

✓
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

with my compliments
R. Schlegel

Schlegel, R.
(1977)

M. F. Aldman

ГЕНЕТИКА

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА · 1978

УДК 576.354.46 : 633.1

КОНЬЮГАЦИЯ ХРОМОСОМ В ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ ДОПОЛНЕННЫХ ЛИНИЯХ

Р. ШЛЕГЕЛЬ

*Университет имени Мартина Лютера, кафедра селекции,
Галле-Виттенберг, Германская Демократическая Республика*

ВВЕДЕНИЕ

Попытки анализа конъюгации отдельных хромосом ржи предпринимались неоднократно. Но они не имели успеха вследствие отсутствия совершенной методики идентификации хромосом. Некоторые данные удалось получить при исследовании различных анеуплоидных материалов [1—6]. Оказалось, что конъюгация хромосом в мультивалентных ассоциациях не случайна, а происходит под влиянием генетически контролируемых механизмов и зависит от морфологии хромосом [7—9]. Однако не было установлено, какое влияние на конъюгацию оказывает искусственно измененная доза генов. Невозможно было исследовать конъюгацию отдельных дисомных хромосом ржи. Такая возможность появилась с разработкой методики дифференциальной окраски хромосом [10—14]. Кроме того, нами были взяты линии пшеницы с добавленными хромосомами ржи.

В работе была исследована конъюгация отдельных пар как целых, так и дителоцентрических хромосом ржи и влияние их на конъюгацию хромосом пшеницы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы дополненные серии из комбинации сорта пшеницы Голдфаст и сорта ржи Кинг II (Голдфаст — Кинг II), а также сорта пшеницы Чайниз-Спринг и сорта ржи Империял (Чайниз-Спринг — Империял), любезно предоставленные нам доктором Р. Райли (Англия) и доктором Е. Р. Сирсом (США). Метод дифференциальной окраски позволил идентифицировать данные линии [15]. Надо сказать, что они были сопоставимы между собой только косвенно. Во-первых, линии данных дополненных серий названы по различным номенклатурам, а во-вторых, хромосомы ржи в них различаются по морфологии и расположению гетерохроматина. В некоторых случаях наблюдаются отклонения от стандартной кариограммы [10, 16] (рис. 1). Как показали Синг и Робелен [17], а также наши данные, хромосомы ржи линий III, VI, VII серии Голдфаст — Кинг II отличаются от хромосом диплоидной ржи. Короткие плечи хромосом III и VI характеризуются делецией, о чем говорит отсутствие терминальных гетерохроматиновых полосок. Центромерная полоска на хромосоме III, вероятно, вызвана транслокацией, так как такой полоски в диплоидном наборе сорта ржи Кинг II не имеется. Теломерный район длинного плеча хромосомы VII кажется также исчезнувшим [18].

Кроме того, была исследована спонтанная пшенично-ржаная замещенная линия 1P(1B) (ВИК1507/46994, Ленинград). Для анализа от

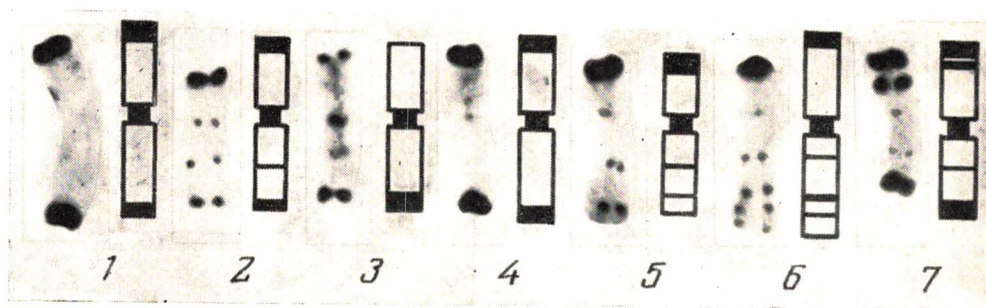


Рис. 1. Кариограмма диплоидной ржи (сорт Данае) (по Шлегелю и Фридриху [10]):
1—7 — хромосомы

каждого растения было взято по 4 зерна с правильным кариотипом ($2n=44$ и $2n=42+2T$). Весь материал, включая и родительские сорта, выращивали в одинаковых условиях в открытом поле.

Спустя 1—3 дня после фиксации материал окрашивали красителем Гимза. Для этого после 15-минутной обработки дистиллированной водой проводили 4-минутный гидролиз 0,2 М HCl при 60°C . После этого готовили временные давленные препараты в 45%-ной уксусной кислоте. Затем покровные стекла удаляли при помощи сухого льда. Стекла высушивали в течение 15 мин на воздухе и проводили гидролиз в насыщенном растворе $\text{Ba}(\text{OH})_2$ при 60°C 5 мин. После 15-минутного промывания дистиллированной водой препарат помещали в 2SSC-буферный раствор (pH 7,0) при 60°C . Затем после 15-минутной промывки водой препарат помещали в смесь, состоящую из 1 части гимза-раствора (Гимза — Гольборн — Оригинал, ФЕБ Медицинхеми, Лейпциг) и 25 частей зерен-вен-буферного раствора (pH 6,8).

