

Хильма ПЕУША, Тамара ШНАЙДЕР, Оскар ПРИЙЛИНН

МОНОСОМНЫЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ МУТАНТА ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ

Первое сообщение о генетическом изучении устойчивости растений к болезням опубликовано в начале XX века Р. Биффеном (Biffen, 1905), который при изучении устойчивости популяции пшеницы к желтой ржавчине наблюдал в поколении F_2 простое менделевское расщепление 3:1, где устойчивость контролировалась одним рецессивным геном. Эта работа послужила толчком к дальнейшему генетическому изучению системы паразит—растение-хозяин. Наследование устойчивости мягкой пшеницы к болезням является очень сложной проблемой вследствие значительной изменчивости паразита и появления новых вирулентных штаммов.

Одним из методов изучения генетики устойчивости растения-хозяина может служить метод анеуплоидного анализа, разработанный Э. Сирсом и позволяющий локализовать в определенных хромосомах гены, контролирующие те или иные признаки у сортов пшеницы (Sears, 1953). При проведении моносомного анализа сорт пшеницы, гомозиготный по изучаемому признаку, скрещивается с каждой из 21 моносомной линии сорта яровой пшеницы 'Chinese Spring', используемой в качестве женского родителя (Law, Worland, 1972). Цитологическую идентификацию моносомных растений по каждой из исходных линий и у гибридов F_1 проводят путем подсчета числа хромосом в митозах в меристеме кончиков корней, зафиксированных в ацеталкоголе и окрашенных по Фельгену (Waninge, 1965).

Использование нуллисомных, моносомных и замещенных линий позволило выяснить закономерности наследования устойчивости у ряда сортов пшеницы и локализовать гены, ответственные за резистентность. Так, устойчивость к стеблевой ржавчине у сорта мягкой пшеницы 'Khapstein W 1451' обусловлена генами Sr 15 и Sr 8, локализованными в различных плечах хромосомы 6A (McIntosh, 1972). Моносомный анализ показал, что у сортов пшеницы 'Morocco' и 'Yalta' устойчивость к стеблевой ржавчине контролируется генами, находящимися в хромосоме 3B (Sanghi, Baker, 1974). По данным Э. Сирса с соавторами (Sears и др., 1957), полученным в опытах с замещенными линиями, хромосомы 4B и 1D сорта 'Hope', хромосомы 3B, 2A и 6D сорта 'Thatcher' и хромосомы 7A сорта 'Chinese Spring' несут гены устойчивости к одной или нескольким культурам стеблевой ржавчины. К. Ло и Р. Джонсон (Law, Johnson, 1967), используя линии с межсортовым замещением сорта 'Hope' в 'Chinese Spring', установили, что за устойчивость сорта

'Норе' к бурой ржавчине ответственна хромосома 7В, гены-модификаторы устойчивости находятся в хромосомах 7А и 7D. У сорта 'Скороспелка 35' в результате моносомного анализа в хромосоме 4D был локализован ген, контролирующий устойчивость к бурой ржавчине (Родионова и др., 1974). Рядом авторов (Sears, Briggie, 1969; Baier и др., 1973) удалось идентифицировать гены устойчивости пшеницы к мучнистой росе в хромосоме 7А. Имеются указания на то, что хромосома 7А несет очень тесно сцепленные гены устойчивости пшеницы к стеблевой и листовой ржавчинам и мучнистой росе (Watson, Luig, 1966). Три сцепленных гена устойчивости к этим же заболеваниям локализованы также у сорта 'Норе' в хромосоме 7В (McIntosh и др., 1967).

В большинстве случаев устойчивость растений-хозяев обуславливается доминантными генами. К. Персон и Г. Сидху (1974) обобщили генетические исследования по устойчивости к болезням. Доминантный характер устойчивости к ржавчине отмечался в 292 работах, в то время как рецессивное наследование устойчивости было описано лишь в 36 работах. Установлено, что рецессивный характер наследования устойчивости к желтой ржавчине у сорта 'Cometa Klein' обусловлен рецессивными аллелями, локализованными в хромосомах 4А, 5А и 6А (Singh, Swaminathan, 1959). Имеются указания относительно рецессивного наследования устойчивости пшеницы к бурой (Athwal, Watson, 1957; Dyck и др., 1966) и стеблевой ржавчинам (McIntosh и др., 1967).

