

<https://doi.org/10.3176/biol.1979.3.06>

УДК 631.523 : 633.1

Хильма ПЕУША, Тамара ШНАЙДЕР

ПУТИ ПОПОЛНЕНИЯ ФОНДА ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К БОЛЕЗНЯМ

В течение последних 50 лет основным способом селекции на иммунитет у растений был метод беккроссов с использованием моногенной вертикальной (специфической) устойчивости. Такое широкое использование специфической устойчивости в селекционных программах объясняется тем, что она наследуется олигогенно, хорошо менделирует, просто тестируется. Созданные таким путем сорта имели коммерческую ценность и быстро распространялись, занимая огромные посевные площади. Однако селекция сортов с моногенной устойчивостью оказалась малоэффективной, так как сопровождалась быстрой эволюцией патогена на устойчивых сортах от авирулентности к вирулентности. На смену сортам, потерявшим устойчивость, пришли новые, также несущие гены расспецифической устойчивости. Результатом этого было постепенное обеднение генофонда, поскольку в селекции использовалось ограниченное число генов устойчивости, а гены, утратившие устойчивость, вообще элиминировались. Таким образом, генетически идентичные или сходные по своей генетической основе сорта, высеваемые на больших площадях, привели к распространению монокультуры (Marshall, 1977). Это создало идеальные условия для быстрой эволюции вирулентности у патогенов и привело к опустошительным эпифитотиям. Наиболее эффективным способом защиты растений от болезней и вредителей служит химический метод, однако широкое использование пестицидов приводит к появлению резистентных к ним насекомых и грибов.

Решить проблему генетической однородности можно только восстановлением утраченных в ходе селекции сортов, чистых линий и гибридов. Для этого предлагаются следующие пути (Harlan, 1977).

1. Создание и использование в производстве мультилинейных сортов, составленных из почти изогенных линий, различающихся по одному фактору устойчивости (Vorlaug, 1959), причем линия, потерявшая устойчивость, обычно заменяется другой. Мультилинейные сорта в отличие от чистотлинейных влияют на формирование расовой структуры патогена, стабилизируют ее и тем самым могут снизить скорость нарастания эпифитотии.

2. Мозаичное размещение в одном эпидемиологическом районе сортов с различной по происхождению устойчивостью к болезням также может обеспечить некоторую стабильность патогенной популяции данного района (Knott, 1971).

3. Использование селекции на горизонтальную устойчивость и толерантность весьма перспективно и может обеспечить сохранение устойчивости на более длительный период (Borojevič, 1974; Mücke, 1974; Тарасенко, 1978). Однако пока нет достаточно удовлетворительных тестов на

горизонтальную устойчивость (Берлянд-Кожевников и др., 1975). В литературе имеются данные об индукции мутаций толерантности (Frey и др., 1977), но использование их в селекционных программах пока связано со многими трудностями.

По данным ЮНЕСКО, ежегодные потери урожая от болезней составляют примерно 20% (Тарасенко, 1978). Селекционный процесс в настоящее время должен быть направлен не только на защиту урожая от потерь, но и на сохранение естественного фонда генов устойчивости к болезням. Для решения этих проблем селекционеры используют методы отбора, отдаленной гибридизации, индуцированного мутагенеза.

При использовании метода мутационной селекции возникает необходимость оценки генетических ресурсов устойчивости у данного вида. Следует отметить (Samborsky, 1977), что этот метод необходим для повышения частоты появления полезных мутаций, а не для увеличения общего числа мутаций. Если в природных популяциях обнаруживаются гены устойчивости, то обычно для их сохранения используется отдаленная гибридизация с последующими беккроссами, а если же они не обнаруживаются, то единственной возможностью становится индуцированный мутагенез (Васильева, 1973).

Метод индуцированного мутагенеза позволяет расширить генетическую изменчивость за счет возникновения под действием мутагенов новых аллелей, локусов и цитоплазматических мутаций (Хвостова, Будашкина, 1973; Лоугеринг, 1974; Эйгес, 1977). Этот метод селекции незаменим при искусственном получении транслокаций, разделении тесно сцепленных генов, блоков генов, при селекции на толерантность (Жогин, 1969; Щербаков, 1971, 1975; Персон, Сидху, 1974). Из обзора работ по индуцированному мутагенезу (Kleinhofs, Konzak, 1977) следует, что любая генная мутация, встречающаяся в природе, может быть вызвана мутагенами. Искусственно индуцированные аллели могут представлять локусы, ранее не обнаруженные в природных популяциях. Многие мутагены могут увеличивать частоту рекомбинаций, а хромосомные обмены можно использовать для передачи генов от одних видов к другим. С помощью индуцированных мутаций у целого ряда сельскохозяйственных культур уже созданы сорта с ценными в хозяйственном отношении признаками. В настоящее время на мировой рынок выпущено более 100 сортов продовольственных и декоративных культур, полученных с применением различных мутагенов (Рапопорт, 1977). Путем индуцированного мутагенеза удалось повысить устойчивость к заболеваниям у 13 сортов пшеницы и у 9 сортов бобовых культур (Мике, 1976).

