

ІНТРОГРЕСИВНА ГІБРИДІЗАЦІЯ ПШЕНИЦІ: ЧИ МОЖНА СТВОРИТИ, ПІДТРИМУВАТИ В ЧАСІ ТА ВИКОРИСТОВУВАТИ ЗА ЦІЛЬОВИМ ПРИЗНАЧЕННЯМ ІНТРОГРЕСИВНІ ЛІНІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ?

М.З. АНТОНЮК ¹, В.В. ПЛИГУН ¹, Т.С. ЄФІМЕНКО ¹, Т.К. ТЕРНОВСЬКА ¹

¹ Національний університет «Києво-Могилянська академія»,
вул. Сковороди 2, Київ, 04070, Україна

E-mail: antonyuk.m@ukma.edu.ua, v.plyhun@ukma.edu.ua, t.iefimenko@ukma.edu.ua, ternovska@ukma.edu.ua

Автор для кореспонденції – Терновська Т.К., e-mail: ternovska@ukma.edu.ua

Наведено результати вивчення інтрогресивних ліній пшениці м'якої, що їхнє походження пов'язане з залучення до їхніх геномів чужинного генетичного матеріалу від диплоїдних родичів пшениці. Показано, що лінії – похідні геномно-заміщених амфідиплоїдів Авродес (AABBSS), Аврозис (AABBSS^{sh}S^{sh}) та Авролати (AABBUU) характеризуються високою цитологічною стабільністю, яка виражається у абсолютному переважанні рослин з модальним числом хромосом 42. Лініям – похідним Аврозису властиве більше відхилення каріотипу від стандартного для пшениці м'якої, що, можливо, пояснюється наявністю в геномі Аврозису «зозулиної» хромосоми, відомої своїм мутагенним ефектом. Лінії – похідні Авротіки розрізняються за цитологічною стабільністю. Більш стабільні лінії характеризуються втратою чужинної ознаки, зокрема, стійкості до борошнистої роси. Структура геному інтрогресивних ліній щодо її подібності до геному пшениці м'якої виявляється за вивченням мейотичних конфігурацій хромосом у метафазі I гібридів між сортами пшениці м'якої і лініями. Лінії – похідні Авродесу, Аврозису та Авролати, які пройшли не менше 30 генерацій від часу свого створення, демонструють набагато вищу подібність за структурою геному до сортів пшениці м'якої, і картина мейозу у гібридах не відрізняється від такої сорту Аврора. Лінії – похідні Авротіки, які після свого створення пройшли 2–3 генерації, при гібридизації з сортами пшениці м'якої демонструють значне послаблення гомології з хромосомами пшениці. Це виявляється через утворення значної кількості унівалентів і відкритих бівалентів у метафазі I мейозу гібридів. В цілому для всіх ліній зростання цитологічної стабільності в окремих рослинах ліній у порівнянні з іншими рослинами тих самих ліній супроводжується втратою такими рослинами чужинної ознаки інтересу.

Ключові слова: пшениця м'яка, геномно-заміщені амфідиплоїди, інтрогресивні лінії пшениці, мейоз, цитологічна стабільність.

Вступ. Інтрогресивною називають віддалену гібридизацію, продуктом якої є лінії, що в геном рекурентного компонента схрещування приймають окремі хромосоми чи фрагменти хромосом віддаленого родича. Інтерес до такої гібридизації підтримується з середини 20-го сторіччя то згасаючи, то знов розгоряючись. Помітне відновлення інтересу до інтрогресивної гібридизації, характерне для першої чверті 21 сторіччя, не в останню чергу пов'язане з доступністю зовсім нових методів вивчення отриманих гібридів і ліній (King et al, 2017; King et al, 2019; Grewal et al, 2022). Тепер в нас створюється ілюзія, що знання точного складу нуклеотидних послідовностей, які потрапляють від виду-донора до геному вида-реципієнта і знання місця локалізації нових включень обов'язково зробить наші дії ефективними, а результати такими, що їх можна планувати. З іншого боку не згасає наше переконання, що споріднені види є невичерпним джерелом нових корисних генів, які значно покращать види, що культивуються за ознаками адаптивності, продуктивності, якості продукції. Тому для багатьох видів рослин, що культивуються продовжують створювати інтрогресивний матеріал (Fellers et al, 2020; Guwela et al, 2024; Roy et al, 2025). Хоча питання експресії чужинного гена в межах стороннього для нього генома вже ставиться і вивчається (Coombes et al, 2023), на тлі небаченого розквіту молекулярних методів вивчення геномів, на наш погляд, просто ігнорується питання: а чи залишаються генетично стабільними і придатними для тривалого вивчення та використання для подальшої роботи ті інтрогресивні похідні, які оригінатори практично завжди іменують лініями (King et al, 2025; Iefimenko et al, 2012). Між тим отримати нащадків від віддалених гібридів

ще не означає гарантувати їхню стабільність і можливість підтримувати та використовувати в поколіннях.

Відомо, що формування нащадків від віддалених схрещувань завжди супроводжується цитологічною нестабільністю (анеуплоїдією), яка має зходити нанівець у лінійному матеріалі (Sharma et al., 1986; Bento et al., 2010; Mestiri et al., 2010; Zhang et al., 2013). Цитологічно стабільною вважається лінія, яка демонструє постійну кількість хромосом у поколіннях, для ліній пшениці м'якої це 42 хромосоми. При застосуванні інтрогресивної лінії у якості джерела ознаки інтересу і особливо у генетичному аналізі питання про її цитологічну стабільність стає критичним, тому що у випадку формування лінією анеуплоїдних гамет та/чи зигот співвідношення різних фенотипних класів мають бути модифікованими з урахуванням формування анеуплоїдів (Vdovychenko et al., 2003; Vdovychenko et al., 2005; Ternovska et al., 2017; Antonyuk et al., 2017).

Багато років ми спостерігали гексаплоїдні інтрогресивні лінії пшениці, отримані методом змішування хромосом третього субгеному (Zhiron et al., 1984) з залученням генетичного матеріалу (хромосом або чужинних транслокацій) від чотирьох видів диплоїдних егілопсів в поколіннях. В кожній генерації давали повний опис ліній за ознаками, які розглядали як чужинні, тому що реципієнтним рослинам пшениці м'якої вони не були притаманні. Найбільш загальною властивістю всіх ліній було зникнення чужинних градацій ознак впродовж поколінь геть до повної втрати рослин з чужинною ознакою.

У статті наведено результати вивчення кількох наборів інтрогресивних ліній пшениці м'якої за їхньою цитологічною стабільністю і картиною перебігу мейозу в гібридах від схрещування інтрогресивних ліній з сортами пшениці м'якої. Показано, що зростання цитологічної стабільності в поколіннях ліній супроводжується втратою чужинних ознак в їхньому фенотипі, завдяки яким добирали серед гібридних нащадків рослини з інтрогресіями.

Матеріали і методи. Результати отримані з застосуванням наступного рослинного матеріалу:

1) Сорти озимої пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L., $2n = 42$, AABBDD): Вдала, Лелека,

Ніконія, Одеська 267, Панна, Селянка, Тіра селекції Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннєзнавства та сортівивчення (СПІ-НЦНС), Одеса, Україна) та Аврора селекції Краснодарського НДІСГ (Краснодар, СРСР).

2) Інтрогресивні лінії пшениці м'якої, створені методом змішування хромосом третього субгеному (Zhiron, 1986) від ініціальних схрещувань з сортом Аврора геномно-замішених амфідиплоїдів Авротіка ($2n = 42$, AABBTT, джерело третього субгеному *Amblyopyrum muticum* Boiss. (van Slageren) (*Aegilops mutica* Boiss) ($2n = 14$, TT), Авродес ($2n = 42$, AABBSS, джерело третього субгеному *Aegilops speltoides* ($2n = 14$, SS), Аврозис ($2n = 42$, AABBS^{sh}S^{sh}, джерело третього субгеному *Aegilops sharonensis* ($2n = 14$, S^{sh}S^{sh}) та Авролата ($2n = 42$, AABBUU, джерело третього субгеному *Aegilops umbellulata* ($2n = 14$, UU). Від Авротіки лінії отримано через самозапилення гібрида між амфідиплоїдом і Аворою до F₅ (Iefimenko et al., 2012). У всіх інших випадків гібриди F₁ беккроссували з Аворою для відновлення самофертильності. Джерелом субгеномів АВ всіх амфідиплоїдів був сорт Аврора (Zhiron et al., 1984; Antonyuk et al., 2001).