Для идентификации хромосом, контролирующих устойчивость мутанта яровой пшеницы Т-13 к бурой ржавчине, и изучения характера наследования устойчивости взрослых растений нами проведен моносомный анализ гибридной популяции F_2 , полученной в результате самоопыления моносомных растений F_1 , происходящих от комбинаций скрещивания моносомной серии сорта 'Chinese Spring' с мутантом Т-13 (поколение M_8). Контролем служила популяция F_2 от скрещивания дисомных растений 'Chinese Spring' с изучаемым мутантом. Мутант Т-13 был выделен из сорта яровой пшеницы 'Норрэн' после обработки семян N-нитрозо-N-метилмочевинной (Прийлинн, 1968). Наряду с некоторыми хозяйственно-ценными свойствами мутант Т-13 характеризуется меньшей восприимчивостью к бурой ржавчине, чем исходный сорт (Прийлинн, Каск, 1971, 1973).

Реакцию растений F_2 на поражение бурой ржавчиной определяли в полевых условиях в фазе флаг-листа. Для заражения использовали смесь трех клонов Ленинградской популяции бурой ржавчины, полученных во Всесоюзном институте растениеводства им. Н. И. Вавилова и расклонированных по методике Л. Михайловой и К. Квитко (1970). Выделенные клоны размножены на проростках яровой пшеницы 'Саратовская 29' за неделю до заражения в поле. Инокуляцию патогеном проводили методом микрокамер. Влажная камера со спорами гриба оставлялась на растении на 24 ч, после чего она снималась. Определение реакции растений на заражение проводили на одиннадцатый день после инокуляции по международной шкале Э. Майнса и Х. Джексона (Mains, Jackson, 1926). К классу устойчивых относили растения с типом пустул 0 (иммунные), 1 (высокоустойчивые) и 2 (умеренно устойчивые). К классу восприимчивых — растения с типом пустул 3 (умеренно восприимчивые) и 4 (сильно восприимчивые).

Полученные экспериментальные данные по расщеплению в популяции 18 линий F_2 обработаны методом χ^2 .

Для определения числа генов, контролирующих устойчивость у мутанта Т-13, а также для локализации этих генов в хромосомах исследовали поколение F_2 . Как можно видеть из табл. 1, у гибридов по 16

Таблица 1

Реакция растений F₂ 'Chinese Spring'×T-13 на поражение бурой ржавчиной

Линия	Изучено растений	Фактическое число растений		Ожидаемое число растений		χ^2 3:1	P
		Восприимчивых	Устойчивых	Восприимчивых	Устойчивых		
1A	37	31	6	27,8	9,2	1,519	0,25—0,10
3A	42	25	17	31,5	10,5	5,363	0,025—0,01
4A	22	17	5	16,5	5,5	0,060	0,9—0,75
5A	42	31	11	31,5	10,5	0,031	0,9—0,75
6A	20	17	3	15,0	5,0	1,066	0,5—0,25
7A	61	33	28	45,8	15,2	14,21**	<0,01
1B	16	13	3	12,0	4,0	0,333	0,75—0,5
2B	9	6	3	6,8	2,2	0,333	0,75—0,5
3B	21	15	6	15,8	5,2	0,142	0,75—0,5
4B	62	36	26	46,5	15,5	9,478**	<0,01
5B	10	8	2	7,5	2,5	0,133	0,75—0,5
6B	30	26	4	22,5	7,5	2,177	0,25—0,1
7B	17	15	2	12,8	4,2	1,588	0,25—0,1
1D	7	7	0	5,3	1,7	2,332	0,25—0,1
3D	39	35	4	29,3	9,7	4,518	0,05—0,025
4D	28	20	8	21,0	7,0	0,190	0,75—0,5
5D	53	44	9	39,8	13,2	1,811	0,25—0,1
7D	18	17	1	13,5	4,5	3,629	0,1—0,05
Дисомикн (конт- роль)	40	29	11	30,0	10,0	0,133	0,75—0,5
Всего*	411	327	84	308,3	102,7	4,512	0,05—0,025

* В сумму не включены данные по линиям 7A и 4B.

** Отклонение от соотношения 3:1 достоверно при $P < 0,01$.

моносомным линиям изученной популяции F₂ и у контрольной дисомной комбинации скрещивания наблюдалось расщепление на восприимчивые и устойчивые растения в соотношении, близком 3:1, что свидетельствует о рецессивном характере устойчивости в данной популяции. Гибриды по моносомным линиям 7A и 4B показали расщепление на восприимчивые и устойчивые растения, значительно отклоняющееся от соотношения 3:1 на высоком уровне значимости, при этом отношение восприимчивых растений к устойчивым в гибридных популяциях по этим линиям составляло 1:1 или 3:2. Это существенное отклонение от теоретически ожидаемого соотношения позволяет считать хромосомы 7A и 4B «критическими», несущими рецессивные гены, которые контролируют устойчивость мутанта T-13 к использованному в опыте клонам Ленинградской популяции бурой ржавчины.