В нашей стране районирован сорт яровой пшеницы 'Новосибирская 67', слабо поражающийся бурой и стеблевой ржавчинами, который получен в результате воздействия гамма-лучами на сорт 'Новосибирская 7' (Черный, 1968; Володин, 1975). После обработки семян пшеницы гамма- и рентгеновскими лучами в Литве выделен устойчивый к ржавчине сорт 'Гражучай' (Венцловас, 1968).

Зарубежными селекционерами получены такие иммунные сорта пшеницы, как 'Стадлер' (устойчив к грибным заболеваниям, получен под действием быстрых нейтронов), 'Р 836' (устойчив к листовой ржавчине, выделен после обработки рентгеновскими лучами), 'Синвалохо Гамма' (устойчив к листовой и стеблевой ржавчинам, получен после обработки гамма-лучами) (Зоз, 1971; Хвостова, Будашкина, 1972). Сорт 'Riley 67' устойчив к листовой ржавчине получил в результате индуцированной транслокации от *Aegilops umbellulata* (Нотт, 1974). В литературе описаны формы овса, устойчивые к корончатой ржавчине, мутанты пшеницы, устойчивые к бурой и стеблевой ржавчинам, к мучнистой росе,

к пыльной и твердой головне, мутанты ячменя, устойчивые к мучнистой росе и желтой карликовости (Freisleben, Lein, 1942; Mac Key, 1954, 1962; Konzak, 1956, 1973; Allard, 1960; Валева, 1964; Эйгес, 1964; Можаяева, 1966; Шепелев и др., 1966; Эльшуни, Хвостова, 1966; Савченко, Ластович, 1968; Газизов, 1969; Кононенко, 1970; Прийлинн, Каск, 1971, 1973; Abdel-Nak, Kamel, 1974; Kiraly, Barbaš, 1974; Байракимов, 1975; Johnson, Allen, 1975; Исмаилов и др., 1976; Эйгес, Шведова, 1976; Micke, 1977; Haniš и др., 1977; Frey и др., 1977; Simons, Frey, 1977).

У значительного числа описанных в литературе индуцированных мутантов устойчивость к патогенам контролируется олигогенно. При моногенном характере наследования устойчивости выделение устойчивых форм не представляет трудности, поскольку специфическая устойчивость характеризуется четким менделированием.

В качестве мутагенных факторов широко используются как физические (рентгеновские и гамма-лучи, быстрые нейтроны), так и химические агенты. Из химических мутагенов чаще всего применяются этиленмин (ЭИ), N-нитрозо-N-этилмочевина (НЭМ), N-нитрозо-N-метилмочевина (НММ), N-нитрозо-N-диметилмочевина (НДММ), 1,4-бисдиазоацетилбутан (ДАБ), этилметансульфонат (ЭМС) и другие (Зоз, 1968, 1971; Сальникова, Серебряный, 1972; Рапопорт, 1975; Haniš, 1974; Raut и др., 1974). Установлены наиболее эффективные концентрации химических мутагенов для индукции мутаций устойчивости у пшеницы (Эйгес, 1964, 1966, 1968, 1973; Исмаилов, Мамедова, 1974 и др.). Наибольший процент мутантов, устойчивых к бурой и стеблевой ржавчинам, мучнистой росе, пыльной и твердой головне, получен при использовании ЭИ, диметилсульфата (ДМС), НММ, НЭМ в концентрациях 0,010—0,012%. При повышении доз этих мутагенов до 0,025% или снижении их до 0,006% появляются формы, восприимчивые к болезням. По данным ряда исследователей (Рапопорт, 1966; Демченко, 1968; Тыныбаев, 1971; Юкпа, 1974), НММ и НЭМ — наиболее эффективные мутагены, способные индуцировать доминантные и системные мутации.

