

ОСОБЛИВОСТІ ПЕРЕДАЧІ МАРКЕРІВ ХРОМОСОМИ 1U *AEGILOPS BIUNCIALIS* VIS. У ГІБРИДІВ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ

Дикий родич пшениці *Aegilops biuncialis* Vis. може бути джерелом нових алелів запасних білків для збагачення генофонду пшениці м'якої. Ми створили матеріал пшениці від міжвидових схрещень пшениці м'якої з кримськими зразками *Ae. biuncialis* через пряме схрещення та беккросування пшеницею. З використанням запасних білків як генетичних маркерів відібрано лінії з інтрогресіями хромосоми 1U. Метою роботи було дослідження передачі маркерів хромосоми 1U у гібрида від схрещення сорту пшениці м'якої Безоста 1 з лінією-носієм хромосоми 1U. Аналізували зерна F_2 від схрещення сорту пшениці Безоста 1 з лінією NVG41, що несе хромосому 1U від *Ae. biuncialis*. Маркерами пліч хромосоми 1U слугували запасні білки, кодовані *Gli-U1* і *Glu-U1*. Гліадини аналізували електрофорезом у кислому середовищі в поліакриламідному гелі за методикою Козуб Н. О. та ін. (Kozub et al. (2009)). Електрофорез загального білка зерна, зокрема високомолекулярних субодиниць глютенінів, проводили за методикою Laemmli (1970). Серед проаналізованих зерен F_2 ідентифіковано чотири класи генотипів за маркерами *Gli-U1* і *Glu-U1*: 1) з цілою хромосомою 1U, 2) лише з плечем 1UL, 3) лише з плечем 1US, 4) без хромосоми 1U. У гібрида F_1 NVG41 × Безоста 1 хромосома 1U від *Ae. biuncialis* передавалась із децю підвищеною частотою (за маркером *Glu-U1* та за одночасною присутністю маркерів *Gli-U1* і *Glu-U1*). Частота розділення пліч хромосоми 1U (унівалента) у гібрида F_1 становила близько 9%. При цьому формувалось значно менше зернівок лише з плечем 1US (2%), ніж лише з 1UL (6%). Отже, нижчу частоту генотипів лише з плечем 1US порівняно з генотипами лише з плечем 1UL у потомстві гібридів F_1 пшениці з унівалентом 1U від *Ae. biuncialis* можна спостерігати вже на стадії зернівок. Це може бути пов'язано з втратою телоцентриків з плечем 1US при формуванні гамет або зниженою життєздатністю генотипів лише з 1US на стадії гамет або після формування зиготи.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., *Aegilops biuncialis* Vis., інтрогресія, розщеплення по центромері, гліадини, високомолекулярні субодиниці глютенінів.

Дикі споріднені види, насамперед види роду *Aegilops* L., є джерелом нових корисних генів для збагачення генофонду пшениці м'якої *Triticum aestivum* L. (AABBDD, $2n=42$): генів стійкості до хвороб і шкідників, генів, що визначають харчову цінність зерна, зокрема нових алелів запасних білків [1-6]. Виділяють понад 20 видів егілопсів [7-11]. За деякими таксономічними системами егілопси відносять до роду *Triticum* [10,11]. Більшість видів егілопсів – аллополіплоїди [12].

Тетраплоїдний вид *Ae. biuncialis* Vis. (UUMM) (синоніми *Ae. lorentii* Hochst., *Ae. macrochaeta* Schuttl. et Huet, *T. lorentii* (Hochst), *T. macrochaetum* (Schuttl. et Huet) K. Richt, *T. biunciale* K. Richt) є одним із найпоширеніших видів роду *Aegilops* L. і характеризується високою екологічною адаптивністю [9]. За класифікацією [11], *Ae. biuncialis* та інший вид із геномною формулою (UUMM), *Ae. geniculata* Roth [7,9] (*T. ovatum* за [10]), об'єднано в один вид, та *Ae. biuncialis* розглядається

як різновид *T. ovatum* (L.) Raspail var. *biunciale* (Vis.) Yen et J. L. Yang. *Ae. biuncialis* та *Ae. geniculata* відрізняються за цитоплазмою [13]. У *Ae. biuncialis* цитоплазма подібна до *Ae. umbellulata* (U), тоді як у *Ae. geniculata* – до *Ae. comosa* (M) [10,13].