3) Гібриди F₁ та F₂ від схрещування інтрогресивних ліній, стійких до борошнистої роси, з сортами пшениці м'якої.

Рослини вирощували за польових умов. Оцінку на ураження борошнистою росою проводили за 10-бальною шкалою (Methods, 1988) на стадіях кушіння та початку колосіння

Кількість хромосом у зразках визначали на чавлених препаратах клітин первинних корінців паростків, пророщених у чашках Петрі і зафіксованих після передобробки у водній емульсії альфа-бромнафталіні за $t = 4\text{ }^{\circ}\text{C}$ у крижаній оцтовій кислоті з проводкою до 96 ° спирту через суміш 3 частини спирту : 1 частина оцтової кислоти. Перед забарвленням корінці мацерували у розчині 1 н соляної кислоти за $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ впродовж 12 хв. Фарбували реактивом Шиффа впродовж 1,5 год. Препарати готували у краплині 45%-вої оцтової кислоти і аналізували під мікроскопом за збільшенням окуляр 10 $\times$, об'єктиви 10 $\times$ для пошуку метафаз та 40 $\times$ для підрахунку кількості хромосом (Waninge, 1965).

Для вивчення мейозу у материнських клітинах пилку (МКП) добирали стебла пшеничних рослин, коли колос був у соломині між другим та третім листками, до 10-ої години ранку. Колос вилучали і поміщали у фіксатор Карнуа, який змінювали наступного ранку. У свіжому фіксаторі матеріал зберігався тривалий час за +4 °С. Фарбували 2%-вим розчином ацетокарміну, приготованого на 45%-вій оцтовій кислоті: поміщали колоси у барвник за 10–12 год до виготовлення препаратів для кращого профарбовування. Препарати готували у краплині 45%-вої оцтової кислоти на предметному склі (Singh, 2018) і аналізували під об'єктивами 10×, 40×, 60×, окуляр – 10×. Мікроспорогенез вивчали на стадіях метафази МІ та формування тетрад мікроспор.

Для статистичної обробки результатів використовували критерії Шапіро-Уїлка, рангів R Уїлкоксона-Уайта, t-критерій Стюдента, z-критерій для порівняння часток (Glantz, 2012). Розрахунки виконували в середовищі Microsoft Excel.

Рівень кон'югації хромосом оцінюється показником 2μ з рівняння $2\mu = -\ln(1-B)$, де B – кількість плечей, пов'язаних хіазмою (Sybenga, 1965). Мейотичний індекс розраховували за кількістю тетрад мікроспор без мікроядер та з мікроядрами, а також триад і поліад за формулою

$$\text{Мейотичний індекс} = \frac{T_n}{(T_n + T_{\text{мя}} + T_p + T_{\text{п}})} \times 100 \%$$

(де T_n – тетради без мікроядер, $T_{\text{мя}}$ – тетради з мікроядрами, T_p – триади, $T_{\text{п}}$ – поліади) (Love 1951).

Таблиця 1. Відхилення за кількістю хромосом від модального класу ($2n = 42$) серед рослин ліній – похідних Авродесу та Авролати

Номер лінії	Частка паростків з кількістю хромосом, що відхиляється від модальної, $p \pm s_p$		
	40	41	43
<i>Лінії – похідні Авродеса</i>			
2		0,06 ± 0,033	0,02 ± 0,020
5		0,14 ± 0,049	
7	0	0,02 ± 0,020	0
12	0,06 ± 0,033	0,06 ± 0,033	0
15	0	0	0,02 ± 0,020
16 безоста	0	0,04 ± 0,028	0
16 остиста	0	0,02 ± 0,020	0
34	0,02 ± 0,020	0,06 ± 0,033	0
51	0	0,02 ± 0,020	0
54	0	0,02 ± 0,020	0,02 ± 0,020
87	0,02 ± 0,020	0	0
19,33,53,60–80	0	0	0
<i>Лінії – похідні Авролати</i>			
164	0	0	0,02 ± 0,020
176	0,02 ± 0,020	0,02 ± 0,020	0
177	0	0,02 ± 0,020	0
189	0	0,06 ± 0,033	0
193	0	0,02 ± 0,020	0
195/2	0	0	0,02 ± 0,020
196	0	0,02 ± 0,020	0
201	0	0,02 ± 0,020	0
211	0	0,02 ± 0,020	0
221	0	0,02 ± 0,020	0
222	0,02 ± 0,020	0	0
237	0	0,02 ± 0,020	0
158,161,202,206,207,215,217,219,226	0	0	0

Результати і обговорення. Цитологічна стабільність інтрогресивних ліній в термінах кількості хромосом. За результати встановлення хромосомних чисел в клітинах корінців паростків інтрогресивних ліній — похідних Авродесу та Авролати (було пророщено і взято до аналізу по 50 насінин від лінії) модальним числом стало 42 хромосоми (табл. 1 та 2). Для похідних Авродесу середня частка відхилень від модального числа (40, 41 або 43 хромосоми) становило $0,032 \pm 0,0060$, Авролати — $0,014 \pm 0,037$, на рівні значущості 0,01 різниця не значуща.

Для похідних Аврозису (пророщено для різних ліній від 50 до 110 насінин) частка анеуплоїдних паростків була вищою: $0,102 \pm 0,0091$. Вона відрізнялась як від 0,014 ($z = 8,99$), так і від 0,032 ($z = 6,50$), $p < 0,01$ (табл. 2). Крім того, в метафазних пластинках корінців цих ліній поруч з анеуплоїдією констатували відхилення від типового каріотипу пшениці м'якої: наявність телоцентричних хромосом і дителоцентриків, явних наслідків внутрішньо- та міжхромосомних перебудов, які супроводжу-

вали становлення каріотипів ліній, пов'язаних за своїм походженням з диплоїдним *Ae. sharonensis*, який має гаметоцидну хромосому 4S^{sh} («cuckoo» chromosome) (Endo, 1985). Відмічені особливості каріотипу мають ініціювати порушення у мейозі гібридів від схрещування таких ліній з пшеницею.

У лініях 146 та 148 спостерігали пару дуже маленьких хромосом, не властивих каріотипу Аврори, мабуть, димінутивних (рис. 1, а). Можливо вони утворилися внаслідок дії гаметоцидної хромосоми 4S^{sh}.

При створенні лінії — похідних Авротіки серед рослин F₄, від схрещування Авротіка × Аврора було відібрано 56 42-хромосомних рослин і перевірено їхніх нащадків F₅ за індивідуальними каріотипами. 42 паростків були гексаплоїдними без особливостей, 11 мали телоцентрик, два — пару телоцентриків. В метафазних пластинках одного паростку були дві пари хромосом зі супутниками, в той час як в нормі в лініях, створених на основі сорту Аврора, має бути лише одна пара хромосом із супутниками (рис. 1, б)

Таблиця 2. Каріотипи ліній — похідних Аврозису

Номер лінії/кількість паростків	Кількість паростків лінії з такими каріотипами							
	40	41	42	41+t	41+2t	43	інша	дицентрик
102/40	1	3	36	0	0	0	0	0
115/38	0	6	31	0	0	0	1	0
117/83	0	2	64	0	0	10	0	0
118/70	1	6	61	0	0	2	0	0
121/28	0	3	24	0	0	1	0	0
122/39	0	2	30	6	0	1	0	0
127/67	0	3	61	2	0	1	0	0
128/89	2	10	72	0	0	2	3	0
132/86	0	3	74	2	2	2	1	2
134/100	0	0	95	0	0	0	5	0
135/27	0	0	25	0	0	0	2	0
137/109	0	0	103	0	0	0	5	10
138/26	0	0	25	0	0	0	1	0
139/78	0	0	74	0	0	0	1	0
140/46	0	0	43	0	0	1	1	0
142/28	0	0	28	0	0	0	0	0
143/53	0	1	51	0	0	1	0	0
146/34	0	0	33	0	0	0	0	1
147/48	0	0	47	0	0	1	0	0
148/27	0	0	21	1	0	1	2	1
Аврора/78	0	0	78	0	0	0	0	0

