

Хильма ПЕУША, Тамара ШНАЙДЕР,
Оскар ПРИИЛИНН

ИНДУЦИРОВАННАЯ МУТАГЕНАМИ УСТОЙЧИВОСТЬ ПШЕНИЦЫ К БОЛЕЗНЯМ

Создание иммунных сортов растений является одним из основных способов защиты урожаев от потерь, обусловливаемых болезнями. Только одни ржавчинные болезни в годы эпифитотий могут снизить урожай на 70%.

Для получения устойчивых к грибным заболеваниям сортов сельскохозяйственных культур используют отбор, межвидовую и межродовую гибридизацию и индуцированный мутагенез.

С помощью отбора получены многие сорта пшеницы, обладающие устойчивостью к определенным болезням, но, как правило, они защищены генами расоспецифической устойчивости, сохраняющейся сравнительно недолго вследствие быстрого приспособления к ней паразита. Поэтому перед селекционерами стоит задача постоянного пополнения фонда генов устойчивости, пригодного для практического использования в растениеводстве.

В качестве доноров устойчивости могут быть использованы дикие формы пшеницы. Перенос генов устойчивости от «дикарей» культурной пшенице сопряжен с большими трудностями и, кроме того, очень часто эти гены сцеплены с нежелательными в хозяйственном отношении признаками, избавиться от которых бывает довольно трудно.

Одним из возможных способов пополнения фонда генов устойчивости может быть метод индуцированного мутагенеза, который не только позволяет повысить частоту рекомбинаций генов, но и предполагает возможность возникновения под действием мутагенов новых аллелей уже имеющихся в генотипе растения-хозяина генов устойчивости (Хвостова, Будашкина, 1973).

Дж. Мак Кей (Mac Key, 1954, 1962) указывал на возможность получения путем индуцированного мутагенеза устойчивых к стеблевой ржавчине форм пшеницы, а Р. Аллард (Allard, 1960) — резистентных к корончатой ржавчине популяций овса и форм пшеницы, устойчивых к желтой ржавчине. О применении мутагенов для получения ржавчинноустойчивых мутантов сообщает также К. Конзак (Konzak, 1956).

В настоящее время на мировой рынок выпущено 152 сорта продовольственных и декоративных культур, полученных с помощью различных мутагенных факторов (Мике, 1976), из них 12 сортов пшеницы, 18 сортов риса, 24 сорта ячменя, 5 сортов овса и 22 сорта зернобобовых. С помощью индуцированного мутагенеза удалось улучшить устойчивость к заболеваниям у 13 сортов пшеницы и у 9 сортов бобовых культур.

В Советском Союзе районирован мутантный сорт яровой пшеницы 'Новосибирская 67', полученный из сорта 'Новосибирская 7' после обработки последнего гамма-лучами, слабо поражающийся бурой и желтой ржавчинами (Черный, 1968; Володин, 1975; Дорофеев, 1976). В Литве районирован сорт 'Гражучай', обладающий устойчивостью к ржавчинам, который получен в результате обработки семян гамма- и рентгеновыми лучами (Венцловас, 1968). В Государственном сортоиспытании находятся сорта озимой пшеницы Краснодарского научно-исследовательского Института сельского хозяйства им. П. П. Лукьяненко (Мальченко и др., 1976) и мутантные линии пшеницы селекции Казанского сельскохозяйственного Института, обладающие устойчивостью к полеганию, поражению бурой ржавчиной и мучнистой росой (Зоз, Прийлинн, 1972).

Среди мутантных сортов пшеницы преобладают сорта, полученные с помощью радиационного мутагенеза. За рубежом возделываются следующие иммунные сорта: 'Стадлер' (устойчив к грибным заболеваниям, получен под действием быстрых нейтронов), сорт NR 836 (устойчив к листовой ржавчине, получен с помощью рентгеновых лучей), 'Синвалохо Гамма' (устойчив к листовой и стеблевой ржавчинам, выделен после обработки гамма-лучами) (Зоз и др., 1971; Хвостова, Будашкина, 1972, 1973).

Применение химических мутагенов в селекции растений является сравнительно новым методом и еще не известны устойчивые к болезням сорта пшениц, созданные с его помощью, однако уже получены многочисленные перспективные мутантные линии пшеницы, обладающие устойчивостью к мучнистой росе, ржавчинам, пыльной головне и твердой головне (Бережной, 1965; Ахунд-Заде, Мамедов, 1970; Дедуль, Зедгенидзе, 1971; Шкуренко и др., 1971; Зоз, Прийлинн, 1972; Буханова, 1973; Хориков, Троицкая, 1974; Байракимов, 1975; Гаина, 1976).

Все мутагены способны оказывать воздействие на генетический материал клетки, в той или иной степени изменяя его. Ряд авторов (Хвостова, 1966; Жогин, 1969; Хвостова и др., 1971; Эйгес и др., 1971) считает, что мутации, вызванные ионизирующими излучениями, представляют собой в большинстве случаев хромосомные перестройки, тогда как мутации, индуцированные химическими мутагенами, являются преимущественно точковыми (Эйгес, Валева, 1961; Сюй Чень-мань, 1964; Эйгес, 1964, 1966; Филипов, 1973; Мамалыга, 1974). Согласно этим авторам, химические мутагены обладают известной направленностью действия и воздействуют на отдельные участки хромосом в меньшей степени случайно, чем ионизирующие излучения. Кроме того, они дают большой выход жизнеспособных мутаций и меньше стерильных растений. Поэтому при воздействии химическими мутагенами имеется больше шансов получить хозяйственно-ценные формы.