Оптимальными дозами ионизирующих излучений являются 10—15 кР (Sears, 1956; Можаяева, 1961; Нотт, 1974). При облучении быстрыми нейтронами наибольший выход мутаций устойчивости у пшеницы и ячменя наблюдается при дозах от 250 до 750 рад (Тарасенко, 1974). В основном облучают семена, но можно облучать также взрослые растения или пыльцу — это зависит от конкретных целей, стоящих перед селекционером.

Для индуцирования мутаций устойчивости к болезням важное значение имеют специфичность действия мутагенного фактора и особенности объекта. Так, в результате облучения семян ячменя гамма-лучами были получены устойчивые к мучнистой росе растения (Favret, 1960), а при использовании в качестве мутагена оксиэтилена не удалось выделить устойчивых форм. Н. С. Эйгес (1964) установила, что у пшеницы ЭИ индуцировал 23 формы, устойчивые к мучнистой росе и желтой ржавчине, гамма-лучи индуцировали 15 форм, а тепловые нейтроны — 2 формы.

Выход мутаций устойчивости зависит от использованного мутагена, объема обрабатываемой популяции, режима обработки, условий выращивания и сроков уборки растений (Kleinhofs, Konzak, 1977). Считается, что для получения поколения M_2 достаточно 5 тысяч обработанных семян, при этом жизнеспособность обработанного материала должна составлять не менее 60%. Для пшеницы и ячменя рекомендуется густой посев в M_1 с целью получения в M_2 по 30—35 растений на одно растение M_1 .

По данным В. М. Пыльнева и Л. Т. Бабаянца (1975), частота возникновения мутаций устойчивости к бурой и стеблевой ржавчинам у пшеницы сорта 'Прибой' после обработки НММ составляла 0,31%. Е. Б. Будашкина и А. И. Шапова (1966) получили 3% устойчивых к бурой ржавчине семей M_2 после обработки гамма-лучами пшеницы сортов 'Скала' и 'Лютесценс 758'. Частоту появления мутаций устойчивости к заболеваниям у пшеницы и ячменя хорошо иллюстрирует табл. II в работе М. Ханиша (Haniš и др., 1977), откуда видно, что они могут быть получены с приемлемой частотой.

Выход мутаций устойчивости в значительной степени зависит от генотипа обрабатываемого сорта (Енкен, 1966; Сальникова, 1966). При сравнительном изучении действия гамма-лучей на сорта пшеницы 'Ульяновка' и 'ППГ 186' было установлено, что у сорта 'ППГ 186' мутаций устойчивости к пыльной головне появилось в четыре раза больше, чем у сорта 'Ульяновка' (Валева, 1964). Аналогичные данные получены В. И. Молиным (1970), который у пшеницы сорта 'Теремок' в результате обработки семян гамма-лучами и ЭИ выделил мутантных растений в 4—6 раз больше, чем при аналогичной обработке у сорта 'Цезиум'.

Индукцированная мутагенами устойчивость к заболеваниям наследуется сравнительно слабо. Мутанты, устойчивые к болезням в M_2 , наследуют этот признак в M_3 только в 55,5% случаев. И. Л. Миненков (1970) отмечает слабое наследование индуцированных физиологических свойств (от 7 до 33%) — урожайности, зимостойкости, устойчивости к болезням.

Как правило, природные гены устойчивости являются доминантными. У индуцированных мутантов устойчивость может быть доминантной, рецессивной, аддитивной в зависимости от генотипа растения, характера мутации и экологических условий (Набойщиков и др., 1968; Дорофеев, 1976). Для практической селекции предпочтительнее рецессивные мутации, так как они придают растениям неспецифическую устойчивость (Хвостова, 1977). Однако использование неспецифической устойчивости осложняется полигенным характером наследования, а также отсутствием удовлетворительных тестов оценки устойчивости.

Особенно перспективной следует считать индукцию мутаций толерантности (Marshall, 1977). Толерантность — это тип реакции хозяина, при которой на растении образуются характерные для восприимчивого сорта пустулы паразита, но несмотря на это растение формирует урожай на уровне стандартного сорта (Simons, 1966). Наследуется толерантность как количественный признак (Simons, 1969). Мутации толерантности были индуцированы у овса сорта 'Clintland' в результате обработки семян ЭМС (Simons, Frey, 1977). Индукция мутаций толерантности, как и мутаций неспецифической устойчивости, является исключительно важной для решения проблемы взаимоотношений хозяин—паразит (Micke, 1974, 1977).