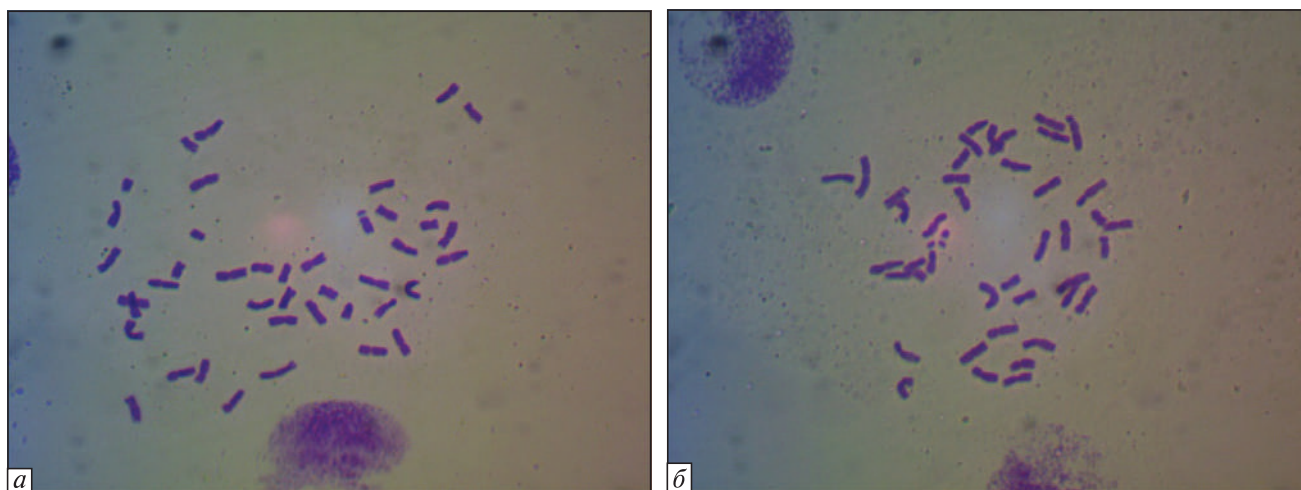


Рис. 1. Метафазні пластинки гексаплоїдних інтрогресивних ліній пшениці з нетиповими хромосомами: *а* – димінутивні хромосоми в лінії 146 Аврозису; *б* – хромосоми з нетиповими для Аврори супутниками в лінії Авротіки

Перебіг мейозу в інтрогресивних лініях. Поведінка хромосом у профазі (кон'югація гомологів), метафазі і анафазі мейозу 1 теоретично може впливати на цитологічну стабільність інтрогресивних ліній. Дані до оцінювання конфігурації хромосомних асоціацій у метафазі I, які слід розглядати як джерело утворення анеуплоїдних гамет, наведені у таблицях 3 та 4. Видно, що найбільш порушений мейоз в сорті Аврора, адже він несе чужинну транслокацію 1BL.1RS (Zhigov, 1986). Лінії в переважній більшості мали б успадкувати цю транслокацію, адже свою хромосому 1В вони отримали від Аврори. Тим не менш всі досліджені лінії мали більш урегульований мейоз, ніж Аврора, за рахунок збільшення кількості закритих та зменшення кількості відкритих бивалентів. Показник μ , яким прийнято оцінювати рівень кон'югації гомологів, був найнижчим саме у Аврори. Крім того, показано, що у хромосомах 3В і 2В цих сортів є гени часткового десинапсису (Zhigov et al, 1973). Всі ці особливості як Аврори, так і створених із залученням її субгеномів АВ інтрогресивних ліній слід брати до уваги, оцінюючи картину перебігу мейозу в гібридах між лініями і сортами пшениці м'якої. Адже послаблення кон'югації хромосом часто розглядають як наслідок наявності у геномі лінії великих обсягів інтрогресий.

Всі інші сорти пшениці м'якої, які брали участь у створенні гібридів з інтрогресивни-

ми лініями, характеризувались 21 закритим бивалентом.

Лінії різного походження не відрізнялись одна від одної за перебігом мейозу. Практично всі лінії відрізнялись від Аврори більшою кількістю закритих бивалентів, половина — зростанням кількості унівалентів, часто збільшувалась кількість мультивалентів. Зведення результатів оцінки картини мейотичної конфігурації хромосом та результатів оцінки цитологічної стабільності ліній, дозволяє стверджувати, що наявність у М1 ліній унівалентів та мультивалентів не є провісником їхньої цитологічної нестабільності. Отже інтрогресивні лінії можуть брати участь у схрещуванні з сортами пшениці м'якої без очікування помітної хромосомної нестабільності серед нащадків таких гібридів.

Складається враження, що якщо анеуплоїдні гамети і утворюються хоча б через наявність унівалентів, вони відкидаються негативним добором на користь участі у заплідненні еуплоїдних гамет. Це припущення узгоджується з поміченим нами зниженням фертильності всіх інтрогресивних ліній у порівнянні з рослинами сортів пшениці.

Якщо розглядати лінії у якості джерела чужинних генів, які мають бути передані від інтрогресивної лінії з бажаною ознакою до пшениці м'якої, найбільш цікавим та важливим є питання про те, наскільки впливає на перс-

Таблиця 3. Найвищі асоціації хромосом у метафазі М1 МКП ліній – похідних Авродеса, Аврозиса, Авролати та реципієнтного сорту Аврора (середнє значення $\pm$ похибка)

