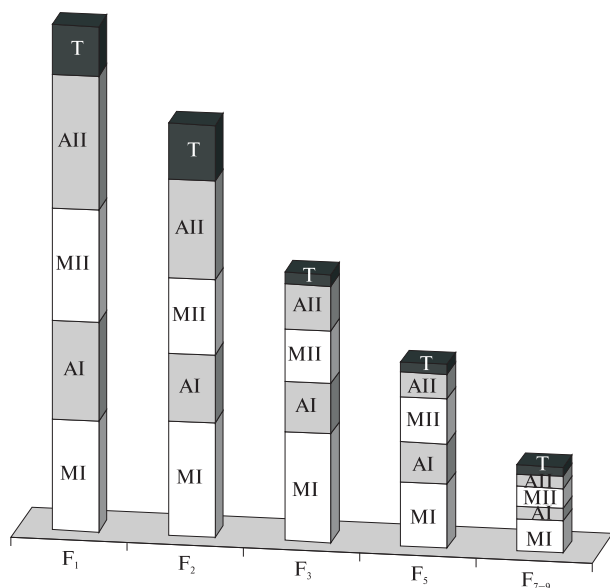


Рис. 1. Динамика стабилизации мейоза секалотритикум (^s/RRAABB, 2n = 6x = 42) F₁₋₉: MI – метафаза I, AI – анафаза I, MII – метафаза II, AII – анафаза II, T – тетрады микроспор

водили с использованием классических методов цитогеномики растений на давленных препаратах пыльников соответствующих стадий созревания, окрашенных 2%-ным раствором ацетокармина в 45%-ной уксусной кислоте [8].

Анализировали по 200–300 однотипных мейотических клеток у 3–5 растений на генотип. Исследовали следующие показатели формирования и стабилизации генома амфидиплоидов:

- ассоциации хромосом в прометафазе мейоза – униваленты, закрытые (кольцевые) и открытые (линейные) биваленты, мультиваленты;
- происхождение унивалентов (асинаптические, десинаптические);
- тип деления и сегрегации унивалентов (эквационное, редукционное);
- специфичность, уровень и характер нарушений на стадиях мейоза – профаза (диакинез), метафаза I (MI), анафаза I (AI), метафаза II (MII), анафаза II (AII), тетрады микроспор (T);
- сегрегация и элиминация хромосом в мейозе;
- видоспецифичность цитотипа и генотипическая специфичность гибридов.

Достоверность полученных результатов оценивали статистически методом анализа вариации по качественным признакам [9].

Цитологические препараты изучали на микроскопе Leica DM RXA2 с оптикой 10×–150× Leica HCX Plan APO и на цифровых снимках с разрешением 3132×2328 пикселей, полученных с использованием камеры Leica DC300.

Результаты исследований. Результаты цитогенетического исследования процессов микроспорогенеза у гексаплоидных форм ржано-пшеничных амфидиплоидов секалотритикум (*×Triticosecale derzhavinii secalotriticum* Rozenst., et Mittelst., ^s/RRAABB, 2n = 42) F₁–F₉ представлены в табл. 1. В поколениях проводили отбор на цитологическую стабильность в мейозе (F₁₋₃) и зерновую продуктивность растений.

В течение первых семи поколений уровень нарушений мейоза в микроспорогенезе у секалотритикум равномерно снижался, в среднем с 50 до 10 % у изученных форм. В F₇₋₉ цитогенетические показатели мейоза стабилизировались на уровнях с вариациями, недостоверными в пределах комбинаций.