Перед исследованием мейоза хромосомы каждой дополненной линии были идентифицированы и охарактеризованы в митозе. Техника окраски хромосом в митозе такая же, как и в мейозе. Но перед гидролизом требуется 3-часовая обработка кончиков корешков 5%-ной целлюлозно-пектиновой смесью для мацерации тканей.

От каждого растения анализировали 50 материнских клеток пыльцы (МКП) в М1.

Результаты обработаны статистически.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

От имеющихся пшенично-ржаных дополненных линий брали 2—4 растения с соответствующим количеством хромосом и оценивали 25 МКП на растение. Одновременно с изучением конъюгации хромосом пшеницы анализировали отдельно различные хромосомы и телесомы ржи. Подсчитывали частоту унивалентов, открытых и закрытых бивалентов. При изучении открытых бивалентов установлено, что хромосомы в биваленте могут соединяться как в районах, свободных от гетерохроматина или с незначительным содержанием его, так и в районах, богатых гетерохроматином. В результате изучения конъюгации не установлено различий между отдельными растениями, поэтому в таблицах приведены средние данные для линий. В табл. 1 приведены результаты анализа линии Голдфас — Кинг II. Хромосомы сорта Голдфас показывают сравнительно устойчивую конъюгацию. При рассмотрении сорта Чайниз-Спринг оказалось, что униваленты возникают редко, но открытые биваленты встреча-

Таблица 1

Конъюгация пшеничных и ржаных хромосом в пшенично-ржаных дополненных линиях из комбинации Голдфаст — Кинг II

Линия	Исследовано		Среднее число конфигураций МКП					
	расте- ний	МКП	хромосомы пшеницы			хромосомы ржи		
			унива- ленты	биваленты		унива- ленты	биваленты	
				закрытый	открытый		закрытый	открытый
I	4	100	0,10	20,05	0,90	0,28	0,14	0,71
I ¹	4	100	0,08	20,52	0,44	0,10	0	0,95
I ^s	2	50	0,12	18,54	2,40	1,36	0	0,32
II	4	100	0	19,85	1,15	0	0,26	0,74
II ¹	2	50	0,08	19,54	1,42	0,40	0	0,78
II ^s	2	50	0,24	17,94	2,94	1,80	0	0,10
III	2	50	0	19,72	1,28	0,12	0,70	0,24
IV	4	100	0,12	19,68	1,26	0,06	0,61	0,36
IV ¹	2	50	0,04	19,68	1,28	0,32	0	0,84
IV ^s	2	50	0,08	19,80	1,16	0,64	0	0,68
V	2	50	0,04	19,54	1,44	0,28	0,56	0,30
V ¹	2	50	0,08	20,08	0,88	0,08	0	0,98
V ^s	2	50	0,08	19,56	1,40	0,44	0	0,78
VI	4	100	0,68	18,29	2,37	0,14	0,45	0,48
VII	2	50	0,04	18,52	2,46	0	0,33	0,68
VII ¹	2	50	0,12	19,24	1,70	0,52	0	0,74
Голдфаст	4	100	0,04	20,54	0,44	—	—	—
Кинг II	4	100	—	—	—	0,26	5,64	1,23

Таблица 2

Конъюгация пшеничных и ржаных хромосом в пшенично-ржаных дополненных линиях из комбинации Чайниз-Спринг — Империял

Линия	Исследовано		Среднее число конфигураций (МКП)					
	расте- ний	МКП	хромосомы пшеницы			хромосомы ржи		
			унива- ленты	биваленты		унива- ленты	биваленты	
				закрытый	открытый		закрытый	открытый
1	2	50	0,12	19,16	1,78	0,08	0,64	0,32
2	2	50	0	20,26	0,74	0	0,74	0,26
3	2	50	0,32	19,78	1,06	0,08	0,78	0,18
4	2	50	0,08	19,46	1,50	0	0,98	0,02
5	2	50	0,12	20,22	0,72	0	0,78	0,22
6	2	50	0,16	20,26	0,66	0,04	0,30	0,68
7	2	50	0	19,86	1,14	0	0,52	0,48
Чайниз-Спринг	2	50	0	19,54	1,46	—	—	—
Империял	2	50	—	—	—	0,04	6,20	0,78

ются довольно часто. В линиях Голдфаст — Кинг II частота открытых бивалентов и унивалентов в геноме пшеницы по сравнению с контрольными данными (пшеница Голдфаст) увеличена. Так, частота унивалентов в линии VI—0,68₁/МКП, а в телосомной линии II по короткому плечу хромосомы II—0,24₁/МКП. У пшеницы Голдфаст—0,04₁/МКП. Кроме того, у всех линий, за исключением I, I¹, V¹, повышено число открытых бивалентов.