Лінія	Кількість МКП	Біваленти		Уніваленти	Мультиваленти	2μ
		закриті	відкриті			
Аврора	48	$16,79 \pm 0,19$	$4,14 \pm 0,19$	$0,33 \pm 0,11$	$0,03 \pm 0,018$	2,28
<i>Лінії, що походять від Авродеса</i>						
7	87	$18,8 \pm 0,19^{2)}$	$2,0 \pm 0,10^{2)}$	$0,5 \pm 0,05$	0	2,87
12	100	$18,3 \pm 0,07^{2)}$	$1,8 \pm 0,09^{2)}$	$0,5 \pm 0,08$	$0,03 \pm 0,02$	2,44
17	53	$18,4 \pm 0,15^{2)}$	$1,7 \pm 0,10^{2)}$	$0,3 \pm 0,07$	$0,4 \pm 0,13$	2,78
19	116	$19,1 \pm 0,14^{2)}$	$1,8 \pm 0,08^{2)}$	$0,4 \pm 0,04$	$0,02 \pm 0,009$	3,11
53	88	$18,4 \pm 0,12^{2)}$	$2,1 \pm 0,15^{2)}$	$0,5 \pm 0,10$	0	2,71
<i>Лінії, що походять від Аврозису</i>						
115	102	$18,53 \pm 0,13^{2)}$	$1,96 \pm 0,11^{2)}$	$0,90 \pm 0,11^{2)}$	$0,02 \pm 0,016$	2,65
117	109	$19,26 \pm 0,09^{2)}$	$1,29 \pm 0,07^{2)}$	$0,90 \pm 0,10^{2)}$	$0,07 \pm 0,033$	2,95
118	74	$19,00 \pm 0,12^{2)}$	$1,68 \pm 0,10^{2)}$	$0,59 \pm 0,11$	$0,17 \pm 0,051^{1)}$	2,9
121	102	$18,57 \pm 0,13^{2)}$	$2,06 \pm 0,13^{2)}$	$0,61 \pm 0,09$	$0,04 \pm 0,031$	2,71
122	47	$18,40 \pm 0,14^{2)}$	$2,17 \pm 0,16^{2)}$	$0,85 \pm 0,15^{2)}$	0	2,63
126	77	$19,82 \pm 0,07^{2)}$	$0,84 \pm 0,04^{2)}$	$1,01 \pm 0,11^{2)}$	0	3,32
127	78	$17,96 \pm 0,12^{2)}$	$2,51 \pm 0,13^{2)}$	$1,05 \pm 0,11^{2)}$	$0,21 \pm 0,044^{2)}$	2,47
128	87	$18,62 \pm 0,10^{2)}$	$1,92 \pm 0,12^{2)}$	$0,69 \pm 0,10^{1)}$	$0,06 \pm 0,022$	2,69
129	102	$18,77 \pm 0,10^{2)}$	$2,06 \pm 0,10^{2)}$	$0,43 \pm 0,08$	0	2,86
130	85	$18,91 \pm 0,09^{2)}$	$1,74 \pm 0,08^{2)}$	$0,68 \pm 0,10^{1)}$	0	2,85
131	72	$18,96 \pm 0,17^{2)}$	$1,75 \pm 0,15^{2)}$	$0,44 \pm 0,10$	0	2,89
132	80	$18,30 \pm 0,11^{2)}$	$2,20 \pm 0,14^{2)}$	$1,00 \pm 0,11^{2)}$	$0,06 \pm 0,027$	2,57
134	76	$18,61 \pm 0,19^{2)}$	$2,07 \pm 0,16^{2)}$	$0,58 \pm 0,10$	$0,05 \pm 0,031$	2,74
135	34	$19,26 \pm 0,11^{2)}$	$1,56 \pm 0,09^{2)}$	$0,35 \pm 0,13$	$0,05 \pm 0,019$	3,09
136	132	$19,04 \pm 0,12^{2)}$	$1,67 \pm 0,10^{2)}$	$0,48 \pm 0,07$	$0,21 \pm 0,048^{2)}$	2,93
137	69	$18,01 \pm 0,26^{2)}$	$2,55 \pm 0,21^{2)}$	$0,81 \pm 0,11^{2)}$	$0,22 \pm 0,074^{1)}$	2,51
138	93	$19,85 \pm 0,06^{2)}$	$1,01 \pm 0,05^{2)}$	$0,56 \pm 0,09$	$0,08 \pm 0,041$	3,48
139	82	$18,98 \pm 0,15^{2)}$	$1,75 \pm 0,13^{2)}$	$0,43 \pm 0,09$	$0,01 \pm 0,014$	2,91
140	52	$19,40 \pm 0,12^{2)}$	$1,40 \pm 0,12^{2)}$	$0,81 \pm 0,14^{1)}$	$0,21 \pm 0,058^{2)}$	3,15
141	69	$18,55 \pm 0,13^{2)}$	$2,29 \pm 0,13^{2)}$	$0,46 \pm 0,10$	0	2,78
142	61	$19,13 \pm 0,14^{2)}$	$1,67 \pm 0,12^{2)}$	$0,30 \pm 0,12$	0	3,01
143	96	$18,56 \pm 0,17^{2)}$	$2,06 \pm 0,14^{2)}$	$0,73 \pm 0,10^{1)}$	0	2,7
144	75	$18,27 \pm 0,12^{2)}$	$2,20 \pm 0,15^{2)}$	$1,07 \pm 0,12^{2)}$	0	2,56
145	106	$18,29 \pm 0,10^{2)}$	$2,17 \pm 0,13^{2)}$	$1,08 \pm 0,10^{2)}$	0	2,56
146	120	$18,38 \pm 0,09^{2)}$	$2,03 \pm 0,11^{2)}$	$1,17 \pm 0,10^{2)}$	$0,04 \pm 0,027$	2,57
148	97	$18,36 \pm 0,10^{2)}$	$2,07 \pm 0,12^{2)}$	$1,13 \pm 0,10^{2)}$	0	2,57
<i>Лінії, що походять від Авролати</i>						
177	77	$18,5 \pm 0,12^{2)}$	$1,4 \pm 0,11^{2)}$	$0,5 \pm 0,11$	$0,2 \pm 0,06^{1)}$	2,80
189	106	$18,3 \pm 0,15^{2)}$	$2,0 \pm 0,13^{2)}$	$0,8 \pm 0,08^{1)}$	0	2,56
196	75	$17,9 \pm 0,11^{2)}$	$2,2 \pm 0,16^{2)}$	$1,1 \pm 0,12^{2)}$	0	2,46
206	120	$18,3 \pm 0,11^{2)}$	$2,1 \pm 0,11^{2)}$	$1,0 \pm 0,10^{2)}$	$0,1 \pm 0,02$	2,57
207	82	$18,0 \pm 0,08^{2)}$	$2,2 \pm 0,16^{2)}$	$1,2 \pm 0,12^{2)}$	$0,15 \pm 0,05^{1)}$	2,48
211	102	$18,0 \pm 0,17^{2)}$	$2,0 \pm 0,10^{2)}$	$0,5 \pm 0,05$	$0,4 \pm 0,11^{2)}$	2,84

Продовження табл. 3.

Лінія	Кількість МКП	Біваленти		Уніваленти	Мультиваленти	2μ
		закриті	відкриті			
215	76	16,8 ± 0,07	11,7 ± 0,07 ²⁾	0,7 ± 0,10 ¹⁾	0,9 ± 0,10 ²⁾	2,36
217	97	18,7 ± 0,11 ²⁾	1,6 ± 0,10 ²⁾	0,6 ± 0,11	0	2,64
221	107	19,2 ± 0,14 ²⁾	1,8 ± 0,10 ²⁾	0,4 ± 0,05	0	3,18/
221/1	72	18,5 ± 0,13 ²⁾	2,2 ± 0,17 ²⁾	0,4 ± 0,08	0	2,69
226	58	19,2 ± 0,14 ²⁾	1,6 ± 0,12 ²⁾	0,3 ± 0,09	0	3,03
237	87	18,4 ± 0,16 ²⁾	2,1 ± 0,15 ²⁾	0,7 ± 0,08 ²⁾	0	2,62

Примітка. ¹⁾ різниця суттєва на рівні значущості 0,05; ²⁾ різниця суттєва на рівні значущості 0,01; t-критерій без урахування ефекту множинних порівнянь.

пективу гамети взяти участь у заплідненні наявність (відсутність) у складі її геному чужинного матеріалу (інтрогресій).

Авротіка як ініціальний компонент схрещування з сортом Аврора для створення інтрогресивних ліній, характеризується нестабільним мейозом. Модальна конфігурація в метафазі 1 М1 при максимальній асоціації хромосом становить 16^{Пз+4} 16^{Пв+2} 1. Мейотичний індекс для Авротіки становить у середньому 64. А розробник формули для його розрахунку вважає, що цитологічно стабільним може вважатися зразок, в якого мейотичний індекс перевищує 90 %. (Love, 1951).

Картина перебігу мейозу в гібридах між інтрогресивними лініями та сортами пшениці м'якої. Кількість закритих бівалентів у гібридів інтрогресивних ліній з сортом Аврора перевищує таку у самого сорту (табл. 4). Однак деякі гібриди характеризуються підвищеною кількістю три- і квадрівалентів. Можливо, це є наслідком наявності в лініях реципрокних транслокацій, які могли сформуватися в геномі під час становлення ліній. В цілому конфігурації хромосомних асоціацій, наявність мостів в анафазі і мікроядер в тетрадах мікроспор свідчать, що геноми ліній зазнали перебудов, в яких могли взяти участь не лише інтрогресії, але і хромосоми пшеничного геному (рис. 2).

З табл. 4 видно, що максимальна кількість хромосом в геномах ліній, які не можуть утворювати бівалент з пшеничними хромосомами — дві. Це або заміщені, або значно перебудовані хромосоми. Більшість ліній від-

різняються від Аврори за однією хромосомою. Оскільки для дослідження було відібрано лінії, які характеризувались наявністю якоїсь чужинної ознаки (стійкість до борошнистої роси, опушення листової піхви, остистість, змінений спектр бета-амілази тощо), можна думати, що в їхньому геномі перебуває і передається у поколіннях чужинний генетичний матеріал.