Многие ученые сравнивали действие ионизирующих излучений и химических мутагенов, используя для определенных целей селекции тот или иной мутагенный агент (Макарова, 1968). Полученные ими данные зачастую являются противоречивыми. Одни авторы отдают предпочтение одной группе мутагенов, другие — другой. Эти разногласия вызваны еще и тем, что исследователи берут для экспериментов различный по плоидности материал, разные сорта, разные мутагены и различные их концентрации. Интересные данные получены при изучении различных концентраций мутагенов (этиленамина (ЭИ), диметилсульфата (ДМС), нитрозометилмочевины (НММ), причем большая часть комплексно устойчивых форм выделена после обработки НММ (Исмаилов, Мамедова, 1974). ДМС (0,012%-ный)

повышал выход мутантов, устойчивых к бурой и желтой ржавчинам. Увеличение же концентрации мутагена до 0,025% или понижение до 0,006% способствовало выделению форм, восприимчивых к ржавчинам. Н. Эйгес (1964, 1966, 1968, 1971, 1973а, б) установила, что низкие концентрации ЭИ индуцируют у мягкой пшеницы формы с хозяйственно-ценными признаками. При сравнительном изучении действия ЭИ, гамма-лучей и тепловых нейтронов ею было выявлено, что ЭИ индуцировал 23 формы, устойчивые к мучнистой росе и желтой ржавчине, гамма-лучи индуцировали 15 устойчивых форм, а быстрые нейтроны — только 2 формы. Согласно данным В. Молина (1970) и А. Жогина (1969), частота мутаций после обработки ионизирующими излучениями выше, чем после применения химических мутагенов. При сравнении действия ЭИ и рентгеновых лучей на мягкую пшеницу А. Вазгануш (1975) установил, что в опыте с воздействием ЭИ полностью наследовались все изменения, а при рентгенооблучении наследование измененных признаков, отмеченных в M_2 , проявилось только на 40—100%. Помимо того, радиооблучение действовало угнетающе на митоз, тогда как после обработки ЭИ наблюдалась высокая частота делящихся клеток во всех фазах митоза.

О. Байдаулетовым (1972) отмечено повышение частоты мутаций при комбинированном использовании химических и физических мутагенов. Согласно данным А. Вазгануш (1975), в аналогичном опыте наблюдалось сильное снижение митотической активности клеток.

Приведенные данные, однако, не исключают возможности применения радиационного мутагенеза в селекции на устойчивость, так как в отдельных случаях возникает необходимость применения именно ионизирующих излучений (Щербаков, 1971; Дишлер, 1974, 1975). Речь идет об индуцированных хромосомных транслокациях, используемых с целью переноса генов устойчивости от генома пырея или других диких злаков геному мягкой пшеницы (Голубовская, 1971; Щербаков, 1976; Будашкина, 1977).

Устойчивость к различным болезням может быть передана пшенице от других родственных форм и это может быть достигнуто как путем естественной рекомбинации участков хромосом, так и получением транслокаций в результате мутагенных воздействий. Так, при гибридизации сорта мягкой пшеницы с нехваткой по длинному плечу хромосомы 5В (контролирующей конъюгацию гомологичных хромосом в мейозе) с некоторыми видами эгилопа (*Aegilops bicornis*, *Ae. umbellulata*) удалось получить обмен участка хромосомы эгилопса, несущего ген устойчивости, с участком хромосомы пшеницы. Искусственную транслокацию между хромосомами мягкой пшеницы 'Чайниз Спринг' и *Ae. umbellulata* удалось получить Э. Сирсу (Sears, 1956). Сначала им была создана линия пшеницы с добавлением хромосомы *Ae. umbellulata*, ответственной за устойчивость к стеблевой ржавчине. Затем получено растение, у которого к полному набору хромосом пшеницы была добавлена одна изохромосома *Ae. umbellulata*, несущая устойчивость. Это растение было облучено до мейоза рентгеновыми лучами и пылью облученного растения опыляли нормальные растения сорта 'Чайниз Спринг'. В потомстве одного из устойчивых к листовой ржавчине растений хромосома с транслокацией не несла вредных в хозяйственном отношении признаков и хорошо передавалась через гаметы обоего пола. Э. Сирс разработал методику облучения исходного материала и установил, что для большего выхода транслокаций лучше брать линии с добавлением изохромосомы или телоцентрической хромосомы, так как это способствует отбору сбалансированных гамет и большему выходу желатель-

ных транслокаций. По мнению Э. Сирса (Sears, 1967), оптимальная доза облучения равна 1500 р.

В качестве химических мутагенных веществ обычно в селекции растений используют ЭИ и его производные, НММ, N-нитрозо-N-этилмочевину (НЭМ), N-нитрозо-N-диметилмочевину (НДММ), ДМС, 1,4-бис-диазоацетилбутан (ДАБ) и другие (Зоз, 1968а, б, 1971; Сальникова, Серебряный, 1972).