Для перенесення генетичного матеріалу від егілопсів у пшеницю м'яку застосовують два основні підходи – створення амфідиплоїда і його подальше схрещення з пшеницею і пряме схрещення егілопса з пшеницею з подальшим беккросуванням пшеницею [5]. Угорські вчені створили амфідиплоїди між пшеницею (озима лінія Martonvásári 9 kr1 (Mv9kr1)) і *Ae. biuncialis* (сирійський зразок) та після беккросування пшеницею отримали лінії пшениці з доданими хромосомами *Ae. biuncialis* 1U, 1U/6U, 3U, 5U, 2M, 3M та 7M [14-16]. Також після гамма-опромінення амфідиплоїдів *T. aestivum* – *Ae. biuncialis* (сирійські зразки) створено матеріал із транслокаціями [17,18]. Китайські вчені також повідомляють про створення амфідиплоїда пшениці сорту

Chuannong 19 (CN19) і *Ae. biuncialis* (зразок грецького походження (PI 550935) з колекції National Plant Germplasm System (США)) та ліній на його основі – дисомно-доданої лінії з хромосомою 1U та заміщеної лінії з 1M^b [19-21].

Ми створили матеріал пшениці від міжвидових схрещень пшениці м'якої з кримськими зразками *Ae. biuncialis* через пряме схрещення та беккросування; з використанням запасних білків як генетичних маркерів відібрано лінії з інтрогресіями хромосоми 1U [22,23]. До того ж у гібридів пшениці від міжвидової гібридизації з *Ae. biuncialis* F₄-F₈ виявлено високу частоту формування генотипів з втратою плеча 1US за наявності 1UL [23]. У пшениці та її родичів локуси запасних білків *Gli-1* і *Glu-1* розміщені на хромосомах 1 гомеологічної групи, на короткому і довгому плечі відповідно [24]. За допомогою аналізу ліній з доданими або заміщеними хромосомами *Ae. umbellulata* було показано, що запасні білки в цього виду контролюються генами хромосоми 1U (1C^u за ранішими позначеннями) [25,26]. Тому локуси *Gli-1* і *Glu-1* є зручними маркерами присутності хромосоми 1U.

Метою цієї роботи було вивчення передачі маркерів хромосоми 1U *Ae. biuncialis* (алелів локусів *Gli-1* і *Glu-1*) у гібрида від схрещення сорту Безоста 1 з лінією-носієм хромосоми 1U.

Матеріали та методи

Досліджували зерна F₂ від схрещення інтрогресивної лінії пшениці м'якої озимої NVG41, що несе хромосому 1U, з озимим сортом пшениці м'якої Безоста 1. Лінію NVG41 відібрано серед матеріалу F₈ від схрещення м'якої пшениці з *Ae. biuncialis* з популяції Карадагу (батьківський компонент) [22]. Для створення ліній з інтрогресіями міжвидові гібриди F₁ беккросували пшеницею, і наступні покоління вирощували поруч із посівами пшениці без ізоляції, що давало можливість перехресного запилення. Починаючи з F₄ проводили відбір на наявність запасних білків від *Ae. biuncialis* [22,23]. У цій роботі аналізували зерна з рослин F₁ від схрещення Безоста 1 × NVG41 і NVG41 × Безоста 1, вирощених у 2011 і 2016 р. відповідно.

Гліадини аналізували електрофорезом у кислому середовищі в 10 % поліакриламідному гелі за розробленою нами методикою [27]. Електрофорез загального білка, зокрема високомолекулярних субодиниць глютенінів, проводили за методикою Laemmli в 10 % розділяючому гелі в присутності додецилсульфату натрію (SDS-електрофорез) [28]. Розщеплення аналізували за допомогою критерію χ^2 . Частоту втрати пліч розраховували як частоту рекомбінації між локусами у F₂ методом

максимальної правдоподібності з використанням комп'ютерної програми, створеної В. Т. Колочим.

Результати та обговорення

Локуси запасних білків було використано як генетичні маркери для ідентифікації хромосоми 1U *Ae. biuncialis* у лініях пшениці м'якої від міжвидової гібридизації: локус високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-1* є маркером присутності довгого плеча 1UL, а гліадинкодуєчий локус *Gli-1* – маркером короткого плеча, 1US. Компоненти, кодовані *Gli-1* і *Glu-1*, показано на рис. 1, 2. Серед досліджуваного матеріалу від міжвидової гібридизації було ідентифіковано лінії пшениці з цілою хромосомою 1U, за наявності продуктів експресії обох генів *Gli-1* і *Glu-1* (рис. 1, доріжка 1). Однією з таких ліній є NVG41. Оскільки гліадини, кодовані *Gli-1*, на електрофореграмі після електрофорезу в кислому середовищі спирторозчинних білків лінії NVG41 перекриваються з гліадинами, кодованими *Gli-D1* і *Gli-B1*, для зручності його ідентифікації на рис. 2 також наведено гліадиновий спектр для сестринського генотипу з хромосомою 1U *Ae. biuncialis*, але з втратою гліадинів, кодованих *Gli-D1*. SDS-електрофорез виявився зручним методом для ідентифікації присутності обох маркерних локусів, *Gli-1* і *Glu-1*, за продуктами експресії даних інтрогресованих алелів, де гліадин, кодований *Gli-1*, мав меншу рухомість, ніж омега-гліадини, кодовані генами локусу *Gli-B1* (рис. 1).