У гібридах від схрещування з сортами пшениця м'якої ліній — похідних Авротіки спостерігається зовсім інша картина формування хромосомних конфігурацій за умов найвищої асоціації хромосом: збільшено кількість унівалентів і зменшено кількість бівалентів, як закритих так і відкритих. На наш погляд, головним чинником поміченої різниці є «молодість» ліній, що пішли від Авротіки. Їх не можна вважати цитологічно стабільними, адже 2–3 генерації, що пройшли деякі з них, зовсім не достатньо для стабілізації генома в сенсі кон'югації гомологічних хромосом. Крім того, лінії — похідні Авродесу, Аврозису та Авролати, схрещували з рекурентним сортом Аврора, а лінії Авротіки схрещували з сортами пшениці, які не мали жодного відношення до їхнього створення.

Проблема збереження цільової ознаки в інтрогресивних лініях та гібридах. Лінії — похідні Авродесу, Аврозису та Авролати були створені 30 років тому і підтримуються з того часу через самозапилення в багатьох генераціях. Лінії залишаються цитологічно стабільними в сенсі збереження кількості хромосом 42. Проте протягом численних генерацій вони не

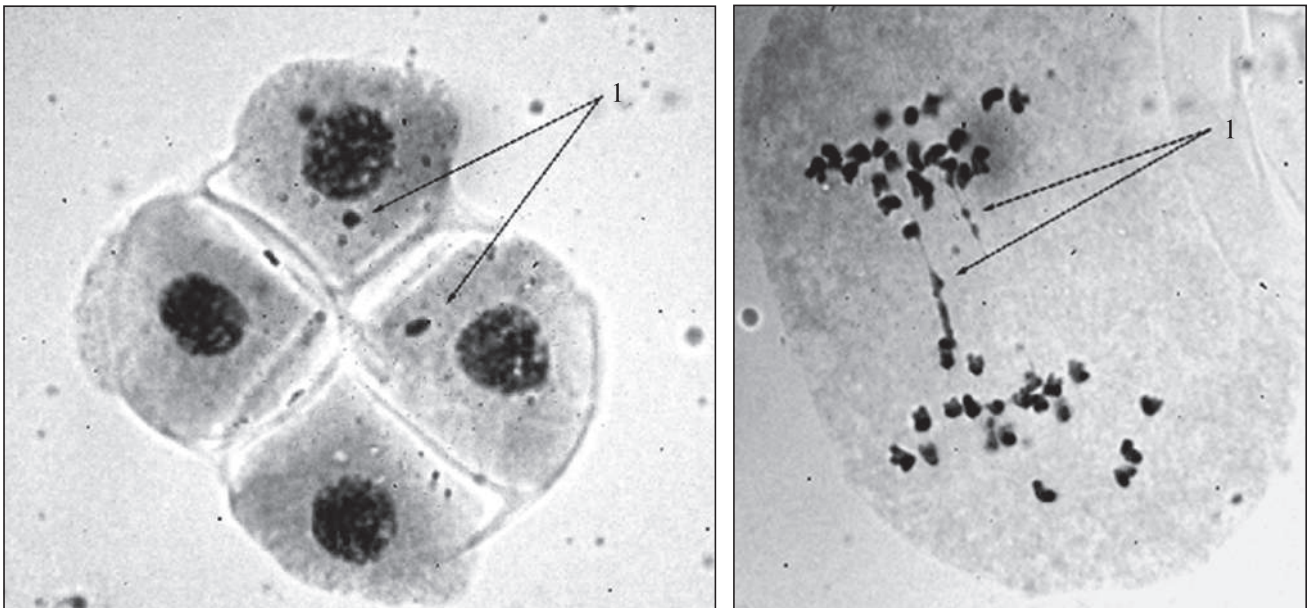


Рис. 2. Мікроядра (1) у тетрадах гібриду 126 × Аврора та містки (1) у АІ мейозу МКП гібриду 137 × Аврора

залишаються одноманітними усередині самих себе стосовно тих ознак морфології, біохімії та фізіології, за якими в свій час їх добирали як потенціальних носіїв чужинного генетичного матеріалу. В поколіннях вони підтримуються нами як нащадки індивідуальних рослин, які постійно характеризуються за наявністю/відсутністю ознаки інтересу. При цьому констатується факт зміни окремих рослин щодо прояву такої ознаки. Отже цитологічна стабілізація ліній на гексаплоїдному рівні не супроводжується стабілізацією щодо ознак фенотипу, за якими стежимо. Зміна у прояві цільових ознак відбувається однозначно в бік появи градації ознаки, властивій пшениці м'якої, а чужинна градація ознаки зникає без випадків повернення до вихідного фенотипу лінії. Судячи з результатів вивчення мейозу гібридів між лініями і рекурентним сортом пшениці м'якої Аврора, процес фенотипного розщеплення ліній за ознаками інтересу відбувається внаслідок стабілізації їхнього геному в бік зменшення відхилень від структури геному рекурентного генотипу пшениці м'якої.

Лінії — похідні Авротіки створено 10 років тому і з того часу вони пройшли 2–3 генерації. А результати, наведені у табл. 5, взагалі отримано з застосуванням ініціальних рослин 42-хромосомних ліній. Тобто часу на стабілізацію

своїх геномів за рахунок викидання чужинного генетичного матеріалу і заміщення його на генетичний матеріал пшеничного геному в цих лініях не було. І це чітко відбивається на картині формування хромосомних асоціацій в гібридах від схрещування ліній з сортами пшениці м'якою. Констатується значне зменшення кількості бівалентів взагалі і закритих в тому числі у порівнянні з гібридами попередньо розглянутих ліній. Збільшується кількість унівалентів. Лінії схрещувались не з сортом Аврора, а з сучасними сортами пшениці м'якої для отримання в популяціях, що розщеплюються, нащадків, максимально наближених до сучасних сортів за селекційно важливими ознаками і одночасно стійких до борошнистої роси і з підвищеною зимостійкістю. Саме такими рисами цікавий геномно-заміщений амфідиплоїд Авротіка.

Щоб з'ясувати, чи не пов'язана нестабільність ліній за ознаками морфології та спектрами білків з цитологічною нестабільністю, вивчали лінії за їхніми каріотипами, використовуючи різні генерації, вирощені в 2002, 2004 та 2009 роках у Одесі, Києві та Білій Церкві, відповідно. Порахували кількості хромосом в 50 паростків з кожної генерації. Жодної різниці у цитологічній стабільності однакових ліній, вирощених в різні роки та в різних умовах, ви-

явлено не було. До того ж, відхилення кількості хромосом від 42 у нащадків гексаплоїдних ліній (прояв цитологічної нестабільності) однакове для ліній, стабільних та нестабільних за ознаками морфології та запасним білкам. Наприклад, серед цитологічно стабільних похідних Авродесу нестабільність за певними ознаками морфології демонструють лінії 7, 12, 16, 53, 80, 87, похідних Аврозису — лінії 102, 122, 125, 139, 147, похідних Авролати 176, 193, 195, 219, 226. За ознакою стійкості до польової популяції збудників борошнистої роси лінії, оцінені у 2008 р. як стійкі з балом 8–9, оцінювали у 2009 р., 2010, 2011 та 2014 роках. Із 27 ліній — похідних Аврозису повністю втратили стійкість 3 лінії, ще 10 в 2014 р.

оцінювались балом 7. Із 29 ліній — похідних Авролати, повністю втратили стійкість п'ять, ще шість змінили оцінку 8–9 на 7. Серед 34 стійких ліній — похідних Авродесу константну стійкість на рівні 8–9 балів показали п'ять ліній, на рівні 7 балів — 12 ліній, 11 ліній змінили бал оцінки на 5–6. В той самий час вихідні амфідиплоїди за роки їхньої репродукції не змінили своєї високої (Авродес, Аврозис) чи помірної (Авролати) стійкості до польових рас борошнистої роси.