По частоте индуцированных мутаций, представляющих селекционную ценность, ряд активности мутагенов имеет следующий вид: $\text{НММ} > \text{НЭМ} > \text{ДАЭ} > (\text{ГА}, \text{ДЭС}) > \text{ЭМС} > \text{ДМС}$ (ДАЭ — 1,4-бис-диазоацетилэтан, ГА — гидроксилламин и ЭМС — этилметансульфонат; исследования проведены на твердых пшеницах В. Мамалыгой, 1974). По общей частоте возникновения мутаций мутагены располагаются в следующий ряд: $\text{НММ} > \text{НЭМ} > \text{ЭМС} > (\text{ДАЭ}, \text{ДАБ}) > (\text{ДЭС}, \text{ДМС}) > \text{ГА}$.

Согласно представленным данным, а также полученным ранее результатам исследований (Рапопорт, 1966; Демченко, 1968; Зоз, 1971; Тыныбаев, 1971; Байдаулетов, 1972; Юкпа, 1974 и др.) можно заключить, что НММ и НЭМ — наиболее активные мутагены, индуцирующие доминантные и системные мутации.

Частота возникновения мутаций устойчивости к болезням у различных сортов различна. Она зависит как от генотипа сорта, так и от воздействующего мутагенного фактора. Так, у сорта 'Ульяновка' (Валева, 1964) частота возникновения мутаций устойчивости к пыльной головне после обработки гамма-лучами составила 0,6% от всего числа проанализированных растений. При воздействии этим же мутагеном на сорт ППГ 186 было получено 1,2% мутаций устойчивости к твердой головне. При обработке семян пшеницы сортов 'Скала' и 'Лютесценс 758' Е. Будашкина и А. Щапова (1966) получили мутации устойчивости к бурой ржавчине у 3% исследованных семей M_2 . После обработки сорта 'Лютесценс 758' мутагенами в M_2 было выделено из 2136 растений только одно устойчивое к бурой ржавчине (Жогин, 1969). Это мутантное растение сильно отличалось от исходного сорта и имело много отрицательных в селекционном отношении признаков. У яровой пшеницы сорта 'Теремок' (Молин, 1970) после облучения гамма-лучами и обработки ЭИ было выявлено в 5—8 раз больше семей с мутантами и в 4—6 раз больше мутантных растений, чем у сорта 'Цециум 74'. С. Валевой (1964) было установлено, что при воздействии гамма-лучами на сорт пшеницы ППГ 186 форм, устойчивых к пыльной головне, появилось в 4 раза больше, чем у сорта 'Ульяновка'. Это еще раз свидетельствует о том, что в возникновении мутаций устойчивости большую роль играет генотип сорта (Енкен, 1966; Сальникова, 1966; Евдокимова, Пивоварова, 1968).

Используя межвидовые и межродовые скрещивания в сочетании с мутагенными факторами, можно значительно повысить мутабельность при более широком спектре изменчивости по сравнению с исходными сортами. Известно, что наиболее мутабельными являются межсортные гибриды. В гибридных комбинациях с участием сортов 'Горьковчанка' и 'Ульяновка' было получено 4,55 и 3,44% мутантов, тогда как у негибридных сортов 'Горьковчанка' и 'Ульяновка' — 0,78 и 0,65%, соответственно (Короткова, 1969). Мутант 588, выделенный из гибридного исходного материала ('Горьковчанка' × 'Ульяновка'), слабо поражается желтой и бурой ржавчинами и совсем не поражается мучнистой росой. Мутанты гибрида 'Горьковская 52' × 4373/73, такие как компактоид 844 и эректоид 757 отличаются устойчивостью к ржавчине (компактоид 844

менее чем на 5% поражается бурой ржавчиной, эректоид 757 устойчив к бурой ржавчине).

Обработка семян растений химическими мутагенами дает возможность получить спектр физиологических мутаций, однако данных о частоте их возникновения и о характере наследования еще недостаточно (Зоз, 1972; Зоз, Прийлинн, 1972; Прийлинн, Каск, 1973, 1974; Васильева, 1973). В. Пыльнев и Л. Бабаянц (1975) в результате обработки семян пшеницы сорта 'Прибой' 0,015%-ной НММ получили в M_3 мутантные линии, устойчивые к стеблевой и листовой ржавчинам. Частота, с которой возникали устойчивые формы, составляла 0,31%. Н. Эйгес (1964, 1966) после обработки семян пшеницы сорта ППГ 186 ЭИ в низких концентрациях получила формы, устойчивые к желтой ржавчине и мучнистой росе. Автор указывает на различную степень наследования отдельных признаков. Слабее всего наследуются изменения физиологических признаков, а именно — устойчивость к заболеваниям. Формы, отобранные в M_2 по признаку устойчивости, наследуют его в M_3 только на 55,5%. По данным И. Миненкова (1970), изменения физиологических признаков наследовались на 7—33%.