В серии Чайниз-Спринг — Империял отмечена высокая гомогенность частоты унивалентов пшеничных хромосом, но имеются отклонения по

частоте открытых бивалентов по сравнению с сортом Чайниз-Спринг. Так, у линий II, V, VI число открытых бивалентов меньше, чем у сорта (табл. 2).

Одновременно с анализом хромосом пшеницы была исследована конъюгация хромосом ржи. Две гомологичные хромосомы ржи представлены в М1 или как два унивалента, или как бивалент (открытый или закрытый). Частота закрытых бивалентов варьирует от 0 до 0,70_{II}/МКП. Открытые биваленты встречаются намного чаще (24–74% МКП). Статистический анализ показывает, что отдельные дополненные линии различаются между собой по частоте открытых бивалентов (табл. 3).

В линиях I, II и VII чаще, чем в других, присутствуют открытые биваленты (0,71, 0,74 и 0,68_{II} откр./МКП соответственно). В этих линиях преимущественно соединяются плечи с незначительным содержанием гетерохроматина (табл. 4). Между числом открытых бивалентов и числом унивалентов не найдено зависимости. Частота унивалентов/МКП варьировала между семью линиями от 0 до 0,28_I/МКП (см. табл. 1). Иначе говоря, в 0–15% материнских клеток пыльцы хромосомы ржи находятся в унивалентном состоянии. После проверки различий частот унивалентов/МКП по Т-критерию выявились следующие различия между линиями (табл. 5).

На основании имеющихся данных были высчитаны средние частоты унивалентов и бивалентов на материнскую клетку пыльцы для дополненной линии и для сорта ржи Кинг II. Так, среднее число конфигураций на клетку — 0,80_I + 3,05_{II} закр + 3,51_{II} откр на МКП для Голдфаст — Кинг II и 0,26_I + 5,64_{II} закр + 1,23_{II} откр для ржи Кинг II.

Так как наряду с дополненными линиями исследовались и дителоцентрические линии по хромосомам I, II, IV, V и VII, можно было изучить конъюгацию отдельных плечей хромосом. Кроме того, был проведен анализ конъюгации хромосом пшеницы в присутствии телоцентрических хромосом ржи. Из табл. 1 видно, что образование унивалентов хромосомами пшеницы изменилось незначительно. Но частота открытых бивалентов по сравнению с контролем в присутствии одного плеча хромосомы ржи существенно меняется. Длинное плечо хромосомы I (I^l) вызывает уменьшение, а короткое плечо (I^s) — увеличение количества открытых бивалентов в МКП. Телосома II^l не влияет, а II^s вызывает увеличение числа открытых бивалентов. Телосомы IV^l и IV^s, как и вся хромосома IV, не влияют на конъюгацию хромосом пшеницы. Никакого эффекта не вызывает и присутствие телосом V^l и V^s. Телосома VI^l вызывает уменьшение частоты открытых бивалентов по сравнению с целой хромосомой. На основании этих данных можно сделать вывод, что короткие плечи хромосом I и II (I^s и II^s) влияют на конъюгацию хромосом пшеницы. Конъюгация телосом ржи по сравнению с конъюгацией целых хромосом ржи также изменена. Отчетливо видно, что гомологичные пары телосом I^s, II^s, IV^s, V^s чаще всего не конъюгируют и остаются унивалентами (рис. 2). Таким образом, короткие плечи хромосом ржи чаще всего не конъюгируют, а длинные плечи соединяются исключительно в продольном направлении. Это значит, что имеется хиазма, которая не терминализуется (рис. 3). Конъюгация вблизи центромеры не установлена.

Конъюгацию хромосом пшеницы в пшенично-ржаной дополненной линии Чайниз-Спринг — Империял исследовали только в присутствии целых хромосом ржи (см. табл. 2). Влияние отдельных плечей хромосом ржи не анализировалось. Конъюгация хромосом пшеницы в М1 соответствует приблизительно конъюгации в серии Голдфаст — Кинг II. Частота унивалентов хромосом пшеницы в дополненных линиях изменилась незначительно и по сравнению с сортом Чайниз-Спринг. По частоте открытых бивалентов имеются большие различия, причем линии 2, 5, 6 имеют меньше

Таблица 3

Т-таблица для определения различий в частотах открытых бивалентов хромосом ржи в дополненной серии Голдфаст — Кинг II

Допол- ненная линия	Дополненная линия					
	I	II	III	IV	V	VI
II	0,03	—				
III	0,47 **	0,50 **	—			
IV	0,35 **	0,38 **	0,12	—		
V	0,41 **	0,44 **	0,06	0,06	—	
VI	0,23 **	0,26 **	0,24 **	0,12	0,18	—
VII	0,30	0,06	0,44 **	0,32 **	0,38 **	0,20