Щодо Авротіки, вона цілком резистентна до борошнистої роси. Ті 9 рослин від схрещування Авротіки × Аврора, які стали оригіналами гексаплоїдних ліній — похідних Авротіки, оцінювались балами 7–9. За даними

Таблиця 4. Найвищі хромосомні асоціації в М1 МКП гібридів F_1 від схрещування інтрогресивних ліній з сортом Аврора

Лінія, яку схрещували з Аворою	Кількість МКП	Модальна конфігурація асоціації хромосом у М1 ¹⁾	Лінія, яку схрещували з Аворою	Кількість МКП	Модальна конфігурація асоціації хромосом у М1
<i>Лінії, що пішли від Авродесу</i>					
7	52	18 P_3+1 P_v+4 I	19	51	19 P_3+4 I
12	63	21 P_3	53	23	18 P_3+2 P_v+2 I
17	54	21 P_3			
<i>Лінії, що пішли від Аврозису</i>					
115	95	19 P_3+4 I	135	47	19 P_3+4 I
117	78	19 P_3+1 P_v+4 I	136	72	17 P_3+2 P_v+4 I
118	55	18 P_3+1 P_v+4 I	137	37	17 P_3+2 P_v+4 I
121	50	19 P_3+1 P_v+2 I	138	55	18 P_3+1 P_v+4 I
122	95	19 P_3+1 P_v+2 I	139	47	17 P_3+2 P_v+4 I
126	71	20 P_3+2 I	140	56	18 P_3+1 P_v+4 I
127	69	19 P_3+4 I	141	63	19 P_3+4 I
128	66	18 P_v+1 P_v+4 I	142	94	18 P_3+2 P_v+2 I
129	48	19 P_3+4 I	143	102	18 P_3+2 P_v+2 I
130	93	19 P_3+1 P_v+2 I	144	48	19 P_3+1 P_v+2 I
131	96	19 P_3+4 I	145	39	19 P_3+1 P_v+2 I
132	59	19 P_3+1 P_v+2 I	146	83	19 P_3+1 P_v+2 I
134	6	18 P_3+2 P_v+2 I	148	57	19 P_3+1 P_v+2 I
<i>Лінії, що пішли від Авролати</i>					
177	83	20 P_3+1 P_v	217	44	19 P_3+1 P_v+2 I
196	72	19 P_3+2 P_v	221	68	19 P_3+1 P_v+2 I
206	36	19 P_3+1 P_v+2 I	221/1	38	19 P_3+1 P_v+2 I
207	56	18 P_v+1 P_v+4 I	226	63	19 P_3+1 P_v+2 I
211	46	21 P_3	237	46	18 P_3+2 P_v+2 I
215	67	19 P_3+1 P_v+2 I			

Примітка. ¹⁾ — в табл. 4, 5 P_3 — закритий бівалент, P_v — відкритий бівалент, I — унівалент.

оцінки 2022 та 2023 рр. частина ліній стійкість втратила.

Відсутність збереження чужинної ознаки (наприклад, стійкість до борошнистої роси) у поколіннях ускладнює роботу з інтрогресивними лініями в двох аспектах. По-перше, збереження автентичної лінії впродовж поколінь. За результатами наших спостережень, питання про можливість такого збереження можна не ставити: лінії не зберігаються, вони неухильно змінюються, і працювати з ними не можна без урахування цього факту. По-друге, інтрогресивні лінії завжди створювались у якості джерела чужинних корисних генів, які бажано перенести до генофонду пшениці м'якої для її покращення. Але коли ознака не зберігається у самих лініях, вона так саме втрачається і в гібридах, у всіх їхніх поколіннях. Яким чином відбувається ця втрата — як проста втрата чужинних фрагментів чи внаслідок якихось генетичних або епігенетичних змін в геномі гібридів, залишається питанням, складним для його з'ясування. Першим кроком може бути вивчення того, як впливає напрямок схрещування на передачу чужинного матеріалу нащадкам. Припускається, що чужинний хроматин від інтрогресивних ліній викликає порушення у мейозі гібридів і результати можуть відрізнятися, якщо лінію використовувати у якості материнського чи батьківського компонента схрещування. Працюючи з лініями —

похідними Авротіки, зіставляли результати, отримані на гібридах різних напрямків схрещувань на стадії метафази I та стадії тетрад. У першому випадку порівнювали кількості всіх бівалентів, окремо закриті та відкриті біваленти, уніваленти (табл. 5). Порівняння проводили з використанням критерію рангів *R* Уїлкоксона-Уайта. Оцінювали шість гібридів від прямого схрещування (лінія — материнський компонент) і вісім — від зворотного. Отримали оцінки *R* 58, 59.5, 77 та 83 для вказаних учасників метафази, відповідно. Табличне значення критерію — 42,4 ($p = 0,05$), тобто розбіжностей у формуванні картини кон'югації хромосом у мейозі гібридів різного напрямку схрещування не виявлено. Інший результат дало порівняння кількості тетрад з різним числом мікроядер у гібридів двох напрямків схрещування. Порівняння часток тетрад з числом мікроядер 0, 1, 2, 3, 4 та 5 виявило статистично значущу різницю для всіх типів тетрад: у гібридів від прямих схрещувань формувалось менше тетрад з мікроядрами ($p < 0,01$). Тобто у таких гібридів уніваленти частіше зберігаються і входять до складу гамет. З цього випливає, що при використанні інтрогресивних ліній у якості батьківського компонента схрещування ми швидше відновимо цитологічну стабільність серед нащадків гібрида F_1 , але це буде супроводжуватися втратою генетичного матеріалу (мікроядра), які цілком можуть складатися з

Таблиця 5. Модальні класи асоціацій хромосом під час метафази I гібридів F_1

Гібриди	Кількість МКП	Хромосомні асоціації	Кількість хромосом
1103 × Лелека	13	$15^{II3} + 4^{IIb} + 4^I$	42
1103 × Панна	19	$17^{II3} + 7^I$	41
1079 × Лелека	43	$14^{II3} + 5^{IIb} + 4^I$	42
1079 × Панна	64	$9^{II3} + 6^{IIb} + 12^I$	42
1008 × Тіра	25	$11^{II3} + 7^{IIb} + 6^I$	42
1187 × Лелека	12	$13^{II3} + 4^{IIb} + 8^I$	42
Лелека × 1079	19	$11^{II3} + 7^{IIb} + 5^I$	41
Лелека × 1049	6	$15^{II3} + 2^{IIb} + 4^I + 1^{IV}$	42
Ніконія × 1130	12	$14^{II3} + 3^{IIb} + 8^I$	42
Селянка × 1103	46	$16^{II3} + 2^{IIb} + 6^I$	42
Селянка × 1079	32	$12^{II3} + 4^{IIb} + 6^I$	42
Панна × 1103	19	$12^{II3} + 3^{IIb} + 12^I$	42
Панна × 1008	23	$15^{II3} + 4^{IIb} + 4^I$	42
Одеська 267 × 1096	26	$12^{II3} + 6^{IIb} + 2^I + 1^{IV}$	42
		$17^{II3} + 1^{IIb} + 2^I + 1^{IV}$	42

хромосом, що містять чужинний хроматин.

Інформацію, яку не можна не зрозуміти однозначно, ми отримали, оцінивши лінії – похідні Авротіки за мейотичним індексом (показник цитологічної нестабільності) і стійкістю до борошнистої роси (табл. 6).

Рослини певних ліній (номери в першій колонці таблиці) оцінювали індивідуально за цитологічною стабільністю (мейотичний індекс) та стійкістю до борошнистої роси. Цитологічно стабільними вважаються рослини з мейотичним індексом більше 90 (Love, 1951). За наведеними даними, жодна рослина з будь-якої лінії, стійка до борошнистої роси, не є цитологічно стабільною. Всі цитологічно стабільні рослини з вивчених ліній вражаються борошнистою росою (виключення рослина з лінії 1103). Отже цитологічна стабілізація ліній відбувається за рахунок викидання з геному інтрогресій, які заважають нормальному перебігу мейозу. Разом з тим на отриманих даних не можна стверджувати, що втрата рослинами стійкості до борошнистої роси не може бути спричиненою також іншими факторами, а саме генетичними взаємодіями та становленням нових епігенетичних умов у гібридному геному під час його стабілізації.