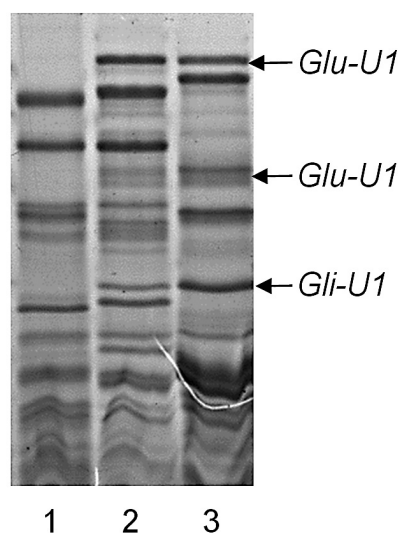


Рис. 1. SDS-електрофореграма загального білка окремих зернівок з рослин пшениці від міжвидової гібридизації: 1) сорт Безоста 1; 2) інтрогресивна лінія NVG41 з хромосомою 1U від *Ae. biuncialis*; 3) зразок *Ae. biuncialis* NK 13-2-1 (UA0400192). Довгими стрілками позначено високомолекулярні субодиниці глютенінів, кодовані *Glu-1*, короткою стрілкою – гліадин, кодований *Gli-1*

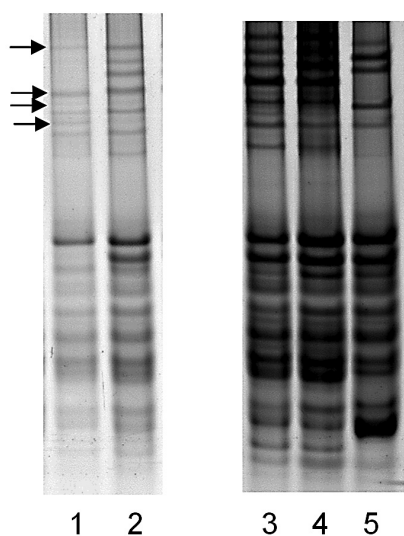


Рис. 2. Електрофореграма гліадинів після електрофорезу в кислих умовах лінії NVG41 з хромосомою 1U (2–4), сестринської лінії з 1U, але без *Gli-D1* (1), сорту Безоста 1 (5). Стрілками позначено гліадини, кодовані *Gli-U1*

Серед вибірки проаналізованих зерен F_2 від схрещення лінії NVG41 (носія хромосоми 1U) з сортом Безоста 1 було ідентифіковано чотири класи генотипів за локусами *Gli-U1* і *Glu-U1*: 1) з цілою хромосомою 1U (є маркери *Gli-U1* і *Glu-U1*), 2) лише з плечем 1UL (є продукти експресії локусу *Glu-U1*, але відсутні маркери *Gli-U1*), 3) лише з плечем 1US (є гліадини, контрольовані *Gli-U1*, і відсутні високомолекулярні субодиниці глютенінів, кодовані *Glu-U1*), 4) відсутність маркерів хромосоми 1U (відсутність продуктів експресії *Gli-U1* і *Glu-U1*) (рис. 3).

Порівняння двох розщеплень за присутністю маркерів хромосоми 1U у рослин F_2 різного напрямку схрещення та у два різні роки показало неістотність відмінностей цих розщеплень між собою ($\chi^2 = 6,4$, $df = 3$) (табл. 1). Це дає змогу об'єднувати обидві вибірки для подальшого аналізу.

Було оцінено частоту передачі маркерів *Gli-U1* і *Glu-U1* за кількістю генотипів серед вибірки зерен F_2 (табл. 2). Аallel високомолекулярних субодиниць глютенінів локусу *Glu-U1* передавався з підвищеною частотою в досліджуваних гібридів, тоді як частота передачі маркера 1US практично не відрізнялась від 3:1. Підвищена частота передачі хромосоми 1U також спостерігалась під час аналізу співвідношення кількостей генотипів лише з цілою хромосомою 1U (354) та без неї (69), $\chi^2 = 17,03$ ($P < 0,01$).