Следует отметить, что уровни аномалий на отдельных стадиях мейоза изменялись в F₁₋₇ секалотритикум неравномерно. Цитогенетическая стабилизация протекания начальных стадий (профаза, первое деление) происходила в более поздних поколениях, тогда как нормализация поздних стадий микроспорогенеза (второе деление, формирование тетрад микроспор) наиболее выражена в более ранних поколениях секалотритикум. В частности, встречаемость отклонений в процессе формирования тетрад микроспор уже у секалотритикум F₃ фактически достигала минимума на уровне ~4–6 % аномальных микроспороцитов с микроядрами. Частота нарушений в анафазе второго деления мейоза (AII) наиболее выраженно снижалась в течение пяти (~ с 70 до 13 %), а в метафазе второго деления (MII) – в течение семи (~ с 60 до 15 %) первых поколений. Напротив, снижение уровня аномалий в первом делении мейоза происходило вплоть до F₉ (~ с 50 до 7 % в анафазе I), причем стабилизация процессов конъюгации хромосом и формирования метафазной пластинки в прометафазе – лишь начиная с F₃ (~ с 60 до 17 %).

На диаграмме (рис. 1) представлена динамика стабилизации генома секалотритикум в ранних поколениях на основных этапах мейоза. Во всех изученных комбинациях F₁₋₉ се-

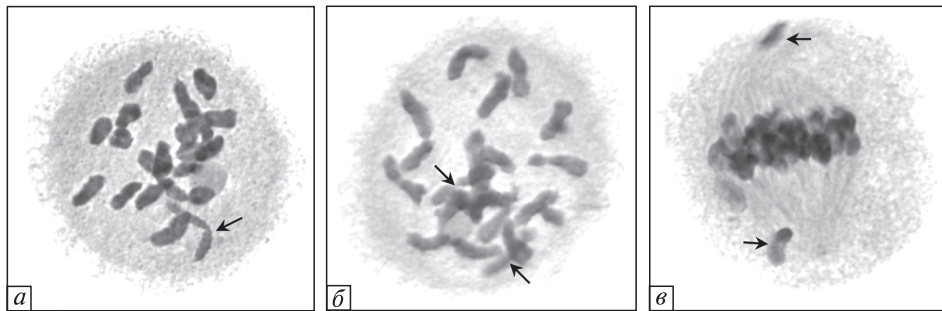


Рис. 2. Аномалии в диакинезе и первом делении мейоза у секалотритикум: а, б – открытые биваленты; в – десинаптические униваленты («забегания»)

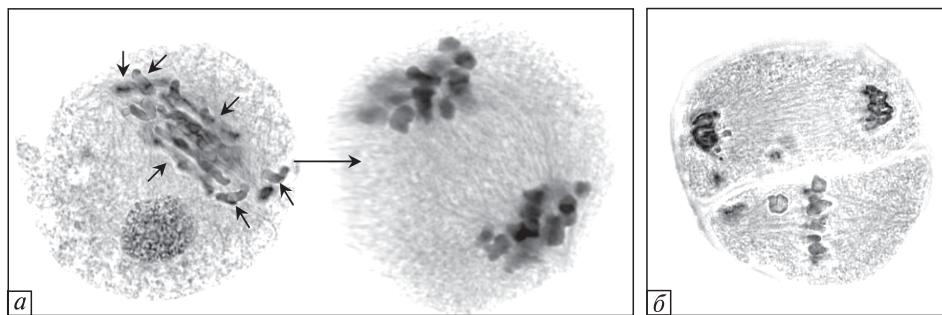


Рис. 3. Особенности второго деления мейоза у секалотритикум: а – поглощение ядрами диад «забегующих» и «отстающих» в делении хромосом; б – асинхронное II мейотическое деление хромосом в сестринских мейоцитах

калотритикум наблюдали характерные подви-специфичные особенности поведения хромосом и гаплогеномов исходных видов в мейозе, не свойственные тритикале (*Triticosecale derzhavini triticales* Tscherm., $1/4AABBRR$, $2n = 42$) (табл. 2). Так, отличительным в сравнении с тритикале типом нарушений мейоза у секалотритикум яв-

ляются «открытые» (линейные) биваленты в профазе мейоза (диакинез) и в составе метафазной пластинки в МI (рис. 2, а, б), а также хромосомы в унивалентном состоянии, локализованные в симметричных относительно экватора областях в количестве 1–4 на клетку в МI и ранней АI. Позднее такие униваленты