Как правило, природные гены устойчивости являются доминантными. У экспериментально полученных мутантов устойчивость может быть доминантной, рецессивной, аддитивной, в зависимости от самой мутации, генотипа и экологических условий (Набойщиков и др., 1968; Щербаков, 1971; Дорофеев, 1976). С практической точки зрения наибольший интерес представляют рецессивные мутации устойчивости, придающие растениям неспецифическую устойчивость к ряду паразитов (Хвостова, 1977).

Мутации устойчивости обычно выявляются на провокационных фонах в M_2 (Зоз, 1968а, б). Если работа по выявлению мутаций устойчивости ведется на фоне естественного распространения болезни, то отбор устойчивых форм начинают в M_1 . К. Газизов и др. (1968) отобрали в M_1 формы, устойчивые к бурой ржавчине и мучнистой росе. Большинство исследователей отбор на иммунитет начинают в M_2 , а некоторые авторы (Хвостова, Будашкина, 1972, 1973) рекомендуют начинать его только в M_3 . Это объясняется тем, что в M_2 может произойти расщепление, в результате которого выщепляются отдельные устойчивые растения, тогда как в M_3 единицей оценки будет уже целая семья, обладающая устойчивостью. Отобранный материал рекомендуется проверять по данному признаку в M_3 и в последующих поколениях.

Выделенные в поколениях M_2 и M_3 устойчивые мутанты представляют собой в большинстве случаев сырой материал для селекции. Для получения селекционно-ценного материала работу с мутантами необходимо вести по следующим направлениям:

а) проводить отбор отдельных растений в M_3 и M_4 (с целью выявления малых мутаций),

б) скрещивать выделенные мутанты с исходной формой для «очистки» от нежелательных признаков и определения доминантности или рецессивности данного признака,

в) для обогащения генотипа выделенных мутантов необходимо скрещивать их с другими ценными мутантными формами и другими сортами,

г) с целью исправления отдельных отрицательных признаков и для усиления изменчивости в отдельных гибридных популяциях мутантов рекомендуется применять вторичную обработку мутагенами (Хвостова, 1966; Шкварников, 1966; Хвостова, Сидорова, 1972).

И. Рапопорт (1975) подчеркивает целесообразность повторной обра-

Таблица 1

Мутантные формы, устойчивые к болезням, полученные после обработки сортов пшеницы химическими мутагенами

Сорт	Мутаген	Заболевание, к которому индуцирована устойчивость	Источник
ППГ 186	ЭИ	Мучнистая роса, желтая ржавчина	Эйгес, 1964
ПППГ 186	ЭИ	Мучнистая роса, желтая ржав.	Эйгес, 1966
'Лютесценс 62'×М	НЭМ, НММ, ДАБ	Бурая ржавчина, мучнистая роса	Газизов, 1969
'Лесостепка 75'	НММ, НЭМ, ДМС, ЭИ	Бурая ржавчина	Кононенко, 1970
'Норрэна'	НЭМ, НММ	Бурая и стеблевая ржавчина	Прийлини, Каск, 1971, 1973, 1974
'Белоцерковская 198'	ДАБ	Бурая ржавчина	Зоз и др., 1971
ППГ 186	ЭИ	Пыльная и твердая головня	Эйгес, и др., 1973
'Шарк', 'Джафари', 'Севиндж'	ДМС, НММ	Комплексная устойчивость к ржавчинам	Мамедова, Ибрагимова, 1974
'Бельцкая 32'	ЭИ	Мучнистая роса, бурая ржавчина	Гаина, Валева, 1974
'Лютесценс 35' 'Эритроспермум 6748'	ДАБ, ДМС	Пыльная головня, бурая ржавчина	Мироненко, 1974
'Целиноградка' 'Лютесценс 10, 41', 'Безенчукская 98'	НЭМ, НММ, ДМС	Пыльная головня, бурая ржавчина	Кандауров, Хориков, 1975
'Казахстанская 126' 'Эритроспермум 841'	НЭМ	Комплексная устойчивость	Байракимов, 1975
'Прибой'	НЭМ, НММ	Бурая и стеблевая ржавчина	Пыльнев, Бабаянц, 1975
'Бол-Бугда', 'Безостая 1', 'Севиндж' 'Джафари', 'Шарк'	ЭИ, ДМС, НММ	Твердая головня, желтая ржавчина	Исмаилов и др., 1976
ППГ 186	ЭИ	Пыльная головня	Эйгес, Шведова, 1976
'Краснозерная'	ЭИ	Мучнистая роса	Щеглова, 1965

ботки химическими мутагенами мутантов с резкими отрицательными отклонениями от нормальной морфологии и физиологии, особенно при наличии у них некоторых полезных признаков. Так, П. Лукьяненко и А. Жогин (Рапопорт, 1975), взяв в качестве объекта повторной обработки безэндоспермовый мутант озимой пшеницы 'Безостая 1', получили новый высокопродуктивный сорт с повышенным содержанием белка и устойчивый к бурой ржавчине. Ряд радиомутантов озимой пшеницы сорта ППГ 186 получен В. Можяевой (1966) после обработки гамма-лучами. Ей удалось выделить мутант 130, обладающий комплексной устойчивостью к мучнистой росе, ржавчине, пыльной и твердой головне, но имеющий такой отрицательный признак как высокая и тонкая соломина. Скрестив данный мутант с исходной формой, автор получила константные формы типа ППГ 186, обладающие устойчивостью к твердой головне. После применения вторичной обработки иммунного мутанта № 130 гамма-лучами в дозе 10 и 15 кр в M_2 удалось отобрать короткостебельные, устойчивые к заболеваниям формы.