У загальній вибірці зерен F_2 виявлено 29 випадків (6 % проаналізованих зерен) появи генотипів лише з плечем 1UL (з втратою плеча 1US) та 7 (2 %) випадків появи генотипів лише з маркером короткого плеча 1US (табл. 1). Співвідношення кількості генотипів із втратою пліч 1US до кількості решти генотипів (29:430) та співвідношення кількості генотипів без маркера пліч 1UL до кількості решти генотипів (7:452) статистично істотно відрізняються ($\chi^2 = 17,03$, $P < 0,001$). Це вказує на істотно вищу частоту втрати пліч 1US порівняно з 1UL у мейозі гібридів пшениці, моносомних за хромосомою 1U.

Механізмом появи генотипів з маркером лише одного плеча хромосоми 1U, очевидно, є поперечне розщеплення унівалентів по центромері в мейозі (centric misdivision) з формуванням телоцентриків, яке може приводити до подальшого формування ізохромосом або, за наявності двох різних унівалентів, центричних транслокацій [29-31].

Частота розділення пліч хромосоми 1U (унівалента) у F_2 NVG41 \times Безоста 1 дорівнює $9,04 \pm 1,42$ % (для загальної вибірки). На стадії зернівок із більшою частотою трапляються генотипи лише з плечем 1UL порівняно з лише з 1US. Це може бути пов'язано з втратою телоцентриків із плечем 1US під час формування гамет або зниженою життєздатністю генотипів лише з 1US на стадії гамет або після формування

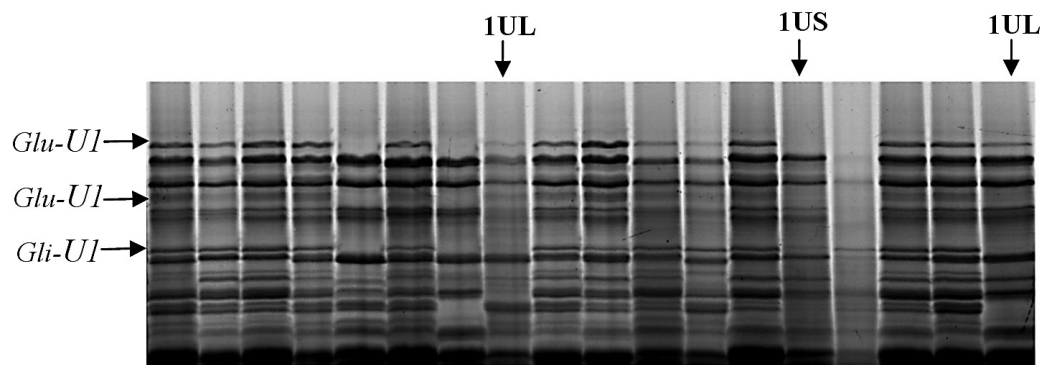


Рис. 3. SDS-електрофореграма загального білка окремих зернівок F_2 від схрещення між сортом Безоста 1 і лінією NVG41 з хромосомою 1U від *Ae. biuncialis*. Стрілкою показано генотипи з втратою пліч хромосоми 1U

Таблиця 1. Кількість зернівок із генотипами за присутністю маркерів *Gli-U1* і *Glu-U1* пліч хромосоми 1U серед вибірки зерен F₂ NVG41 × Безоста 1

Рік	Комбінація схрещення	1U	1UL	1US	–*
2011	Безоста 1 × NVG41	178	13	2	44
2016	NVG41 × Безоста 1	176	16	5	25
	Разом	354	29	7	69

* – відсутність маркерів

Таблиця 2. Співвідношення генотипів з маркером плеча 1UL (*Glu-U1*) та без нього (–), з маркером плеча 1US (*Gli-U1*) та без нього (–) серед вибірки зерен F₂ NVG41 × Безоста 1

Рік	Комбінація схрещення	1UL	–	χ ² (3:1)	1US	–	χ ² (3:1)
2011	Безоста1 × NVG41	191	46	3,95*	180	57	0,11
2016	NVG41 × Безоста 1	192	30	15,62**	181	41	5,05*
	Разом	383	76	17,44**	361	98	3,25

*P < 0,05; **P < 0,01

зиготи. Більше того, серед матеріалу від міжвидової гібридизації ми ідентифікували низку ліній лише з плечем 1UL від *Ae. biuncialis* [23] та не відібрали жодної лінії лише з плечем 1US, що може свідчити про низьку життєздатність або низьку продуктивність таких генотипів.