Интересным представляется путь мутационной селекции на индуцирование генов-модификаторов (Samborsky, 1977). Так, например, устойчивость сорта можно повысить за счет накопления генов-модификаторов. Примером этому может служить сорт 'Frontana', имеющий ген устойчивости к бурой ржавчине Lr 13 и природные гены-модификаторы. На основе этого сорта созданы сорта 'Manitou' и 'Chris', которые в первые годы возделывания по устойчивости не отличались от 'Frontana', но 'Manitou' вскоре потерял устойчивость, а 'Chris' продолжал сохранять ее. По-видимому, он обладал природными генами-модификаторами, но не в таком количестве, как высокоустойчивый 'Frontana'.

Выделение мутаций устойчивости обычно проводится на провокаци-

онных фонах. Если селекция преследует практические цели, очень важно не допустить переопыления в M_1 (Samborsky, 1977). Обычно выделение мутантов начинают в M_2 (Зоз, 1968), но если отбор проводится на фоне естественного заражения (хотя это возможно только в годы сильного распространения эпифитотий), то его следует начать в M_1 . А. М. Набойщикову и др. (1968) удалось отобрать в M_1 формы, устойчивые к мучнистой росе и бурой ржавчине. В. В. Хвостова и Е. Б. Будашкина (1972, 1973) рекомендуют начинать отбор устойчивых растений в M_3 . В литературе имеются сообщения о выделении устойчивых форм и в более поздних поколениях, например, в M_4 (Jeličić и др., 1976). После облучения семян гамма-лучами К. Бороевич (Vogoević, 1976) выделила устойчивые к бурой ржавчине мутанты в M_{14} .

Практически не удается получить мутации устойчивости, не сцепленные с отрицательными в хозяйственном отношении признаками, поэтому целесообразно проводить повторную обработку мутагенами (Шкварников, 1966; Рапопорт, 1975). В. С. Можяева (1961) после обработки гамма-лучами получила мутант, обладающий комплексной устойчивостью к мучнистой росе, ржавчине, пыльной и твердой головне, но имеющий высокую и тонкую соломину, а после повторной обработки его она выделила иммунные формы с коротким стеблем.

Отобранные устойчивые мутанты представляют собой сырой материал для селекции и требуют дальнейшей работы с ними. Их необходимо скрещивать с исходным сортом для определения доминантности или рецессивности индуцированного признака устойчивости (Хвостова, Сидорова, 1972), включать в селекционные программы, составлять из отдельных устойчивых линий мультилинейные сорта.

Одним из способов пополнения фонда генов устойчивости к болезням может служить перенос этих генов от диких видов злаков к культурным в результате объединения геномов разных родов и видов, или же путем замещения отдельных хромосом или их участков чужеродными хромосомами.

Метод отдаленной гибридизации с привлечением диких видов широко используется для создания устойчивых к болезням форм злаков уже на протяжении многих лет. С помощью этого метода удалось создать ценный исходный материал для селекции. С успехом преодолевается и основная трудность, с которой приходится сталкиваться при создании отдаленных гибридов, — стерильность поколения F_1 (Цицин, 1970).

По-видимому, более перспективным, хотя и намного более сложным является путь получения транслокаций с целью переноса отдельных сегментов хромосом от одного вида к другому, что дает возможность совместить отдельные желательные признаки родительских форм и избежать возврата к одному из родителей в ходе беккроссирования, неизбежного при отдаленной гибридизации. Спонтанное возникновение транслокаций в естественных условиях происходит чрезвычайно редко, и поэтому для повышения частоты появления хромосомных обменов используют мутагенные факторы — гамма- и рентгеновские лучи, тепловые нейтроны, химические мутагены.

Основными видами злаков, служащими источниками устойчивости к болезням у пшеницы, являются рожь, пырей, эгилопс и некоторые виды диких пшениц (Shands, 1941; Allard, Shands, 1954; Driscoll, Jensen, 1964; Wienhues, 1967; Knott, 1968; Dyck, Kerber, 1970; McIntosh, Gyarfás, 1971; Jorgensen, Jensen, 1972; Cauderon и др., 1973; Bartoš и др., 1973; Kerber, Dyck, 1973; Dvořák, 1977).