Таблица 2

Мутантные формы, устойчивые к болезням, полученные в результате облучения сортов пшеницы ионизирующими излучениями

Сорт	Мутаген	Заболевание, к которому индуцирована устойчивость	Источник
'Ульяновка', ППГ 1, ППГ 186, ППГ 99	Гамма-лучи	Мучнистая роса	Можаева, 1961
ПППГ 186	Гамма-лучи	Мучнистая роса, желтая ржавчина	Сюй Чень-мань, 1964
'Ульяновка', ППГ 186	Гамма-лучи	Пыльная, твердая головня, мучнистая роса, ржавчина	Валева, 1964
'Лютесценс 62'	Быстрые нейтроны, гамма-лучи	Мучнистая роса, бурая ржавчина	Элышун, Хвостова, 1966
ППГ 186	Гамма-лучи	Комплекс грибных болезней	Можаева, 1966
'Скала'	Гамма-лучи	Бурая ржавчина	Будашкина, Щапова, 1966
'Лютесценс 758'	Гамма-лучи	Бурая и стеблевая ржавчина	Шепелев и др., 1966
ПППГ 821, ПППГ 822, ПППГ 827	Гамма-лучи	Бурая и стеблевая ржавчина	Шепелев и др., 1966
'Гражучай'	Гамма-лучи, рентгеновые лучи	Ржавчины	Венцловас, 1968
'Безостая 1'	Гамма-лучи	Бурая ржавчина	Савченко, Ластович, 1968
'Бельцкая 32'	Гамма-лучи	Бурая ржавчина, мучнистая роса	Гаина, 1972
'Безостая 1'	Хроническое гамма-облучение	Мучнистая роса, бурая ржавчина	Буданов и др., 1975
'Лютесценс 62'	Гамма-лучи	Ржавчина	Володин, 1975

В табл. 1 и 2 представлены некоторые сводные результаты работ по получению мутаций устойчивости у пшеницы с помощью физических и химических мутагенов. Эти данные свидетельствуют о том, что индуцированный мутагенез открывает определенные перспективы для селекции пшеницы на устойчивость к фитопатогенным грибам.

Авторы настоящей статьи не ставили своей целью дать исчерпывающий обзор литературы по индуцированию мутаций устойчивости у пшеницы и совершенно не затронули работ зарубежных авторов (что может быть предметом самостоятельного исследования в силу обширности и разнообразия материала).

ЛИТЕРАТУРА

- Ахунд-Заде И. М., Мамедов Э. М., 1970. Индуцированные мутации у пшеницы. В сб.: Экспериментальный мутагенез растений. Баку : 158—162.
- Байдаулетов О. К., 1972. Влияние мутагенов на формирование пшеницы. В кн.: Отдаленная гибридизация и мутагенез у пшеницы. Алма-Ата : 92—94.
- Байракимов С. И., 1975. Устойчивость мутантов яровой пшеницы к твердой головне. Вестн. с.-х. науки (5) : 47—49.
- Бережной П. П., 1965. Экспериментальный мутагенез у промежуточных пшенично-пырейных гибридов. Автореф. канд. дис., М.
- Буданов В. Е., Лысенков В. И., Щербаков В. К., 1975. Изменение реакции сортов озимой пшеницы к комплексу возбудителей болезни в условиях хронического γ -облучения. Докл. ВАСХНИЛ (3) : 19—21.