Висновки

У гібрида F₁ від схрещення між лінією пшениці м'якої NVG41 з хромосомою 1U від

Ae. biuncialis і сортом Безоста 1 хромосома 1U передається з дещо підвищеною частотою. Частота розділення пліч хромосоми 1U (унівалента) у гібрида F₁, визначена з використанням запасних білків як маркерів пліч хромосоми, становить близько 9%. При цьому формується значно менше зернівок лише з плечем 1US, ніж з 1UL. Це може бути пов'язано з втратою телоцентриків з плечем 1US під час формування гамет або зниженою життєздатністю генотипів лише з 1US на стадії гамет або після формування зиготи.

Список літератури

- Qi L, Friebe B, Zhang P, Gill BS. Homoeologous recombination, chromosome engineering and crop improvement. *Chromosome Res.* 2007;15:3–19. DOI: 10.1007/s10577-006-1108-8
- Schneider A, Molnár I, Molnár-Láng M. Utilisation of *Aegilops* (goatgrass) species to widen the genetic diversity of cultivated wheat. *Euphytica.* 2008;163:1–19. DOI: 10.1007/s10681-007-9624-y
- Kilian B, Mammen K, Millet E, Sharma R, Graner A, et al. *Aegilops*. In: Kole C, editor. Wild crops relatives: genomic and breeding resources. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 2011, p. 1–76. DOI: 10.1007/978-3-642-14228-4
- Ceoloni C, Kuzmanović L, Ruggeri R, Rossini F, Forte P, et al. Harnessing genetic diversity of wild gene pools to enhance wheat crop production and sustainability: challenges and opportunities. *Diversity.* 2017;9:55. DOI: 10.3390/d9040055
- Kishii M. An update of recent use of *Aegilops* species in wheat breeding. *Front Plant Sci.* 2019;10:585. DOI: 10.3389/fpls.2019.00585
- Kumar A, Kapoor P, Chunduri V, Sharma S, Garg M. Potential of *Aegilops* sp. for improvement of grain processing and nutritional quality in wheat (*Triticum aestivum*). *Front Plant Sci.* 2019;10:308. DOI: 10.3389/fpls.2019.00308
- Hammer K. Vorarbeiten zur monographischen darstellung von wildpflanzen sortimenten: *Aegilops* L. Kulturpflanze. 1980;28:33–180.
- Witcombe JR. A guide to the species of *Aegilops* L. Their taxonomy, morphology and distribution. Rome, Italy: IBPGR Secretariat; 1983.
- van Slageren MW. Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae). Wageningen: Agricultural University Papers; 1994.
- Kimber G, Feldman M. Wild wheat: an introduction. Special Report 353. College of Agriculture Univ. Missouri, Columbia; 1987. 146 p.
- Yen C, Yang J. Biosystematics of Triticeae: Volume I. *Triticum-Aegilops* complex. China Agriculture Press & Springer Nature Singapore Pte Ltd; 2020. DOI: 10.1007/978-981-13-9931-2
- Kihara H. Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the Analyzer method. *Cytologia.* 1954;19:336–57.
- Tsunewaki K. Cytoplasmic variation in *Triticum* and *Aegilops*. In: Miller TE and Koeber RMD, editors. 7th Int. Wheat Genet. Symp. Cambridge, England, Bath Press, Bath, Avon, U.K.; 1988, p. 53–62.
- Molnár-Láng M, Linc G, Nagy ED, Schneider A, Molnár I. Molecular cytogenetic analysis of wheat-alien hybrids and derivatives. *Acta Agronomica Hungarica.* 2002;50(3):303–311. DOI: 10.1556/AAgr.50.2002.3.8
- Schneider A, Linc G, Molnár I, Molnár-Láng M. Molecular cytogenetic characterization of *Aegilops biuncialis* and its use for the identification of 5 derived wheat – *Aegilops biuncialis* disomic addition lines. *Genome.* 2005;48:1070–82. DOI: 10.1139/g05-062
- Rakszegi M, Molnár I, Lovegrove A, Darkó É, Farkas A, et al. Addition of *Aegilops* U and M chromosomes affects protein and dietary fiber content of wholemeal wheat flour. *Frontiers in Plant Science.* 2017;8:1529. DOI: 10.3389/fpls.2017.01529
- Molnár I, Benavente E, Molnár-Láng M. Detection of intergenomic chromosome rearrangements in irradiated *Triticum aestivum* – *Aegilops biuncialis* amphiploids by multicolour genomic *in situ* hybridization. *Genome.* 2009;52:156–65. DOI: 10.1139/g08-114
- Farkas A, Molnár I, Dulai S, Rapi S, Oldal V, et al. Increased micronutrient content (Zn, Mn) in the 3Mb(4B) wheat – *Aegilops biuncialis* substitution and 3Mb.4BS translocation identified by GISH and FISH. *Genome.* 2014;57:61–7. DOI: 10.1139/gen-2013-0204