** $\alpha=1\%$.

Таблица 4

Способ ассоциаций открытого бивалента ржаных хромосом в пшенично-ржаных дополненных линиях из комбинаций Голдфаст — Кинг II и Чайнииз-Спринг — Империял

Дополненная линия	Способ ассоциа- ций открытого бивалента (%) **		Дополненная линия	Способ ассоциа- ций открытого бивалента (%) **	
	A	B		A	B
Голдфаст — Кинг II: I	93	7	Чайнииз-Спринг — Империял: 1 *	—	—
II	100	0	2	54	46
III	100	0	3	50	50
IV	83	17	4	100	0
V *	—	—	5	100	0
VI	78	22	6	97	3
VII	94	6	7	87	13

* Эти хромосомы не могли быть проанализированы, так как различия обеих терминальных гетерохроматиновых полосок были слабо заметны.

** А — районы, свободные от гетерохроматина или с незначительным содержанием его; В — районы, богатые гетерохроматином.

Таблица 5

Т-таблица для определения различий в частотах униввалентов хромосом ржи в дополненной серии Голдфаст — Кинг II

Допол- ненная линия	Дополненная линия					
	I	II	III	IV	V	VI
II	0,28 **	—				
III	0,16	0,12	—			
IV	0,22 **	0,06	0,06	—		
V	0	0,28 **	0,16	0,22	—	
VI	0,14	0,14	0,02	0,08	0,14	
VII	0,28 **	0	0,12	0,06	0,28 **	0,14

** $\alpha=1\%$.

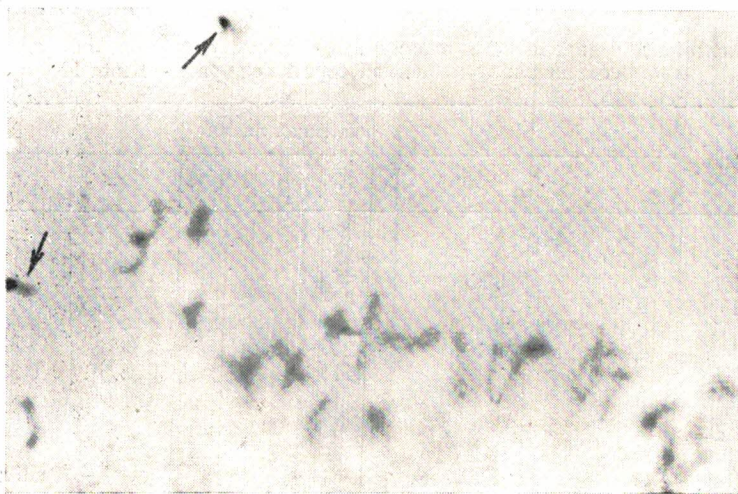


Рис. 2. Конфигурация в МI (2I_{ржи}+20I_{пшеницы}+2I_{тело-ржи}) у дополненной линии II.
Объяснения см. текст

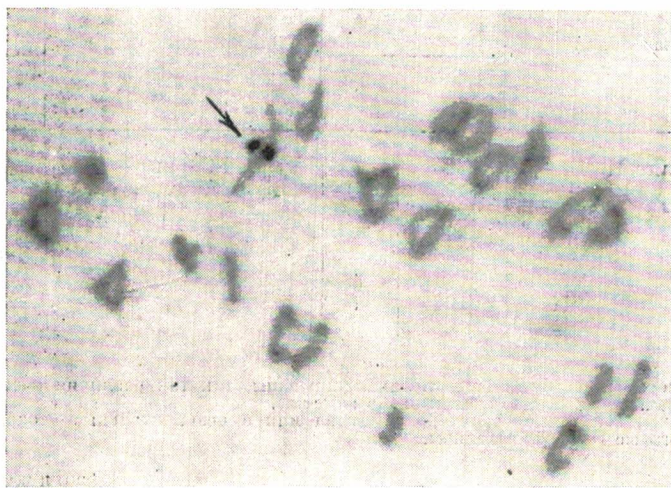


Рис. 3. Конфигурация в МI (24I_{пшеницы}+4I_{тело-ржи}) у дополненной линии V.
Объяснения см. текст

открытых бивалентов/МКП, чем пшеница Чайниз-Спринг. Меньше унивалентов образуют и добавленные хромосомы ржи по сравнению с серией Голдфаст — Кинг II. Между линиями нет статистических различий по частоте унивалентов ржанных хромосом. Различия по частоте открытых бивалентов хромосом ржи в данной серии приведены в табл. 6. Хромосомы ржи в дополненных линиях 6 и 7 представлены часто как открытые биваленты (68 и 48% МКП соответственно). Хромосомы ржи в линии 4 образуют чаще всего закрытый бивалент. В открытых бивалентах в подавляющем большинстве случаев соединяются плечи с низким содержанием гетерохроматина. Среднее число конфигураций на клетку у дополненной серии