Рослини, отримані в результаті інтрогресивної гібридизації з залученням дикорослих родичів в будь-який спосіб в літературі називають інтрогресивними лініями (Zhang et al, 2022; King, 2019; Roy et al, 2025; Campos et al, 2023).

Так склалось історично. У генетиці з 1903 р. лініями (чистими) прийнято вважати генетично гомогенні сукупності організмів. Іншого визначення терміну лінія не пропонується. Наведені у статті результати показують, що нащадки рослин, отримані від віддаленої гібридизації, лініями не є, тому що вони походять від гібридного генома і в них закладається генетична гетерогенність саме у точці їхнього походження. Далі відбувається еволюція геному в межах окремих рослинних ліній. Вона може йти в напрямку стабілізації мейозу і формування цитологічно стабільних, гексаплоїдних рослин, які в силу їхнього походження ми продовжуємо називати лініями, зберігаємо за ними номер і намагаємось підтримати вихідну характеристику за сукупністю ознак, що за ними отримана рослина була описана як така, що має інтрогресії. Хоча на практиці цього зробити не вдається, лінії постійно розщеплюються. Або еволюція геному йде в бік збереження чужинних градацій ознак (припустимо, під тиском добору з боку дослідника), і в такому випадку лінія цитологічно стабільною не стає. На нашу думку такий стан є перехідним і завершиться переходом до напрямку стабілізації мейозу, як тільки перепиниться тиск штучного добору. Це буде супроводжуватися зникненням чужинних ознак. Хоча не можна заперечити можливість нечисленних відхилень від окресленої послідовності подій і результатів з формуванням генотипів, вкрай цікавих для по-

Таблиця 6. Оцінка гібридів від схрещування ліній – похідних Авротіки з сортами пшениці м'якої за мейотичним індексом та стійкістю до борошнистої роси

Номер лінії	Кількість МКП	Мейотичний індекс, %	Оцінка стійкості до борошнистої роси	Номер лінії	Кількість МКП	Мейотичний індекс, %	Оцінка стійкості до борошнистої роси
1096	554	43,50	9	1049	189	95,45	4–5
1096	72	97,22	3–4	1049	177	93,16	3–4
1084	372	97,58	3–4	1049	101	100,00	3–4
1084	275	94,91	3–4	1103	29	41,43	9
1063	392	69,39	9	1103	277	59,06	5–6
1063	34	55,88	9	1103	267	92,71	3–4
1063	637	97,96	3–4	1075	66	67,35	9
1063	301	100,00	3–4	1075	54	50,99	9
1063	796	91,83	6	1075	163	92,94	5–6
1049	159	92,98	5–6	1075	97	96,38	5–6

дальших досліджень — цитологічно стабільних і з чужинною ознакою. Це буде вже інша лінія і кожного разу треба дізнаватися, яким чином вона виникла.

Таким чином, процес становлення рослин, які називаються інтрогресивними лініями, супроводжується підсиленням цитологічної стабільності і підтриманням серед нащадків модального числа хромосом 42 для ліній пшениці м'якої. Процес цитологічної стабілізації ліній супроводжується втратою рослинами ознак чужинного походження, експресивність яких пов'язана, як це здається за здоровим глуздом, з наявністю в геномі чужинного генетичного матеріалу (інтрогресій). Підтримка ліній в поколіннях неможлива без постійного добору рослин, в яких експресуються ознаки інтересу (чужинні ознаки), без яких лінії перестають бути цікавими для використання.

Дотримання етичних стандартів. Ця стаття не містить будь-яких досліджень за участю людей або тварин, як об'єктів дослідження.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Дослідження частково фінансувалося за рахунок гранту Плигун В.В. від Благотворителів Фонду відродження КМА (2022 р.).

INTROGRESSION HYBRIDIZATION OF WHEAT: IS IT POSSIBLE TO DEVELOPMENT, MAINTAIN OVER TIME, AND USE INTROGRESSION LINES OF COMMON WHEAT FOR THEIR INTENDED PURPOSE?

M.Z. Antonyuk, V.V. Plyhun,
T.S. Iefimenko, T.K. Ternovska

National University of Kyiv-Mohyla Academy,
2 Skovorody vul., Kyiv, 04070, Ukraine

E-mail: antonyuk.m@ukma.edu.ua, v.plyhun@ukma.edu.ua,
t.iefimenko@ukma.edu.ua, ternovska@ukma.edu.ua

The results of the study of introgression lines of common wheat are presented, that their origin is associated with the incorporation of alien genetic material from diploid wheat relatives into their genomes. It has been shown that lines originated from genome-substitution amphidiploids Avrodes (AABBSS), Avrosis (AABBS^{sh}S^{sh}) and Avrolata (AABBUU) are characterized by high cytological stability, which is expressed in the absolute predominance of plants with a modal chromosome number of 42. Lines

originated from Avrosis are characterized by a greater deviation of the karyotype from the standard one for common wheat, which is possibly explained by the presence of the «cuckoo» chromosome in the Avrosis genome, known for its mutagenic effect. Lines originated from Avrotica differ in cytological stability. More stable lines are characterized by the loss of an alien trait, in particular, resistance to powdery mildew. The genome structure of introgression lines in terms of its similarity to the common wheat genome is revealed by studying meiotic chromosome configurations in metaphase I of hybrids between common wheat varieties and lines. Lines originated from Avrodes, Avrosis, and Avrolata, which have passed at least 30 generations since their development, demonstrate a much higher similarity in genome structure to common wheat varieties, and the pattern of meiosis in hybrids does not differ from that of the Aurora variety. Lines originated from Avrotica, which have passed 2–3 generations after their development, when hybridized with common wheat varieties, demonstrate a significant weakening of homology with wheat chromosomes. This is manifested by the formation of a significant number of univalents and open bivalents in metaphase I of meiosis of hybrids. In general, for all lines, the increase in cytological stability in individual plants of the lines compared to other plants of the same lines is accompanied by the loss of the alien trait of interest by such plants.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Antonyuk, M.Z., Iefimenko, T.S., Navalikhina, A.G., and Ternovskaya, T.K., Modeling of phenotypic class relationships for the trait color of ripe scales in wheat hybrids of introgressive origin, *Factors of experimental evolution of organisms. Collection of scientific papers*. Kyiv: Logos, 2017, vol. 21, pp. 17–22. <http://jnas.nbu.gov.ua/article/UJRN-0000800021>
- Antonyuk, M.Z., and Ternovskaya, T.K., Development of alien-substitution lines of common wheat by the method of «mixing» chromosomes within one subgenome, *Genetics and Breeding in Ukraine on the Verge of Millennia. Volume 2*. Kyiv: Logos, 2001, pp. 368–375
- Bento, M., Gustafson, P., Viegas, W., and Silva, M., Genome merger: from sequence rearrangements in triticales to their elimination in wheat-rye addition lines, *Theor Appl Genet.*, 2010, vol. 121, no. 3, pp. 489–497. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1325-6>
- Campos, M., Gonzalo, M.J., Díaz, A., Picy, B., Gymez-Guillamyn, M.L., Monforte, A.J., and Esteras, C., A Novel introgression line library derived from a wild melon gives insights into the genetics of melon domestication, uncovering new genetic variability useful for breeding, *Int. J. Mol. Sci.*, 2023, vol. 24,