19. Tan F, Zhou J, Yang Z, Zhang Y, Pan L, et al. Characterization of a new synthetic wheat – *Aegilops biuncialis* partial amphiploid. *Afr. J. Biotech.*, 2009;8(14):3215–3218. DOI: 10.5897/AJB09.359
20. Zhou JP, Yao CH, Yang EN, Yin MQ, Liu C, et al. Characterization of a new wheat-*Aegilops biuncialis* addition line conferring quality-associated HMW glutenin subunits. *Genetics and Molecular Research*, 2014;13(1):660–9. DOI: 10.4238/2014.January.28.11
21. Zhou JP, Cheng Y, Zang LL, Yang EN, Liu C, et al. Characterization of a new wheat-*Aegilops biuncialis* 1M^b(1B) substitution line with good quality-associated HMW glutenin subunit *Cereal Research Communications*. 2016;44(2):198–205. DOI: 10.1556/0806.43.2015.048
22. Козуб НО, Созінов ІО, Бідник ГЯ, Дем'янова НО, Созінова ОІ, та ін. Створення і дослідження матеріалу *Triticum aestivum* L. з інтрогресіями від *Aegilops biuncialis* Vis. В: Кунах ВА, головний редактор. Фактори експериментальної еволюції організмів. Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М. І. Вавилова. 2018;23:297–301. DOI: 10.7124/FEEO.v23.1031
23. Козуб НО, Созінов ІО, Бідник ГЯ, Дем'янова НО, Созінова ОІ, та ін. Дослідження матеріалу пшениці м'якої від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. за допомогою маркерів хромосоми 1U. В: Кунах ВА, головний редактор. Фактори експериментальної еволюції організмів. Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М. І. Вавилова. 2019;25:55–9.
24. Payne PI. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. *Annual Review of Plant Physiology*. 1987;38:141–53.
25. Brown JWS, Kemble RJ, Law CN, Flavell RB. Control of endosperm proteins in *Triticum aestivum* (var. Chinese Spring) and *Aegilops umbellulata* by homoeologous group 1 chromosomes. *Genetics*. 1979;93:189–200.
26. Lawrence GJ, Shepherd KW. Chromosomal locations of genes controlling seed proteins in species related to wheat. *Theor Appl Genet*. 1981;59:25–31.
27. Kozub NA, Sozinov IA, Sobko TA, Kolyuchii VT, Kuptsov SV, et al. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytology and Genetics*. 2009;43(1):55–62. DOI: 10.3103/S0095452717020050
28. Laemmli UK. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*. 1970;227(5259):680–5. DOI: 10.1038/227680a0
29. Darlington CD. Misdivision and the genetics of the centromere. *J Genet*. 1939;37:341–64.
30. Sears ER. Misdivision of univalents in common wheat. *Chromosoma*. 1952;4:535–50.
31. Lukaszewski AJ. Behavior of centromeres in univalents and centric misdivision in wheat. *Cytogenet Genome Res*. 2010;129:97–109. DOI: 10.1159/000314108