Таблица 2. Частота основных типов нарушений в мейозе у гексаплоидных тритикале ($1/4AABBRR$, $2n = 6x = 42$)

Стадия мейоза	Аномальных клеток по стадиям мейоза с типом нарушений, %						
	Тип нарушений	Всего	Хромосом, микроядер				
			1	2	3	4	>5
МI	Периферийные	13,9	8,1	3,5	1,8	0,5	–
АI	Забегания	16,1	7,9	4,6	0,1	1,0	0,1
	Отставания				2,4		
МII	Периферийные	12,2	6,0	3,8	1,7	0,8	–
АII	Отставания	24,3	9,2	10,3	2,6	3,1	0,4
	Асинхронность				–		
Т	Микроядра	10,6 *	4,6	2,5	0,9	0,4	0,1
MI–T		14,6					

смещались к полюсам клетки ранее основной массы делящихся хромосом по типу редукционного деления («забегания») (рис. 2, в).

Установлено, что у секалотритикум уже в F_{3-5} сегрегация хромосом в телофазе I (рис. 3, а) и во II делении мейоза практически не нарушена: на завершающих этапах телофаз в ядра диад (ТI) и тетрад (ТII) включались большинство неодновременно разделившихся («забегавших» и «отстающих») хромосом. Хромосомные и хроматидные «мосты», тяжи и фрагменты хроматина, микроядра, сопровождающие нарушения деления хромосом в мейозе у тритикале с пшеничным типом цитоплазмы, у секалотритикум F_{3-9} встречались относительно редко (90 % тетрад составляли микроспоры без отклонений от нормы). Более характер-

ной для секалотритикум аномалией II деления мейоза являлось неодновременное (асинхронное) расхождение хромосом в сестринских мейоцитах (рис. 3, б).

Согласно полученным данным популяции секалотритикум F_{7-9} представлены мейотически стабильными формами. Унивалентные хромосомы непосредственно в профазе мейоза (диакинезе) встречались у них относительно редко. Наиболее высокий уровень нарушений сохранялся на стадии прометафазы I: около 17 % аномальных мейоцитов содержали линейные биваленты и продукты их распада в МI – поздние (десинаптические) униваленты, расположенные в основном симметрично плоскости метафазной пластинки и претерпевающие в дальнейшем регулярное расхождение и сегрегацию в

Таблица 3. Цитогенетические отличия мейоза у гетероплазматических гексаплоидных тритикале (*×Triticosecale* Wittm.)

Фаза/стадия мейоза	Основные сравниваемые показатели	Тритикале <i>ssp. triticale</i> Tscherm., ¹ /AABBRR, $2n = 6x = 42$	Секалотритикум <i>ssp. secalotriticum</i> Rozenst. ⁵ /RRAABB, $2n = 6x = 42$
Профаза (диакинез)	Аномальные ассоциации хромосом	1–2 унивалента	1–2 открытых бивалента
Прометафаза	Происхождение унивалентов	Асинапсис в профазе	Десинапсис в прометафазе
Метафаза I	Хромосомы вне метафазной пластинки	1–2 унивалента на периферии клетки	1–2 пары унивалентов в симметричных экватору областях клетки
Анафаза – телофаза I	Деление и сегрегация унивалентных хромосом	Эквационное деление позже основной массы хромосом. Задержка хромосом. В области цитокинеза, мосты, фрагментация	Редукционное деление раньше основной массы хромосом. Включение продуктов деления в ядра диад
Метафаза II	Хромосомы вне метафазной пластинки	3,8–56 %	0–35 %
Анафаза II	Задержки деления отдельных хромосом Асинхронное деление Элиминация генетического материала	Задержки деления четного числа хромосом (24,3 %) Не характерно Хромосомы в области цитокинеза (>10 %), хроматидные мосты, фрагментация и элиминация хроматина	Низкий уровень нарушений (4,5 %) 4,2 % Не характерно (<5 %)
Тетрады микроспор	Микроядра	8,5 % тетрад	4,2 % тетрад
Мейоз	Уровень нарушений	14,6 %	9,4 %
Стабилизация мейоза	Поколение	9	7