- Будашкина Е. Б., 1977. Методы перенесения устойчивости к болезням от диких видов и ее генетический анализ. В кн.: Генетические основы устойчивости растений к болезням. Л. : 211—229.
- Будашкина Е. Б., Шапова А. И., 1966. Экспериментальное получение форм яровой пшеницы, устойчивых к бурой листовой ржавчине. В сб.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М. : 84—86.
- Буханова М. А., 1973. Устойчивость мутантов пшениц к видам ржавчинных грибов. Микология и фитопатология 7 (5) : 454.
- Вазгануш А. А., 1975. Действие рентгеновских лучей и этиленмина на мягкую пшеницу. Автореф. канд. дис. Ереван.
- Валева С. А., 1964. Получение мутаций устойчивости к пыльной и твердой головне у озимой пшеницы с помощью ионизирующей радиации. Радиобиология 4 (2) : 322—328.
- Васильева С. В., 1973. Использование химических мутагенов в фитопатологии. В сб.: Применение химических мутагенов в сельском хозяйстве и медицине. М. : 106—114.
- Венцловас Р. А., 1968. Действие рентгеновских лучей и гамма-лучей на яровую пшеницу. Автореф. канд. дис. Каунас.
- Володин В. Г., 1975. Радиационный мутагенез у растений. Минск.
- Газизов К. Г., 1969. Использование метода создания исходного материала для селекции яровой пшеницы путем воздействия химическими мутагенами. Автореф. канд. дис. Киров.
- Газизов К. Г., Зоз Н. Н., Набойщиков А. М., 1968. О характере изменчивости первого поколения яровой пшеницы под влиянием химических мутагенов. В сб.: Мутационная селекция. М. : 242—246.
- Гаина Л. В., 1972. О создании наследственного разнообразия у некоторых видов и сортов пшеницы при индуцированном мутагенезе. Научн. труды по с.-х. биологии. Одесса : 32—34.
- Гаина Л. В., 1976. Наследственная изменчивость у пшеницы различных уровней плоидности под действием мутагенов. В кн.: Биология и селекция зерновых и зернобобовых культур. Кишинев : 110—133.
- Гаина Л. В., Валева С. А., 1974. Исследование действия мутагенов на сорта и виды различной плоидности. Генетика 10 (1) : 7—14.
- Голубовская И. Н., 1971. Отдаленная гибридизация и перспективы ее использования в селекции. В кн.: Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М. : 222—242.
- Дедуль Ф. А., Зедгенидзе Ш. А., 1971. Влияние химических мутагенов на некоторые сорта пшениц, возделываемых в Грузии. В кн.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М. : 87—95.
- Демченко С. И., 1968. Изучение мутагенного действия N-нитрозоалкиламинов на мягкой пшенице. Автореф. канд. дис. М.
- Дишлер В. Я., 1975. Разработка методов индуцирования мутаций и рекомбинаций у растений. Автореф. докт. дис. Новосибирск.
- Дишлер В. Я., 1974. Действие быстрых нейтронов на генетические системы растений. М. : 67—68.
- Дорофеев В. Ф., 1976. Пшеницы мира. Л. : 358—380.
- Евдокимова В. А., Пивоварова В. В., 1968. Результаты использования мутагенов в селекции зерновых культур в условиях Каменной Степи. В сб.: Мутационная селекция. М. : 30—37.
- Енкен В. Б., 1966. Роль генотипа в экспериментальном мутагенезе. В сб.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М. : 23—24.
- Жогин А. Ф., 1969. Изучение действия химических и физических мутагенов на мягкую пшеницу. Автореф. канд. дис. Краснодар.
- Зоз Н. Н., 1968а. Задачи и проблемы химической селекции растений. В сб.: Мутационная селекция. М. : 5—10.
- Зоз Н. Н., 1968б. Методика использования химических мутагенов в селекции сельскохозяйственных культур. В сб.: Мутационная селекция. М. : 217—230.
- Зоз Н. Н., 1971. Некоторые особенности химического мутагенеза и мутационная селекция. В сб.: Практика химического мутагенеза. М. : 7—12.
- Зоз Н. Н., 1972. Некоторые закономерности действия химических мутагенов на растения. В сб.: Индуцированный мутагенез у растений. Таллин : 263—269.
- Зоз Н. Н., Прийлинн О. Я., 1972. Химический мутагенез у пшеницы. В сб.: Экспериментальный мутагенез в селекции. М. : 390—398.
- Зоз Н. Н., Сальникова Т. В., Пухальский А. В., 1971. Селекционно-ценные мутанты мягкой пшеницы, индуцированные химическими мутагенами. В сб.: Практика химического мутагенеза. М. : 213—218.
- Исмаилов Х. А., Мамедова Ш. Я., 1974. Использование химических мутагенов для выделения устойчивых к твердой головне форм пшеницы. Тр. Ин-та ген. и сел. Азерб. ССР. Баку 2 : 76—78.