Таблица 6

Т-таблица определения частоты открытых бивалентов ржаных хромосом в серии Чайниз-Спринг — Империял

Дополненная линия	Дополненная линия					
	1	2	3	4	5	6
2	0,06	—	—	—	—	—
3	0,14	0,08	—	—	—	—
4	0,30 **	0,24 **	0,16	—	—	—
5	0,10	0,04	0,04	0,20	—	—
6	0,36 **	0,42 **	0,50 **	0,66 **	0,46 **	—
7	0,16	0,22 **	0,30 **	0,46 **	0,26 **	0,20

** $\alpha=1\%$.

Таблица 7

Конъюгация в спонтанной IP (IB) пшенично-ржаной замещенной линии ВИК 1507/46994

Исследовано		Среднее число конфигураций в MI					
растений	МКП	хромосомы пшеницы			хромосомы ржи		
		униваленты	биваленты		униваленты	биваленты	
			закрытый	открытый		закрытый	открытый
2	50	0,28	19,54	1,32	0,12	0,70	0,24

Чайниз-Спринг — Империял выражается формулой — $0,20_{I} + 4,74_{II \text{ закp}} + 2,16_{II \text{ откр}}$. Сопоставление с соответствующими результатами сорта ржи Империял показывает, как и в серии Голдфаст — Кинг II, высокую конъюгационную лабильность хромосом ржи при добавлении их к геному пшеницы.

Как известно, замещение хромосом пшеницы отдельными хромосомами ржи, так же как и добавление хромосом ржи, может привести к неустойчивой конъюгации. В данной работе исследовалась конъюгация в спонтанно возникшей пшенично-ржаной замещенной линии IP (IB). В данном случае хромосома пшеницы IB была замещена спутничной хромосомой ржи (рис. 4). Эта спутничная хромосома видна в дополненных линиях у Голдфаст — Кинг II и Чайниз-Спринг — Империял. Таким образом, имелась возможность анализа этой спутничной хромосомы в состоянии присоединения и замещения. Сравнение показывает, что не наблюдается различий в поведении данной хромосомы между замещенной и дополненной линиями (см. табл. 1, 2, 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Благодаря применению метода дифференциальной окраски оказалось возможным проанализировать конъюгацию хромосом в пшенично-ржаных дополненных и замещенной линиях. Установлено, что присутствие хромосом ржи влияет на конъюгацию хромосом пшеницы. Особо сильное влияние на частоту унивалентов и открытых бивалентов пшеничных хромосом оказывают целые хромосомы ржи, а также телосомы VI и II сорта Кинг II. Такое же влияние оказывает хромосома 3 ржи сорта Империял. Эта хромосома вызывает повышение доли унивалентов хромосом пшеницы сорта Чайниз-Спринг. Различия в конъюгации у пшенично-ржаных дополненных

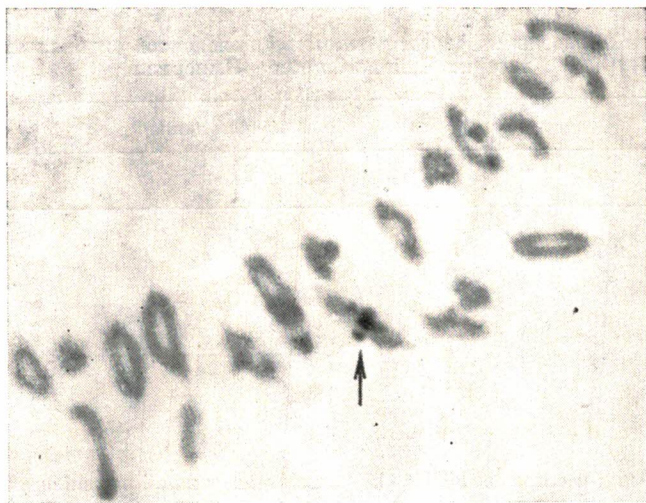


Рис. 4. Конфигурация в МІ (20_{пшеницы} + 1_{ржи}) у замещенной линии ВИК1507/46994.

Объяснения см. текст

линий описывались уже и другими авторами [19, 20]. Но во всех прежних исследованиях была установлена только общая частота унивентов/МКП, поскольку невозможно было провести отдельный анализ хромосом ржи и пшеницы. Кроме того, не имеется комплексных исследований одновременно всех семи дополненных линий.