AI–TI по типу первого редукционного деления мейоза. Уровень нарушений на последующих стадиях мейоза в среднем составлял 7–11 %. В АII (без учета асинхронных делений) и TII (без учета тетрад микроспор неправильной формы) частота аномалий не превышала 5 %, а общий уровень нарушений в мейозе – 9,4 %.

Обсуждение полученных данных. Результаты сравнительного анализа мейоза у гетероплазматических форм гексаплоидных тритикале позволяют установить специфические для секалотритикум особенности стабилизации генома (табл. 3). Сравнительно низкая встречаемость унивалентов в диакинезе (чаще 1–2 линейных бивалента), увеличение их количества до 1–4 в MI и преждевременное редукционное деление в AI, максимальный уровень аномалий в первом (17 % в MI) и минимум во втором мейотическом делении (до 5 % в AII–T), низкая элиминация генетического материала свидетельствуют о преобладании десинаптического механизма происхождения унивалентных хромосом в мейозе у секалотритикум.

Известные секалотрикумы (*Secalotricum*, $s/AABBRR$, $2n = 42$), созданные путем многократных возвратных скрещиваний ржи на тритикале, не превосходили по показателям цитогенетической стабильности исходные формы тритикале: в большинстве образцов с переходом на цитоплазму ржи уровень унивалентов в профазе мейоза и стерильность гамет повышались [10–14].

Формы секалотритикум (*Secalotricum*, $s/RRAABB$, $2n = 42$), созданные нами путем однократного беккроссирования на тритикале пентаплоидных ржано-тритикальных гибридов F_1 , напротив, при отборе на продуктивность по стабильности в мейозе уже в F_3 (~16,7 % аномальных мейоцитов) фактически достигали уровня исходных форм гексаплоидных тритикале (~14,6 %), а в F_{7-9} достоверно их превосходили (9,4 %).

В наших публикациях [4, 5, 15] показано, что фактором нормализации мейоза и частичной фертильности ржано-тритикальных пентаплоидов F_1 (а также амфиплоидов F_1BC_{1-2}) является наличие базового генома ржи (RR) в полиплоидном (диплоидном) состоянии. Специфичность мейоза – конъюгации, сегрегации и элиминации хромосом – в условиях цито-

плазмы ржаного типа определяет геномно-хромосомный состав гамет гибридов. Генотипическая специфичность взаимодействия систем контроля мейоза пшеницы и ржи (*Ph*, *Sy*, *Edu* и др.) является основой реализации у ржано-тритикальных гибридов цитогенетического механизма частичной мейотической нередукции в гаметогенезе с частотой 15–20 % (до 35 % на комбинацию и до 50 % и более на растение в зависимости от генотипа гибрида).

В связи с этим можно заключить, что специфичность мейоза секалотритикум определяется комплексом цитогенетических факторов, наследуемых от исходных генотипов ржано-тритикальных гибридов F_1 :

- происхождение унивалентов – преимущественно поздние униваленты в прометафазе в результате десинапсиса бивалентов в условиях цитоплазмы ржаного типа;

- тип полярной ориентации центромер унивалентов – сохранение униполярной ориентации центромер поздних десинаптических унивалентов;

- тип деления унивалентов – преимущественно редукционное первое мейотическое деление десинаптических унивалентов в условиях генотипически специфического взаимодействия генетических систем контроля мейоза пшеницы и ржи (*Ph*, *Sy*, *Edu* и др.);

- особенности сегрегации и элиминации хромосом – эквационное второе деление мейоза и регулярная полярная сегрегация хромосом.