Впервые удалось перенести устойчивость к листовой ржавчине мягкой пшенице от *Aegilops umbellulata* Э. Р. Сирсу (Sears, 1956). Вначале

были созданы линии пшеницы сорта 'Чайниз Спринг' с добавлением отдельных хромосом *Ae. umbellulata*. Одна из этих линий несла хромосому, ответственную за устойчивость к листовой ржавчине. Затем было получено растение, у которого к полному набору хромосом пшеницы была добавлена изохромосома эгилопса, контролирующая устойчивость. Это растение было облучено до мейоза, и пылью облученного растения опылены растения того же сорта. В потомстве гибридов среди нескольких тысяч растений у 40 имелись различного типа хромосомные обмены, и только у 1 растения хромосома с транслокацией не несла вредных признаков и хорошо передавалась через гаметы обоего пола. Гомозиготные по этой транслокации растения отличались устойчивостью к листовой ржавчине и несколько более поздним созреванием. Выделенная линия получила название 'Трансфер'. Как показали последующие цитогенетические исследования, 'Трансфер' имеет концевую транслокацию участка хромосомы *Ae. umbellulata* на хромосому 6В пшеницы (Sears, 1966; Kimber, 1967).

Большая часть индуцированных транслокаций представляет собой обмены терминальными сегментами. Более желательными являются интеркалярные включения, при которых сегмент чужеродного хроматина включается в хромосому пшеницы без потери хроматина последней. Однако этот тип транслокации очень редко встречается, поскольку он требует наличия двух разрывов в чужеродной хромосоме и одного разрыва в хромосоме пшеницы. Э. Р. Сирс (Sears, 1956) указывал, что если в чужеродной хромосоме имеются вредные гены, то при интеркалярной транслокации более вероятен перенос полезного гена без одновременного переноса нежелательных генов, чем при терминальной транслокации. Даже в том случае, если чужеродная хромосома не оказывает нежелательного эффекта, при терминальной транслокации неизбежно происходит перенос некоторого количества хроматина пшеничной хромосомы в чужеродную, что может привести к инактивации этого участка и обусловить снижение мощности и фертильности растений и т. д.

С помощью облучения удалось индуцировать транслокации, в результате которых устойчивость к болезням была передана от пырея мягкой пшенице (Larter, Elliott, 1956; Elliott, 1957; Qureshi и др., 1961; Knott, 1968; Dvořák, Knott, 1977). В результате облучения гамма-лучами получена линия овса, устойчивая к мучнистой росе: сегмент хромосомы *Avena barbata* был транслоцирован на хромосому *A. sativa* (Thomas, Taing, Aung, 1977). Из линии пшеницы 82а 1-2-4-7, имеющей 20 пар нормальных хромосом и 2 пары телоцентрических (одна из них — телоцентрическая хромосома ржи — несла гены устойчивости к болезням), после облучения и последующего самоопыления в M_3 были выделены линии, из которых одна несла транслокацию участка хромосомы ржи. Эта линия, названная 'Трансек', образует 21 бивалент в метафазе I мейоза, гомозиготна по устойчивости к листовой ржавчине и мучнистой росе с моногенным доминантным типом устойчивости (Driscoll, Jensen, 1963, 1965; Driscoll, 1968). Путем моносомного анализа было установлено, что в транслокации участвует хромосома 4А пшеницы. Транслоцированный на пшеничную хромосому участок представляет собой сравнительно большой сегмент ржаной хромосомы, занимающий терминальное положение (Driscoll, Andersen, 1967; Driscoll, Bielg, 1968; Driscoll, 1968; Luig, 1969).

Важную роль при переносе генов как из одного генома пшеницы в другой, так и из чужеродной хромосомы в хромосомы мягкой пшеницы может играть функциональная активность хромосомы 5В мягкой

пшеницы. В длинном плече хромосомы 5В локализован ген, подавляющий конъюгацию гомеологичных, т. е. относящихся к различным геномам, хромосом (Okamoto, 1957; Riley, Chapin, 1958). Установлено также, что геномы диплоидных видов *Ae. speltooides* и *Ae. mutica* обладают способностью подавлять активность хромосомы 5В. При удалении хромосомы 5В из генома пшеницы (в случае моносомии или нуллисомии по 5В хромосоме) или при подавлении ее активности геномом одного из диких видов эгилопса в мейозе происходит конъюгация не только гомологов, но и гомеологических хромосом. При отсутствии хромосомы 5В возможен обмен между гомеологичными хромосомами с образованием реципрокных транслокаций. Подавлением активности 5В хромосомы геномом *Ae. speltooides* была получена форма мягкой пшеницы 'Компэйр', устойчивая к желтой ржавчине, что явилось результатом транслокации сегмента хромосомы *Ae. comosa* на хромосому 2D мягкой пшеницы (Riley и др., 1968).