Как мы показали, степень конъюгации отдельных хромосом ржи в дополненных линиях меньше, чем в соответствующих сортах ржи, т. е. хромосомы ржи в дополненных линиях часто образуют унивенты или открытые биваленты и значительно реже закрытые биваленты. Известно, что возрастание гомозиготности диплоидной ржи приводит к снижению частоты хиазм, однако неясно, является ли это причиной частичного асимпнуса хромосом ржи в дополненных линиях [6, 21–24]. Однако степень инбридинга добавленной пары хромосом нельзя оставить без внимания. В процессе получения дополненных линий происходит гомозиготизация хромосом ржи, и этим они отличаются от хромосом донорских сортов ржи Империял и Кинг II. Поэтому можно только частично сравнивать конъюгацию пары хромосом ржи в дополненной линии с конъюгацией этой же пары в исходном сорте. Снижение конъюгации выражается в том, что добавленная пара хромосом чаще всего представлена открытым бивалентом, а не унивентами. Однако хромосомы I и V в линиях Голдфаст — Кинг II часто не конъюгируют. Различий в конъюгации хромосом в линиях серии Чайниз-Спринг — Империял найти не удалось. Хромосомы ржи в этих линиях конъюгируют более стабильно, чем хромосомы ржи в серии Голдфаст — Кинг II (сравни табл. 1 и 2). Интересно, что хромосомы ржи I, II, VII серии Голдфаст — Кинг II и хромосома 6 ржи серии Чайниз-Спринг — Империял особенно склонны к образованию открытых бивалентов. К подобным выводам уже пришел Ли с соавторами [19]. За исключением хромосомы VII, это хромосомы ржи с субтерминальным положением центромеры и только одной ярко выраженной теломерной гетерохроматиновой полоской на коротком плече. По номенклатуре Генена [16], это хромосомы 5 и 6, так как полосчатый узор сходится с узором сорта ржи Данае. Названные хромосомы ассоциируют исключительно длинными плечами с

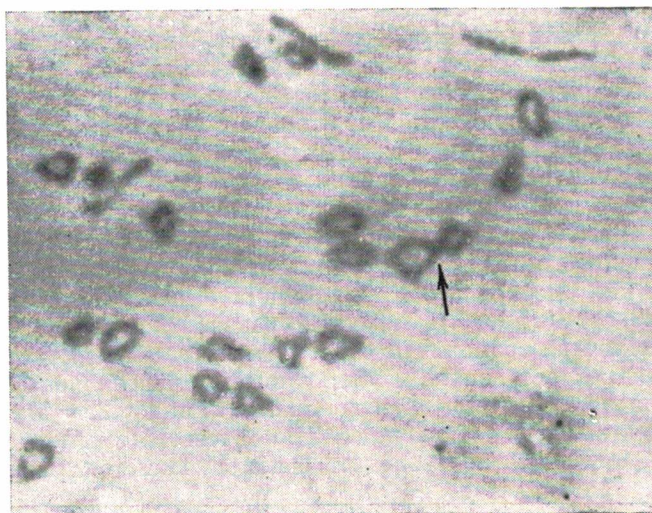


Рис. 5. Конфигурация в МI ($20_{\text{пшеницы}} + 1_{\text{ржи}}$) одного растения из дополненной линии II.

Объяснения см. текст

незначительным содержанием гетерохроматина. Телосомы по коротким плечам хромосом I и II представлены в подавляющем большинстве случаев унивалентами (в 68% и в 90% МКП). Это значит, что они конъюгируют очень редко, в то время как длинные плечи хромосом I, II, VII соединяются при конъюгации чаще. Это относится и к другим телосомам. Короткие плечи хромосом с темноокрашенными гетерохроматиновыми полосками во всех случаях имеют тенденцию остаться в унивалентном состоянии.

Пока не выяснено, что является основной причиной этого: длина плеча или наибольшая концентрация гетерохроматина. Так как хромосомы диплоидной ржи, не дающие существенного десинапсиса, и хромосомы в состоянии присоединения должны быть структурно идентичны (по крайней мере хромосомы I, II и 6), можно предположить, что такое влияние оказывает гетерохроматин. Во-первых, известно, что на конъюгацию хромосом диплоидной ржи в профазе требуется намного больше времени, чем на конъюгацию хромосом пшеницы. По Беннетту и Смигу [25], на конъюгацию хромосом пшеницы (сорт Чайнииз-Спринг) с лептотены до диакинеза требуется 17 ч, а на конъюгацию хромосом ржи (сорт Петкузер) — 41 ч. Пшенично-ржаные гибриды по времени протекания мейоза приближаются к пшенице (Чайнииз-Спринг — Кинг II $8x - 14$, 25 ч; Чайнииз-Спринг — Петкузер $8x - 15$, 50 ч). Это значит, что хромосомы ржи в дополненных линиях должны конъюгировать в профазе быстрее, чем в собственном кариотипе. Во-вторых, известно, что теломерные районы хромосом, богатые гетерохроматином позднее реплицируются [26, 27]. Кроме того, исследования Сибенга [28] указывают на то, что гомологичная конъюгация хромосом начинается с концов, в так называемых зигомерах. Принимая во внимание эти сведения, можно, соглашаясь с Томасом и Кальтцикисом [29], а также Шлегелем и Либельтом [30, 31], предположить, что поздняя репликация в теломерных районах влияет на начало и протекание конъюгации. Совпадение момента репликации в теломерах с конъюгацией в профазе может быть причиной асинапсиса некоторых хромосом, а также плеч.