10099. <https://doi.org/10.3390/ijms241210099>
- Coombes, B., Fellers, J.P., Grewal, S., Rusholme-Pilcher, R., Hubbart-Edwards, S., Yang, C.Y., Joynson, R., King, I.P., King, J., and Hall, A., Whole-genome sequencing uncovers the structural and transcriptomic landscape of hexaploid wheat/*Amblyopyrum muticum* introgression lines, *Plant Biotechnol. J.*, 2023, vol. 21, no. 3, pp. 482–496. <https://doi.org/10.1111/pbi.13859>
- Fellers, J.P., Matthews, A., Fritz, A.K., Rouse, M.N., Grewal, S., Hubbart-Edwards, S., King, I.P., and King, J., Resistance to wheat rusts identified in wheat/*Amblyopyrum muticum* chromosome introgressions, *Crop Sci.*, 2020, vol. 60, no. 4, pp. 1957–1964. <https://doi.org/10.1002/csc.2.20120>
- Glantz, S.A., Primer of Biostatistics. Seventh Ed., The McGraw-Hill Companies, Medical, 2012, 327 p. <https://lib.zu.edu.pk/ebookdata/Biostatistics/Primer%20of%20Biostatistics-by%20Stanton%20A.%20Glantz.pdf>
- Grewal, S., Coombes, B., Joynson, R., Hall, A., Fellers, J., Yang, C.Y., Scholefield, D., Ashling, S., Isaac, P., King, I.P., and King, J., Chromosome-specific KASP markers for detecting *Amblyopyrum muticum* segments in wheat introgression lines, *The Plant Genome*, 2022, vol. 15, no. 1, e20193. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20193>
- Guwela, V.F., Maliro, M.F., Broadley, M.R., Hawkesford, M.J., Bokosi, J.M., Grewal, S., Coombes, B., Hall, A., Yang, C., Banda, M., Wilson, L., and King, J., The 4T and 7T introgressions from *Amblyopyrum muticum* and the 5A^u introgression from *Triticum urartu* increases grain zinc and iron concentrations in Malawian wheat backgrounds, *Front. Plant Sci.*, 2024, vol. 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1346046>
- Iefimenko, T.S., Antonyuk, M.Z., and Ternovska, T.K., Development of introgressive lines *Triticum aestivum*/*Aegilops mutica* resistant to powdery mildew by the method of chromosome mixing, *Disease Risk and Food Security. Proceedings of the 13th International Cereal Rust and Powdery Mildews Conference*. Istanbul, 28 Aug. – 1 Sep., 2012, pp. 154–155
- King, J., Grewal, S., Yang, C.Y., Hubbart, S., Scholefield, D., Ashling, S., Edwards, K.J., Allen, A. M., Burrige, A., Bloor, C., Davassi, A., da Silva, G.J., Chalmers, K., and King, I.P., A step change in the transfer of interspecific variation into wheat from *Amblyopyrum muticum*, *Plant Biotechnol. J.*, 2017, vol. 15, no. 2, pp. 217–226. <https://doi.org/10.1111/pbi.12606>
- King J, Grewal S, Yang C et al., The transfer of 98 % of the genome of *Aegilops mutica* into wheat (*Triticum aestivum*), 25 July 2025, PREPRINT (Version 1) available at Research Square, <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-6993755/v1>
- King J., Newell C., Grewal S., Hubbart-Edwards S., Yang, C.Y., Scholefield, D., Ashling, S., Stride, A., and King, I.P., Development of stable homozygous wheat/*Amblyopyrum muticum* (*Aegilops mutica*) introgression lines and their cytogenetic and molecular characterization, *Front. Plant Sci.*, 2019, vol. 10. DOI=10.3389/fpls.2019.00034 <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2019.00034>
- Love, R.M., Varietal differences in meiotic chromosome behavior of Brazilian wheats, *Agron. J.*, 1951, vol. 43, no. 2, pp. 72–76. <https://doi.org/10.2134/agronj1951.00021962004300020005x>
- Mestiri, I., Chague, V., Tanguy, A.-M., Huneau, C., Huteau, V., Belcram, H., Coriton, O., Chalhoub, B., and Jahier, J., Newly synthesized wheat allohexaploids display progenitor-dependent meiotic stability and aneuploidy but structural genomic additivity, *New Phytologist*, 2010, vol. 186, pp. 86–101. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03186.x>
- Methods of selection and evaluation of resistance of wheat and barley to diseases in the member countries of the CEU. Methodical recommendations. Prague, 1988
- Roy, S.C., and Shil, P., Comprehensive genetic diversity revealed in the pre-breeding RILs (*O. sativa* × *O. rufipogon*) with enhanced yield and pigmented grain quality, *Front Genet*, 2025. <https://doi.org/10.3389/fgene.2025.1659937>
- Sharma, H.C., and Baenziger, P.S., Production, morphology and cytogenetic analysis of *Elymus caninus* (*Agropyron caninum*) × *Triticum aestivum* F₁ hybrids and backcross derivatives, *Theor. Appl. Genet.*, 1986, vol. 71, pp. 750–756. <https://doi.org/10.1007/BF00263274>
- Singh Ram J., Practical Manual of Plant Cytogenetics, CRC Press, 2018, 320 p. https://www.researchgate.net/profile/Ram-Singh-35/publication/322143909_Practical_Manual_on_Plant_Cytogenetics/links/5a47975eaca272d2945f1e90/Practical-Manual-on-Plant-Cytogenetics.pdf
- Sybenga, J., The quantitative analysis of chromosome pairing and chiasma formation based on the relative frequencies of M1 configurations. I. Introduction: normal diploids, *Genetica*, 1965, vol. 36, no. 3, pp. 243–252. <https://doi.org/10.1007/BF01557156>
- Ternovska, T.K., Antonyuk, M., Shtefyuk, T.V., and Martynenko, V.S., Non-canonical inheritance of powdery mildew resistance in introgressive lines of common wheat, *Factors of experimental evolution of organisms. Collection of scientific papers*, Kyiv: Logos, 2017, vol. 21, pp. 41–46. <http://jnas.nbuv.gov.ua/article/UJRN-0000800026>

- Vdovichenko, Zh.V., Antonyuk, M.Z., and Ternovskaya, T.K., The effect of the gametocidal chromosome 4S¹ on the ratio of phenotypic cleavage in the genetic analysis of soft wheat, *Tsitol. Genet.*, 2003, vol. 37, no. 5, pp. 49–56. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14650327/>
- Vdovychenko, Zh.V., Antonyuk, M.Z., and Ternovskaya T.K., Genetic analysis of the *T. aestivum*/*Ae. sharonensis* introgressive lines of common wheat for resistance to powdery mildew, *Tsitol. Genet.*, 2005, vol. 39, no. 3, pp. 67–74. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16250248/>
- Waninge, J., A modified method of counting chromosomes in root tip cells of wheat, *Euphytica*, 1965, vol. 14, no. 3, pp. 249–250. <https://doi.org/10.1007/BF00149508>
- Zhang, B., Ma, L., Wu, B., Xing, Y., and Qiu, X., Introgression lines: valuable resources for functional genomics research and breeding in rice (*Oryza sativa* L.), *Front. Plant Sci.*, 2022, 13:863789. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.863789>
- Zhang, H., Bian, Y., Gou, X., Zhu, B., Xu, C., Qi, B., Li, N., Rustgi, S., Zhou, H., Han, F., Jiang, J., von Wettstein, D., and Liu, B., Persistent whole-chromosome aneuploidy is generally associated with nascent allohexaploid wheat, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2013, vol. 110, pp. 3447–3452. <https://doi.org/10.1073/pnas.1300153110>
- Zhirov, E.G., Investigation on wheat cytogenetics at Krasnodar Lukyanenko Research Institute of Agriculture, *EWAC Newsletter. Plant Breeding Inst; Cambridge*, 1986, pp. 48–52
- Zhirov, E.G., Bessarab, K.S., and Gubanov, M.A., Genetic study of partial desynapsis in common wheat, *Genetics*, 1973; vol. IX, no. 1, pp. 18–29
- Zhirov, E.G., and Ternovskaya, T.K., Genomic engineering in wheat. *Bulletin of Agricultural Sciences*, 1984, no. 1, pp. 58–66

Надійшла в редакцію 20.08.2025
Після доопрацювання 13.09.2025
Прийнята до друку 18.01.2026