References

1. Qi L, Friebe B, Zhang P, Gill BS. Homoeologous recombination, chromosome engineering and crop improvement. *Chromosome Res*. 2007;15:3–19. DOI: 10.1007/s10577-006-1108-8
2. Schneider A, Molnár I, Molnár-Láng M. Utilisation of *Aegilops* (goatgrass) species to widen the genetic diversity of cultivated wheat. *Euphytica*. 2008;163:1–19. DOI: 10.1007/s10681-007-9624-y
3. Kilian B, Mammen K, Millet E, Sharma R, Graner A, et al. *Aegilops*. In: Kole C, editor. *Wild crops relatives: genomic and breeding resources*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 2011, p. 1–76. DOI: 10.1007/978-3-642-14228-4
4. Ceoloni C, Kuzmanović L, Ruggeri R, Rossini F, Forte P, et al. Harnessing genetic diversity of wild gene pools to enhance wheat crop production and sustainability: challenges and opportunities. *Diversity*. 2017;9:55. DOI: 10.3390/d9040055
5. Kishii M. An update of recent use of *Aegilops* species in wheat breeding. *Front Plant Sci*. 2019;10:585. DOI: 10.3389/fpls.2019.00585
6. Kumar A, Kapoor P, Chunduri V, Sharma S, Garg M. Potential of *Aegilops* sp. for improvement of grain processing and nutritional quality in wheat (*Triticum aestivum*). *Front Plant Sci*. 2019;10:308. DOI: 10.3389/fpls.2019.00308
7. Hammer K. *Vorarbeiten zur monographischen darstellung von wildpflanzen sortimenten: Aegilops L. Kulturpflanze*. 1980;28:33–180.
8. Witcombe JR. *A guide to the species of Aegilops L. Their taxonomy, morphology and distribution*. Rome, Italy: IBPGR Secretariat; 1983.
9. van Slageren MW. *Wild wheats: a monograph of Aegilops L. and Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae). Wageningen: Agricultural University Papers, 1994.
10. Kimber G, Feldman M. *Wild wheat: an introduction*. Special Report 353. College of Agriculture Univ. Missouri, Columbia; 1987. 146 p.
11. Yen C, Yang J. *Biosystematics of Triticeae: Volume I. Triticum-Aegilops complex*. China Agriculture Press & Springer Nature Singapore Pte Ltd. 2020 DOI: 10.1007/978-981-13-9931-2
12. Kihara H. Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the Analyzer method. *Cytologia*. 1954;19:336–57.
13. Tsunewaki K. Cytoplasmic variation in *Triticum* and *Aegilops*. In: Miller TE and Koebner RMD, editors. *7th Int. Wheat Genet. Symp.* Cambridge, England, Bath Press, Bath, Avon, U.K.; 1988, p. 53–62.
14. Molnár-Láng M, Linc G, Nagy ED, Schneider A, Molnár I. Molecular cytogenetic analysis of wheat-alien hybrids and derivatives. *Acta Agronomica Hungarica*. 2002;50(3):303–311. DOI: 10.1556/AAgr.50.2002.3.8
15. Schneider A, Linc G, Molnár I, Molnár-Láng M. Molecular cytogenetic characterization of *Aegilops biuncialis* and its use for the identification of 5 derived wheat – *Aegilops biuncialis* disomic addition lines. *Genome*. 2005;48:1070–82. DOI: 10.1139/g05-062
16. Rakszegi M, Molnár I, Lovegrove A, Darkó É, Farkas A, et al. Addition of *Aegilops* U and M chromosomes affects protein and dietary fiber content of wholemeal wheat flour. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1529. DOI: 10.3389/fpls.2017.01529
17. Molnár I, Benavente E, Molnár-Láng M. Detection of intergenomic chromosome rearrangements in irradiated *Triticum aestivum* – *Aegilops biuncialis* amphiploids by multicolour genomic *in situ* hybridization. *Genome*. 2009;52:156–65. DOI: 10.1139/g08-114
18. Farkas A, Molnár I, Dulai S, Rapi S, Oldal V, et al. Increased micronutrient content (Zn, Mn) in the 3Mb(4B) wheat – *Aegilops biuncialis* substitution and 3Mb.4BS translocation identified by GISH and FISH. *Genome*. 2014;57:61–7. DOI: 10.1139/gen-2013-0204
19. Tan F, Zhou J, Yang Z, Zhang Y, Pan L, et al. Characterization of a new synthetic wheat – *Aegilops biuncialis* partial amphiploid. *Afr. J. Biotech.*, 2009;8(14):3215–18. DOI: 10.5897/AJB09.359
20. Zhou JP, Yao CH, Yang EN, Yin MQ, Liu C, et al. Characterization of a new wheat-*Aegilops biuncialis* addition line conferring quality-associated HMW glutenin subunits. *Genetics and Molecular Research*, 2014;13(1):660–9. DOI: 10.4238/2014.January.28.11.
21. Zhou JP, Cheng Y, Zang LL, Yang EN, Liu C, et al. Characterization of a new wheat-*Aegilops biuncialis* 1M^b(1B) substitution line with good quality-associated HMW glutenin subunit *Cereal Research Communications*. 2016;44(2):198–205. DOI: 10.1556/0806.43.2015.048