F_{5-7} являются завершающими поколениями мейотической стабилизации секалотритикум. В отличие от первичных форм тритикале с цитоплазмой пшеничного типа, у которых нормализация мейоза наступает позже – к F_9 и фактически базируется на постепенном снижении уровня унивалентов в профазе мейоза, цитогенетическая стабилизация генома секалотритикум происходит в F_7 и характеризуется достижением высокого для амфидиплоидов уровня формирования жизнеспособных половых клеток с полногеномными гаплоидными наборами хромосом (RAB, $3x = 21$). Следствием этого является относительно низкий уровень элиминации генетического материала и анеуплоидии в гибридных популяциях секалотритикум.

Средний уровень нормальных мейоцитов в мейозе секалотритикум F_{7-9} составляет не менее

90 %, что выгодно характеризует их даже в сравнении со стабильными исходными сортами тритикале (~85 %) и тетраплоидной ржи (~87 %). Начиная с F₃, секалотритикум имели >85 % фертильной пыльцы и озерненность колоса на уровне 75–90 %.

Выводы. Таким образом, динамика стабилизации и уровень цитогенетической стабильности секалотритикум зависят от генетических особенностей исходных комбинаций ржано-тритикальных гибридов F₁. Стабилизация мейоза секалотритикум в F₅₋₇ обеспечивается отбором гибридных генотипов с преимущественно десинаптическим происхождением, униполярной центромерной ориентацией, редукционным типом первого мейотического деления и регулярной сегрегацией унивалентных хромосом. Этим первичные секалотритикум отличаются от тритикале, цитогенетическая стабильность которых достигается к F₉ за счет повышения регулярности конъюгации хромосом и снижения частоты асинаптических унивалентов в профазе мейоза в результате длительной селекции на продуктивность.

Установленные в настоящем исследовании различия путей формирования и цитогенетической стабилизации геномов секалотритикум обосновывают необходимость развития отдельного направления их селекции. Самостоятельная селекционная ценность секалотритикум связана с подвидовой специфичностью их цитогенетических характеристик, особенностями формирования продуктивности, а также с перспективами наиболее полной реализации потенциала адаптивности и болезнеустойчивости у ржано-пшеничных амфидиплоидов на основе цитоплазмы ржаного типа.

CYTOGENETIC GENOME STABILIZATION IN SECALOTRITICUM (*×TRITICOSECALE DERZHAVINII SECALOTRITICUM* ROZENST., ET MITTELST., ^S/RRAABB, 2n = 42)

O.M. Lyusikov, I.A. Gordei

Institute of Genetics and Cytology of NAS Belarus, Minsk
E-mail: O.Lyusikov@igc.bas-net.by

The article presents the results of cytogenetic research of the genome stabilization in hexaploid secalotriticum F₁₋₉ (^S/RRAABB, 2n = 6x = 42). Nucleo-cytoplasmic specificity and cytogenetic factors of genome stabilization

were established in secalotriticum: subspecies specificity of cytotype, genotype specificity of hybrids, origin, polar centromere orientation, division and segregation type of the chromosomes in meiosis. The necessity for developing independent trends in heteroplasmic triticales breeding was substantiated.

ЦИТОГЕНЕТИЧНА СТАБІЛІЗАЦІЯ ГЕНОМУ СЕКАЛОТРИТИКУМ (*×TRITICOSECALE DERZHAVINII SECALOTRITICUM* ROZENST., ET MITTELST., ^S/RRAABB, 2n = 42)