- Исмаилов Х. А., Мамедова Ш. Я., Агаева З. М., 1976. Химические мутагены, повышающие устойчивость пшеницы к болезням. В сб.: Эффективность химических мутагенов в селекции. М. : 175—177.
- Кандауров В. И., Хориков О. С., 1975. Химические мутагены в селекции пшеницы. Вестн. с.-х. науки (2) : 18—21.
- Кононенко А. И., 1970. Мутабельность сортов озимой пшеницы при воздействии химическими мутагенами. Автореф. канд. дис. Белая Церковь.
- Короткова А. П., 1969. Влияние ионизирующих излучений на сорта и внутривидовые гибриды озимой пшеницы и их использование в селекции. Автореф. канд. дис. Немчиновка. (Моск. обл.)
- Макарова С. И., 1968. Характеристика некоторых мутантных линий озимой пшеницы. В сб.: Мутационная селекция. М. : 24—27.
- Мальченко В. В., Гуляев Г. В., Хотьковская Е. В., 1976. Экспериментальный мутагенез озимой пшеницы. Действие химических мутагенов на M_1 и частота мутаций в M_2 . Генетика 12 (2) : 25—35.
- Мамалыга В. С., 1974. Изменчивость твердой пшеницы под действием мутагенных факторов. Автореф. канд. дис. Киев.
- Мамедова Ш. Я., Ибрагимов А. И., 1974. Материалы к изучению действия химических мутагенов на устойчивость пшеницы к ржавчине. Тр. Ин-та ген. и сел. Азерб. ССР. Баку 2 : 92—95.
- Мике А., 1976. Роль индуцированных мутаций в селекции растений. Генетика 12 (1) : 166—167.
- Миненков И. Л., 1970. Использование физического и химического мутагенеза для получения исходного материала в селекции пшеницы. Автореф. канд. дис. Харьков.
- Мироненко П. В., 1974. Использование мутагенов в селекции яровой пшеницы. В сб.: Успехи химического мутагенеза в селекции. М. : 207—210.
- Можаева В. С., 1961. Получение хозяйственно-перспективных мутантов у озимой пшеницы под действием гамма-облучения. Радиобиология 1 (4) : 604—610.
- Можаева В. С., 1966. Использование радиомутантов озимой пшеницы в селекционной работе. В сб.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М. : 60—65.
- Молин В. И., 1970. Роль сорта в индуцированной мутационной изменчивости яровой пшеницы. Автореф. канд. дис. Алма-Ата.
- Набойщиков А. М., Газизов К. Г., Ионов Э. Ф., Фанзов Н. М., Зазулина Л. В., 1968. Мутагенное действие N-нитрозоалкил мочевины и 1,4-бис-диазоацетилбутана на яровую пшеницу в разных экологических условиях. В сб.: Мутационная селекция. М. : 13—24.
- Прийлинн О., 1972. Изучение мутантов яровой пшеницы, полученных с помощью химических мутагенов. В сб.: Индуцированный мутагенез у растений. Таллин : 284—294.
- Прийлинн О., Каск К., 1974. Изучение устойчивости мутагенных линий яровой пшеницы, индуцированных химическими мутагенами. Изв. АН ЭССР. Биол. 20 (3) : 250—254.
- Прийлинн О. Я., Каск К. Р., 1973. Получение мутантов яровой пшеницы с повышенной устойчивостью к ржавчинам. В сб.: Применение химических мутагенов в сельском хозяйстве и медицине. М. : 200—202.
- Прийлинн О., Каск К., 1974. Изучение устойчивости мутантных линий яровой пшеницы к ржавчинам. Изв. АН ЭССР. Биол. 23 (4) : 292—297.
- Пыльнев В. М., Бабаянц Л. Т., 1975. Химический мутагенез и возможности селекции озимой пшеницы на иммунитет. В сб.: Химические супермутагены в селекции. М. : 178—184.
- Рапопорт И. А., 1966. Особенности и механизм действия супермутагенов. В сб.: Супермутагены. М. : 9—23.
- Рапопорт И. А., 1975. Индукция иммунитета как очередная задача химического мутагенеза и примерный расчет материала для оптимальной обработки. В сб.: Химические супермутагены в селекции. М. : 5—32.
- Савченко Н. И., Ластович А. С., 1968. Изучение мутантов озимой пшеницы, индуцированных ионизирующими излучениями. В сб.: Применение экспериментальных мутаций в селекции растений. Киев : 31—34.
- Сальникова Т. В., 1966. Роль генотипа в индуцированном мутагенезе. В сб.: Супермутагены. М. : 130—134.
- Сальникова Т. В., Серебряный А. М., 1972. Испытание новых химических мутагенов на мягкой пшенице. Генетика 8 (5) : 21—27.
- Сюй Чень-мань, 1964. Получение мутантов у озимой пшеницы под действием быстрых нейтронов. Радиобиология 4 (3) : 444—450.
- Тыныбаев М. Т., 1971. Сравнительное изучение некоторых химических мутагенов. В сб.: Отдаленная гибридизация и мутагенез у пшеницы. Алма-Ата : 128—134.
- Филипов П. Ф., 1973. Некоторые особенности мутантов и морфозов яровой пше-