22. Kozub NO, Sozinov IO, Bidnyk HYa, Demianova NO, Sozinova OI, et al. Development and studying of *Triticum aestivum* L. material with introgressions from *Aegilops biuncialis* Vis. In: Kunakh VA, editor in chief. Factors of Experimental Evolution of Organisms. MI Vavilov Society of Geneticists and Breeders of Ukraine. 2018;23:297–301. DOI: 10.7124/FEEO.v23.1031. Ukrainian.
23. Kozub NO, Sozinov IO, Bidnyk HYa, Demianova NO, Sozinova OI, et al. Studying common wheat material from crosses with *Aegilops biuncialis* Vis. using markers for chromosome 1U. In: Kunakh VA, editor in chief. Factors of Experimental Evolution of Organisms. MI Vavilov Society of Geneticists and Breeders of Ukraine. 2019;25:297–301. DOI: 10.7124/FEEO.v23.1031. Ukrainian.
24. Payne PI. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. Annual Review of Plant Physiology. 1987;38:141–53.
25. Brown JWS, Kemble RJ, Law CN, Flavell RB. Control of endosperm proteins in *Triticum aestivum* (var. Chinese Spring) and *Aegilops umbellulata* by homoeologous group 1 chromosomes. Genetics. 1979;93:189–200.
26. Lawrence GJ, Shepherd KW. Chromosomal locations of genes controlling seed proteins in species related to wheat. Theor Appl Genet. 1981;59:25–31.
27. Kozub NA, Sozinov IA, Sobko TA, Kolyuchii VT, Kuptsov SV, et al. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. Cytology and Genetics. 2009;43(1):55–62. DOI: 10.3103/S0095452717020050
28. Laemmli UK. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. Nature. 1970;227(5259):680–5. DOI: 10.1038/227680a0
29. Darlington CD. Misdivision and the genetics of the centromere. J Genet. 1939;37:341–64.
30. Sears ER. Misdivision of univalents in common wheat. Chromosoma. 1952;4:535–50.
31. Lukaszewski AJ. Behavior of centromeres in univalents and centric misdivision in wheat. Cytogenet Genome Res. 2010;129:97–109. DOI: 10.1159/000314108

N. Kozub, I. Sozinov

SPECIAL FEATURES OF TRANSMISSION OF MARKERS FOR *AEGILOPS BIUNCIALIS* VIS. CHROMOSOME 1U IN COMMON WHEAT HYBRIDS

Aim. The wild wheat relative *Aegilops biuncialis* Vis. is a potential source of new storage protein alleles for enriching the common wheat gene pool. We have produced the wheat material from direct crossing of common wheat with Crimean samples of *Ae. biuncialis* followed by backcrossing with wheat. Using storage proteins as genetic markers, lines with introgressions of chromosome 1U have been selected. The objective of the investigation was to study the transmission of markers for chromosome 1U in the hybrid from crossing the common wheat cultivar Bezostaya 1 with a line carrying chromosome 1U.

Methods. F₂ seeds from the cross of the common wheat cultivar Besostaya 1 and the line NVG41 carrying *Ae. biuncialis* chromosome 1U were analyzed. Storage proteins encoded by *Gli-U1* and *Glu-U1* served as markers for chromosome 1U. Gliadins were analyzed by acid polyacrylamide gel electrophoresis by the procedure of Kozub et al. (2009). Electrophoresis of total seed proteins, including high-molecular-weight glutenin subunits, was carried out by the procedure of Laemmli (1970).

Results. Among the F₂ seeds analyzed, we identified four classes of genotypes with respect to the markers *Gli-U1* and *Glu-U1*: 1) with complete chromosome 1U, 2) with the 1UL arm only, 3) with the 1US arm only, 4) without chromosome 1U. In the F₁ hybrid NVG41 × Bezostaya 1, *Ae. biuncialis* chromosome 1U was transmitted with an increased frequency (with respect to the marker *Glu-U1* and the simultaneous presence of the markers *Gli-U1* and *Glu-U1*). The frequency of centric misdivision of chromosome 1U (univalent) in the F₁ hybrid amounted about 9 %. This resulted in a significantly lower number of seeds with the 1US arm only (2 %) than that with the 1UL arm (6 %).

Conclusions. In the progeny of F₁ hybrids with *Ae. biuncialis* univalent 1U, a lower frequency of genotypes with the 1US arm only as compared with the 1UL arm only can be observed at the grain stage. This could be due to the loss of telocentrics with the 1US arm at gamete formation or reduced viability of genotypes with 1US only at the gamete stage or after zygote formation.

Keywords: *Triticum aestivum* L., *Aegilops biuncialis* Vis., introgression, centric misdivision, gliadin, high-molecular-weight glutenin subunits

Матеріал надійшов 02.04.2020