Вероятно, различная степень асинописиса некоторых хромосом может быть вызвана различием в содержании гетерохроматина или различной длительностью конъюгации в профазе. Сравнительно большая доля неконъюгирующих или слабо конъюгирующих хромосом как пшеницы, так и ржи является, очевидно, одной из основных причин восторонне описанной неустойчивости пшенично-ржаных дополненных линий [17–20]. Особенно часты соматические изменения в структуре кариотипа. Например, в одной линии с помощью метода окраски по Фельгену было обнаружено 44 хромосомы, и она считалась дополненной линией по хромосоме III ржи. Однако с помощью метода дифференциальной окраски было показано, что в данном случае имела место тетросомия, т. е. в MI во многих МКП наблюдались $20_{II}+1_{IV}$ (рис. 5). Так как с разработкой метода дифференциальной окраски стал возможным структурный анализ хромосом (делеция, транслокация), встает вопрос, достаточно ли определение только соматического числа хромосом для идентификации линий с $2n=44$ и $2n=42+2T$ как пшенично-ржаные добавления. Скорее всего, идентификацию дополненных линий необходимо проводить с помощью метода дифференциальной окраски.

ВЫВОДЫ

Исследована конъюгация отдельных хромосом ржи в пшенично-ржаных дополненных и в одной замещенной линиях с помощью метода дифференциальной окраски. Установлено, что хромосомы ржи в зависимости от кариотипа пшеницы склонны к образованию унивалентов, открытых или закрытых бивалентов.

Существует взаимосвязь между содержанием гетерохроматина в определенных районах хромосом и конъюгацией.

Таблиц — 7, иллюстраций — 5, библиография — 30 назв.

Поступила в редакцию
4 апреля 1977 г.

Литература

1. J. Balkandschiewa, D. Mettin. Morphologie und Zytologie der primären Trisomie der Winterroggensorte «Danae». Arch. Züchtungsforsch., Bd 4, 19, 1974.
2. M. Kamanoi, B. C. Jenkins. 1963. Trisomics in common rye, *Secale cereale* L. Wheat Inform. Serv., № 15/16, 40, 1963.
3. J. Sybenga. The quantitative analysis of chromosome pairing and chiasma formation based on the relative frequencies of MI configurations. VI. Primary trisomics. Genetica, v. 36, 339, 1965.
4. J. Sybenga. The quantitative analysis of chromosome pairing and chiasma formation based on the relative frequencies of MI configurations. III. Telocentric trisomics. Genetica, v. 36, 351, 1965.
5. J. Sybenga. The quantitative analysis of chromosome pairing and chiasma formation based on the relative frequencies of MI configurations. V. Interchange trisomics. Genetica, v. 37, 481, 1966.
6. J. Sybenga, H. J. Wilms, A. D. Mulder. Genetic length and interference in telo-substituted interchange heterozygotes of rye. Chromosoma, v. 42, 95, 1973.
7. R. Schlegel, D. Mettin. Untersuchungen an Valenzkreuzungen beim Roggen (*Secale cereale* L.). IV. Über die Beziehungen zwischen Meioseverhalten und Fertilität bei halbmeiotisch entstandenen tetraploiden Bastarden. Biol. Zbl., Bd. 94, 295, 1975.
8. R. Schlegel, D. Mettin. Untersuchungen zur intra- und interindividuellen Variabilität der Chromosomenpaarung bei di- und tetraploidem Roggen aus Populationen. I. Intraindividuelle Variabilität. Biol. Zbl., Bd 94, 539, 1975.
9. R. Schlegel, D. Mettin. Untersuchungen zur intra- und interindividuellen Variabilität der Chromosomenpaarung bei di- und tetraploidem Roggen aus Populationen. II. Interindividuelle Variabilität. Biol. Zbl., Bd 94, 703, 1975.
10. R. Schlegel, I. Friedrich. Erste Untersuchungen zum meiotischen Paarungsverhalten Giemsa-markierter Chromosomen des diploiden Roggens (*Secale cereale* L.). Biol. Zbl., Bd. 13, 300, 1975.