Данные о типах поражения гибридной популяции F₂, представленные в табл. 2, свидетельствуют о том, что только гибриды по моносомным линиям 7A и 4B включают иммунные и высокоустойчивые растения с типом поражения 0 и 1, причем в них число устойчивых растений с типом поражения 0, 1 и 2 гораздо выше, чем в остальных моносомных комбинациях скрещивания, дисомном контроле и у исходных родительских форм (в том числе и у сорта 'Норрэн').

Результаты проведенного моносомного анализа дают основание заключить, что устойчивость мутанта яровой пшеницы T-13, выделенного из сорта 'Норрэн' после обработки химическим мутагеном, имеет рецессивный характер. Гены, контролирующие устойчивость мутанта

Таблица 2

Типы поражения бурой ржавчиной растений F₂ 'Chinese Spring'×T-13

Линии	Количество растений						Всего устойчивых	Всего восприимчивых
	Общее	Типы поражения ржавчиной, баллы						
		0	1	2	3	4		
1A	37	—	—	6	10	21	6	31
3A	42	—	2	15	11	14	17	25
4A	22	—	—	5	10	7	5	17
5A	42	—	—	11	12	19	11	31
6A	20	—	3	—	3	14	3	17
7A	61	4	9	15	12	21	28	33
1B	16	—	—	3	7	6	3	13
2B	9	—	2	1	1	5	3	6
3B	21	—	1	5	8	7	6	15
4B	62	1	12	13	14	22	26	36
5B	10	—	—	2	4	4	2	8
6B	30	—	—	4	9	17	4	26
7B	11	—	1	1	3	6	2	9
1D	7	—	—	—	5	2	0	7
3D	39	—	—	4	9	26	4	35
4D	28	—	4	4	7	13	8	20
5D	53	—	—	9	17	27	9	44
6D	2	—	—	—	2	—	0	2
7D	18	—	—	1	5	12	1	17
T-13	15	—	—	6	6	3	6	9
'Норрэна'	13	—	—	—	2	11	0	13
'Chinese Spring' _{дисом.}	22	—	—	—	7	15	0	22
'Chinese Spring' _{дисом.} ×T-13	40	—	1	10	11	18	11	29

к трем клонам Ленинградской популяции бурой ржавчины, локализованы в хромосомах 7A и 4B.

Полученные нами результаты можно сравнить с данными Г. Ганевой (1976), которая с помощью моносомного анализа определила устойчивость пшеницы к мучнистой росе, бурой и стеблевой ржавчинам. Ею установлено, что в генетическом контроле устойчивости озимого сорта пшеницы 'Аврора' к этим патогенам участвуют гены, локализованные в хромосомах 4B и 7D, а устойчивость сорта 'Koncho'×*Agr. elongatum* обусловлена рецессивными генами, локализованными в хромосомах 7A и 7B.

ЛИТЕРАТУРА

- Ганева Г., 1976. Проучване върху генетичната същност и локализация на гените, обуславящи устойчивостта спрямо *Erysiphe graminis* Dc. f. sp. *tritici* Marchal и някои други биологични особености на *T. aestivum* L. Автореф. дис. канд. с.-х. наук. София.
- Михайлова Л. А., Квитко К. В., 1970. Лабораторные методы культивирования возбудителей бурой ржавчины пшеницы *P. recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex. Des. Микология и фитопатология 4 (3) : 269—273.
- Персон К., Сидху Г., 1974. Генетика взаимоотношений в системе хозяин—паразит. В кн.: Использование мутаций в селекции растений на устойчивость к болезням. Л. : 15—27.
- Прийлинн О., 1968. Действие супермутагенов N-нитрозозтилмочевины и N-нитрозометилмочевины на яровую пшеницу в M₁. В кн.: Мутационная селекция. М. : 249—251.