O.M. Люсиков, I.A. Гордей

Представлено результати цитогенетичного дослідження стабілізації геному гексаплоїдних секалотритикум (^S/RRAABB, 2n = 6x = 42) в F₁₋₉. Встановлено ядерно-цитоплазматичну специфічність та цитогенетичні фактори стабілізації геному секалотритикум: підвидова специфічність цитотипу, генотипічна специфічність гібридів, походження, полярна орієнтація центромер, тип ділення і сегрегації хромосом в мейозі. Обґрунтовано доцільність розвитку самостійних напрямків селекції гетероплазматичних тритикале.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Гордей И.А., Люсиков О.М., Белько Н.Б. и др. Тритикале // Генетические основы селекции растений. Т. 2. Частная генетика растений. – Минск : Беларус. навука, 2010. – С. 52–119.
2. Гордей И.А., Люсиков О.М., Белько Н.Б., Ламушка И.Ф. Секалотритикум (*×Triticosecale derzhavini secalotriticum* Rozenst., et Mittelst.) в системе рода тритикале (*×Triticosecale* Wittm.) // Молекулярная и прикладная генетика : Сб. науч. тр. Ин-та генетики и цитологии НАН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 2009. – 9. – С. 69–82.
3. Гордей И.А., Люсиков О.М. Гетероплазматические амфидиплоиды в системе рода тритикале (*×Triticosecale* Wittm) // Роль Вавиловской коллекции генетических ресурсов растений в меняющемся мире : Материалы Междунар. науч. конф. (Ст.-Петербург, 14–17 дек. 2009 г. / Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 2009. – 166. – С. 56–65.
4. Lyusikov O.M., Bel'ko N.B., Shchet'ko I.S., Gordei I.A. Construction of rye-wheat amphidiploids with the cytoplasm of rye – secalotriticum (RRAABB, 2n = 42): meiosis characteristics in rye-triticales F₁ hybrids (RRABR, 5x = 35) // Rus. J. Genet. – 2005. – 41, № 7. – P. 735–741.
5. Bel'ko N.B., Gordei I.A., Shchet'ko I.S. Construction of secalotriticum (rye-wheat amphidiploids with the rye cytoplasm (RRAABB, 2n = 42)), the formation of the karyotypes of the F₁BC₁ and F₁BC₂ rye-triticales

- amphidiploids, and commercial and biological characteristics of the early secalotriticum generations // *Rus. J. Genet.* – 2009. – **45**, № 5. – P. 642–651.
6. Гордей И.А., Гордей Г.М., Новикова Л.В. Создание ржано-пшеничных амфидиплоидов (секалотритикум) // *Генетика.* – 1996. – **32**, № 6. – С. 783–787.
 7. Гордей И.А., Белько Н.Б., Люсиков О.М. Секалотритикум (\times Secalotriticum): генетические основы создания и формирования генома. – Минск : Беларус. навука, 2011. – 214 с.
 8. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Колос, 1970. – 254 с.
 9. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. – Минск : Выш. шк., 1973. – 320 с.
 10. Sanchez-Monge E. A retrospection on triticale // *Triticale: today and tomorrow* / Eds H. Guedes-Pinto, N. Darvey, V.P. Carnide et al. – Dordrecht etc : Kluwer Acad. publ., 1996. – P. 73–81.
 11. Абдулаева А.К., Куркиев У.К. Синтез секалотритикумов – ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи // Исходный материал и проблемы селекции пшеницы и тритикале : Сб. науч. тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1991. – **142**. – С. 35–41.
 12. Jouve N., Soler C., Saiz G. Cytoplasmic effect on the meiosis of 6x Triticale // *Z. Pflanzenzucht.* – 1977. – **78**, № 3. – P. 124–134.
 13. Apolinarska B. Secalotriticum 4x – production, chromosome constitutions and fertility // *Cereal Res. Commun.* – 2001. – **29**, № 1/2. – P. 61–68.
 14. Apolinarska B. The influence of rye cytoplasm on meiotic stability of tetraploid Secalotriticum // *J. Appl. Genet.* – 2003. – **44**, № 2. – P. 129–137.
 15. Люсиков О.М., Гордей И.А. Цитогенетические факторы и механизмы формирования гамет различного хромосомного состава у ржано-тритикальных гибридов F_1 (RRABR, $5x = 35$) // Молекулярная и прикладная генетика : Сб. науч. тр. Ин-та генетики и цитологии НАН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 2009. – **10**. – С. 58–68.

Поступила 02.09.13