- ницы, полученных с использованием гамма-лучей и химических мутагенов. Автореф. канд. дис. Ульяновск.
- Хвостова В. В., 1966. Сравнительный анализ мутагенного действия ионизирующих излучений и химических мутагенов на высшие растения. В сб.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М. : 9—22.
- Хвостова В. В., 1977. Генетический анализ искусственно полученных мутантов, устойчивых к болезням. В сб.: Генетические основы устойчивости растений к болезням. Л. : 175—190.
- Хвостова В. В., Зоз Н. Н., Можаяева В. С., Черный И. В., 1971. Индуцированный мутагенез у пшеницы. В сб.: Теория химического мутагенеза. М. : 107—121.
- Хвостова В., Будашкина Е., 1972. Экспериментальный мутагенез в селекции растений на устойчивость к болезням. Сиб. вестн. с.-х. (3) : 36—40.
- Хвостова В. В., Будашкина Е. Б., 1973. Экспериментальный мутагенез в селекции растений на устойчивость к болезням. В сб.: Генетические основы селекции на иммунитет. М. : 204—231.
- Хвостова В., Сидорова К., 1972. Цитогенетический анализ мутантов, его теоретическое и практическое значение. В сб.: Индуцированный мутагенез у растений. Таллин : 99—112.
- Хориков О. С., Троицкая Л. А., 1974. Изучение устойчивости мутантов яровой пшеницы к бурой ржавчине. Сел. и растениевод. научно-техн. бюл. Шортанды : 111—117.
- Черный И. В., 1968. Сравнительное изучение мутагенного действия гамма-лучей, быстрых нейтронов и этиленмина на яровой пшенице. Автореф. канд. дис. Новосибирск.
- Шепелев В. М., Бабушкина Н. И., Славгородская Л. П., 1966. Мутационная изменчивость отдаленных гибридов под воздействием гамма-лучей. В сб.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М. : 87—91.
- Шкварников П. К., 1966. Значение искусственного получения мутаций в селекции сельскохозяйственных растений. В сб.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М. : 35—46.
- Шкуренко С. В., Байдаулетов О. К., Джангазиева Р. К., Буханова М. А., 1971. Изучение клеточного метаболизма и белкового комплекса у мутантов яровой пшеницы. В сб.: Отдаленная гибридизация и мутагенез у пшеницы. Алма-Ата : 104—120.
- Щеглова Н. С., 1965. Получение хозяйственно-ценных искусственных мутаций у зерновых культур. Генетика (2) : 143—147.
- Щербаков В. К., 1971. Мутационная селекция на иммунитет. Сельск. хоз. за рубежом. Растениеводство (8) : 30—37.
- Щербаков В. К., 1976. Транслокация в селекции растений. Сельск. хоз. за рубежом. Растениеводство (8) : 18—23.
- Эйгес Н. С., 1964. Мутагенный эффект этиленмина и гамма-лучей при воздействии на воздушно сухие семена озимой пшеницы. Радиобиология 4 (1) : 170—179.
- Эйгес Н. С., 1966. Мутагенный эффект разных концентраций этиленмина на озимой пшенице. В сб.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М. : 66—78.
- Эйгес Н. С., 1968. Цитогенетическое исследование мутантов озимой пшеницы, полученных при действии этиленмина. В сб.: Применение экспериментальных мутаций в селекции растений. Киев : 61—63.
- Эйгес Н. С., 1971. Цитогенетический анализ мутантов озимой пшеницы, полученных при действии этиленмина в разных концентрациях. Генетика 7 (6) : 11—24.
- Эйгес Н. С., 1973а. Изучение нерасщепляющихся мутантных семей у озимой пшеницы, полученных под действием этиленмина. Генетика 9 (2) : 5—8.
- Эйгес Н. С., 1973б. Характер мутационной изменчивости у озимой пшеницы под влиянием этиленмина. Генетика 9 (3) : 14—19.
- Эйгес Н. С., Валева С. А., 1961. Сравнительное изучение мутагенного действия гамма-лучей и этиленмина. Радиобиология 1 (2) : 304—307.
- Эйгес Н. С., Ланченко Г. Д., Иванов Ю. А., Вайсфельд Л. И., 1971. Мутанты озимой пшеницы, полученные при действии этиленмина, и селекционная работа с ними. В сб.: Практика химического мутагенеза. М. : 32—45.
- Эйгес Н. С., Тымченко Л. Ф., Блиникова Е. А., 1973. Мутанты озимой пшеницы, устойчивые к пыльной и твердой головне, полученные под действием этиленмина. В сб.: Применение химических мутагенов в сельском хозяйстве и медицине. М. : 194—199.
- Эйгес Н. С., Шведова А. А., 1976. Результаты отборов на искусственном провокационном фоне среди мутантов на устойчивость к пыльной головне. В сб.: Эффективность химических мутагенов в селекции. М. : 170—175.

- Эльшуни К. А., Хвостова В. В., 1966. Мутации, полученные у яровой пшеницы 'Лютесценс 62' после воздействия быстрыми нейтронами и гамма-лучами с частичным снятием повреждающего эффекта излучений. Генетика (6) : 37—46.
- Юкпа Нванкво, 1974. Цитогенетические и морфологические исследования индуцированных мутантов мягкой пшеницы. Автореф. канд. дис. МГУ.
- Allard, R. W., 1960. Principles of plant breeding. New York.
- Konzak, C. F., 1956. Induction of mutations for disease resistance in cereals. Brookhaven Symp. in Biol. 9 : 157—176.
- MacKey, J., 1954. Mutation breeding in polyploid cereals. Acta Agr. Scand. 4 : 549—557.
- MacKey, J., 1962. Mutation experiment in wheat improvement. Symp. on Genetics and Wheat Breeding. Martonvasar: 203—220.
- Sears, E. R., 1956. The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. Brookhaven Sympos. Biol. 9 : 1—22.
- Sears, E. R., 1967. Induced transfer of hairy neck from rye to wheat. Z. Pflanzenzücht. 57 (2) : 4—26.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
17/VI 1977

Hilma PEUSA, Tamara SNAIDER, Oskar PRIILINN

HAIGUSKINDLATE NISUVORMIDE INDUTSEERIMINE MUTAGEENIDE ABIL

Resümee

Artiklis käsitletakse kodumaiste uurijate töö tulemusi füüsikaliste ja keemiliste mutageenide kasutamisel haiguskindlate nisuvormide saamiseks.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaallöoloogia Instituut

Toimetusse saabunud
17. VI 1977

Hilma PEUSHA, Tamara SHNAIDER, Oskar PRIILINN

INDUCED MUTATIONS FOR DISEASE RESISTANCE IN COMMON WHEAT

Summary

The authors present data of Soviet researchers on induced mutations for disease resistance in common wheat after treatment with chemical and physical mutagens.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Experimental Biology

Received
June 17, 1977