11. R. Schlegel, P. Döbel, W.-D. Blüthner. Das Giemsa-Bandenmuster mitotischer und meiotischer Chromosomen. Biol. Zbl., Bd 94, 87, 1975.
12. А. И. Шапова. Дифференциальная окраска хромосом ржи и пшенично-ржаного Цитология, т. 16, 370, 1974.
13. А. И. Шапова. Дифференциальная окраска хромосом ржи и пшенично-ржаного амфидиплоида. Изв. СО АН СССР, сер. биол., т. 10, 134, 1974.
14. И. А. Тихонович. Полиморфизм хромосом инбредных линий и сортов популяций ржи (*Secale cereale*). Докл. АН СССР, т. 224, № 4, 944, 1975.
15. D. Mettin, R. Schlegel, W.-D. Blüthner, M. Weinrich. Giemsa-Banding von M_1 -Chromosomen bei Weizen-Roggen-Bastarden. Biol. Zbl., Bd 95, 35, 1976.
16. W. K. Heneen. Chromosome morphology in inbred rye. 1962.
17. R. J. Singh, G. Röbbelen. Giemsa Banding technique reveals deletions within rye chromosomes in addition lines. Z. Pflanzenzüchtg., Bd 76, 11, 1976.
18. N. L. Darvey, J. P. Gustafson. Identification of rye chromosomes in wheat-rye addition lines and Triticale by heterochromatin bands. Crop. Sci., v. 15, 239, 1975.
19. Y. H. Lee, E. N. Larter, L. E. Evans. Meiotic behaviour of wheat-rye addition and substitution lines. Crop Sci., v. 10, 144, 1970.
20. R. Riley. The meiotic behaviour, fertility and stability of wheat-rye chromosome addition lines. Heredity, v. 14, 89, 1960.
21. A. Müntzing. Studies on the properties and the ways of production of wheat-rye amphidiploids. Hereditas, v. 25, 387, 1939.
22. I. G. O'Mara. The substitution of a specific *Secale cereale* chromosome for a specific *Triticum vulgare* chromosome. Genetics, v. 32, 99, 1947.
23. R. Riley, T. E. Miller. Meiotic chromosome pairing in Triticale. Nature, v. 227, 82, 1970.
24. E. R. Sears. The systematics, cytology and genetics of wheat. In: H. Kappert und W. Rudolf. Handbuch der Pflanzenzüchtung, Bd 2, Berlin, Hamburg, P. Parey Verl., 1959, S. 164.
25. M. D. Bennett, J. B. Smith. Genotypic, nucleotypic and environmental effects on meiotic time in wheat. Proc. 4th Internat. Wheat Genetic Sympos., Columbia, 1973, p. 637.
26. U. Ayonoadu, H. Rees. DNA synthesis in chromosomes. Heredity, v. 30, 233, 1973.
27. A. Lima de Faria, H. Jaworska. The relation between chromosome size gradient and sequence of DNA replication in rye. Hereditas, v. 70, 39, 1972.
28. J. Sybenga. The zygomere as hypothetical unit of chromosome pairing initiation. Genetica, v. 37, 186, 1966.
29. J. B. Thomas, P. J. Kalsikes. A possible effect of heterochromatin on chromosome pairing. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., v. 74, 2787, 1974.
30. R. Schlegel, H. Liebelt. Untersuchungen zum meiotischen Paarungsverhalten Giemsa-gefärbter Chromosomen des autotetraploiden Roggens (*Secale cereale* L.). Biol. Zbl., Bd 94, 87, 1976.
31. R. Schlegel. Untersuchungen zum chromosomal Paarungsverhalten beim hexa- und oktoploiden Triticale mit Hilfe der Giemsa-Technik. Arch. Züchtungsforsch., Berlin, Bd 8, 1, 1978.

PAIRING BEHAVIOR OF CHROMOSOMES IN WHEAT-RYE ADDITION LINES

R. SCHLEGEL

Martin-Luther-University, Department of Plant Breeding,
Halle-Wittenberg, DDR

Summary

By the Giemsa banding technique it has been possible to identify the particular rye chromosomes in Holdfast - King II and Chinese Spring - Imperial addition lines at mitosis and meiosis. Generally, the extent of complete bivalent formation of the chromosomes was much lower than in the parental rye varieties. The modification of the pairing behavior of the wheat chromosomes could be attributed to the added rye chromosomes. A specific pairing behaviour was found for some of the rye chromosomes in several addition lines depending on the different background of the wheats. The partial pairing failure seems to be related to the presence of larger heterochromatic regions in some of the rye chromosomes. Telocentrics from short arms having marked by terminal Giemsa bands tend to a high univalent frequency. The relations between the amount and distribution of heterochromatin and the pairing process are discussed. Considering the shorter duration of meiosis in the additions it is to be supposed that the late DNA replication at the terminal segments of rye chromosomes has an influence on homologous pairing during prophase, particularly as the regions of pairing initiation in rye are localized near the telomeres.

ГЕНЕТИКА
Том XIV, № 8, 1978
Август

УДК 633.14+576.356.5+576.354.4
ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ
ФОРМ ОЗИМОЙ РЖИ
МЕИОЗА

гадий
лиро-
тра-До-
м анали-
ке других
ку — озер-
уровня на-
обна для про-

отов Омка,
как ди-
аплоид-
ин из
енные
ии
ы