- Прийлинн О., Каск К., 1971. Устойчивость к ржавчине мутантных линий яровой пшеницы, индуцированных химическими мутагенами. Изв. АН ЭССР. Биол. 20 (3) : 250—254.
- Прийлинн О. Я., Каск К. Р., 1973. Получение яровой пшеницы с повышенной устойчивостью к ржавчинам. В кн.: Применение химических мутагенов в сельском хозяйстве и медицине. М. : 200—202.
- Родионова Н. М., Майстренко О. И., Туров Г. С., 1974. Хромосомная локализация генов устойчивости к 20-й расе бурой ржавчины у молодых растений пшеницы сорта 'Скороспелка 35'. Генетика 10 (6) : 25—29.
- Athwal, D. S., Watson, I. A., 1957. Inheritance of resistance to wheat leaf rust in Mentana, a variety of *Triticum vulgare*. Proc. Linn. Soc. 82 (2) : 245—252.
- Baier, A. C., Zeller, F. J., Oppitz, K., Fischbeck, G., 1973. Monosomen-Analyse der Mehltau- und Schwarzrostresistenz des Sommerweizens 'Solo'. Z. Pflanzenzücht. 70 : 177—194.
- Biffen, R. H., 1905. Mendel's laws of inheritance and breeding. Jour. Agr. Sci. 1 : 4—48.
- Dyck, P. L., Samborski, D. J., Anderson, R. G., 1966. Inheritance of adult plants leaf rust resistance derived from the common wheat varieties Exchange and Frontana. Canad. J. Genet. Cytol. 8 (4) : 665—671.
- Law, C. N., Johnson, R., 1967. A genetic study of leaf rust resistance in wheat. Canad. J. Genet. Cytol. 9 : 805—822.
- Law, C. N., Worland, A. J., 1972. Aneuploidy in wheat and its uses in genetics analysis. In: Plant Breeding Institute Report Cambridge : 25—65.
- Mains, E. B., Jackson, H. S., 1926. Physiologic specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. Phytopathology 16 : 89—120.
- McIntosh, R. A., 1972. Cytogenetical studies in wheat via chromosome location and linkage studies involving *Sr* 13 and *Sr* 8 for reaction to *Puccinia graminis* s. f. *tritici*. Austral. J. Biol. Sci. 25 (4) : 765—773.
- McIntosh, R. A., Luig, N. H., 1967. Genetic and cytogenetic studies of stem rust, leaf rust, and powdery mildew resistances in 'Hope' and related wheat cultivars. Austral. J. Biol. Sci. 20 : 1181—1192.
- Sanghi, A. K., Baker, E. P., 1974. Monosomic analysis of genes conditioning stem rust resistance in two common wheat cultivars. Canad. J. Genet. Cytol. 16 : 281—284.
- Sears, E. R., 1953. Nullisomic analysis in common wheat. Amer. Naturalist. 87 : 245—252.
- Sears, E. R., Loegering, W. Q., 1957. Identification of chromosomes carrying genes for stem rust resistance in four varieties of wheat. Agronomy J. 49 (4) : 208—212.
- Sears, E. R., Briggles, L. W., 1969. Mapping the gene *Pm* 1 for resistance to *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* on chromosome 7A of wheat. Crop. Sci. 9 : 96—97.
- Singh, M. P., Swaminathan, M. S., 1959. Monosomic analysis in bread wheat. III. Identification of chromosomes carrying genes for resistance to two races of yellow rust in 'Cometa Klein'. Indian J. Genet. 19 : 171—175.
- Waninge, J., 1965. A modified method of counting chromosomes in root tip cells of wheat. Euphytica 14 (3) : 249—250.
- Watson, I. A., Luig, N. H., 1966. *Sr* 15 — a new gene for use in the classification of *Puccinia graminis* var. *tritici*. Euphytica 15 : 239—247.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
23/XII 1976

Hilma PEUSA, Tamara SNAIDER, Oskar PRIILINN

SUVINISUMUTANDI PRUUNROOSTERESISTENTSUSE MONOSOOMANALÜÜS

Resümee

Tehti sordi 'Chinese Spring' monosoomse seeria ja suvinisumutandi T-13 ristamisel saadud hübriidse populatsiooni F₂ monosoomanalüüs. Kõrsumisfaasis taimi nakatati Leningradi populatsiooni kuuluva pruunrooste kolme kloni seguga mikrokambrimeetodil. Selgus, et mutandi T-13 pruunroosteresistentsus on retsessiivne ja resistentsust kontrollivad geenid lokaliseeruvad kromosoomides 7A ja 4B.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Ekspérimentaalbioloogia Instituut

Toimetuse saabunud
23. XII 1976

Hilma PEUSHA, Tamara SHNAIDER, Oskar PRIILINN

A MONOSOMIC ANALYSIS OF LEAF RUST RESISTANCE IN MUTANT OF COMMON WHEAT

Summary

A mutant T-13 induced in the spring wheat variety 'Norrena' was crossed with all 21 different monosomic lines of the variety 'Chinese Spring' in order to investigate the inheritance of rust reaction and associate genes for resistance with specific chromosomes. F_2 populations from monosomic plants, together with disomic controls, were grown in the field and inoculated at adult stage with three clones of Leningrad's population of *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. It is shown by segregation in the F_2 that the resistance of adult plants of mutant T-13 to the three clones of leaf rust is controlled by recessive genes located in 7A and 4B chromosomes.

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

Received
Dec. 23, 1976