Перенос чужеродного генетического материала от одного вида к другому возможен также путем объединения телоцентрических хромосом, которые образуются при делении хромосом, особенно унивалентных, поперек, по центромере (misdivision). Высказывается предположение о том, что существует генетически обусловленная тенденция различных хромосом к делению по центромере. Слияние телоцентриков позволяет достичь переноса нужного гена в тех случаях, когда хромосомы скрещиваемых видов генетически и цитологически слишком различны и между ними никакими способами не удастся добиться конъюгации. Некоторые чужие хромосомы при конъюгации не замещают пшеничные гомологи даже при подавлении активности хромосомы 5В. В этих случаях можно попытаться ввести нужный ген путем использования телоцентриков.

При использовании в качестве доноров устойчивости родственных пшенице видов и родов пока не достигнуто значительных результатов. Это обусловлено тем, что мы еще не научились полностью освободиться от нежелательных признаков, вносимых в геном мягкой пшеницы. Однако анализ результатов работ по индуцированному мутагенезу и переносу различными методами генов устойчивости позволяет высказать надежду на то, что индукция мутаций устойчивости к болезням у растений является реальной задачей и поможет восстановить утраченное генетическое разнообразие сортов и предохранить от полной элиминации существующий ныне запас генов устойчивости к заболеваниям.

ЛИТЕРАТУРА

- Байракимов С. И. Устойчивость мутантов яровой пшеницы к твердой головне. — Вестн. с.-х. науки Казахстана, 1975, № 5, с. 47—49.
- Берлянд-Кожеников В. М., Михайлова Л. А., Левитин М. М. Генетика ржавчинных грибов в связи с селекцией зерновых культур на болезнеустойчивость. — В кн.: Ржавчина хлебных злаков, М., 1975, с. 67—80.
- Будашкина Е. Б., Шапова А. И. Экспериментальное получение форм яровой пшеницы, устойчивых к бурой листовой ржавчине. — В кн.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М., 1966, с. 84—86.
- Валева С. А. Получение мутаций устойчивости к пыльной головне у озимой пшеницы с помощью ионизирующей радиации. — Радиобиология, 1964, т. 4, № 2, с. 322—328.
- Васильева С. В. Использование химических мутагенов в фитопатологии. — В кн.: Применение химических мутагенов в сельском хозяйстве и медицине. М., 1973, с. 106—114.
- Венцловас Р. А. Действие рентгеновских лучей и гамма-лучей на яровую пшеницу. — Автореф. канд. дис. Каунас, 1968.

- Володин В. Г. Радиационный мутагенез у растений. Минск, 1975.
- Газизов К. Г. Исследование метода создания исходного материала для селекции яровой пшеницы путем воздействия химическими мутагенами. — Автореф. канд. дис. Киров, 1969.
- Демченко С. И. Изучение мутагенного действия N-нитрозоалкиламида на мягкую пшеницу. — Автореф. канд. дис. М., 1968.
- Дорофеев В. Ф. Пшеницы мира. Л., 1976, с. 358—380.
- Енкен В. Б. Роль генотипа в экспериментальном мутагенезе. — В кн.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М., 1966, с. 23—24.
- Жогин А. Ф. Изучение действия химических и физических мутагенов на мягкую пшеницу. — Автореф. канд. дис. Краснодар, 1969.
- Зоз Н. Н. Задачи и проблемы химической селекции растений. — В кн.: Мутационная селекция. М., 1968, с. 5—10.
- Зоз Н. Н. Некоторые особенности химического мутагенеза и мутационная селекция. — В кн.: Практика химического мутагенеза. М., 1971, с. 7—12.
- Исмаилов Х. А., Мамедова Ш. Я. Использование химических мутагенов для выделения устойчивых к твердой головке форм пшеницы. — Тр. Ин-та ген. и сел. Азерб. ССР. Баку, 1974, т. 2, с. 76—78.
- Исмаилов Х. А., Мамедова Ш. Я., Агаева З. М. Химические мутагены, повышающие устойчивость пшеницы к болезням. — В кн.: Эффективность химического мутагенеза в селекции. М., 1976, с. 175—177.
- Кононенко А. И. Мутабельность сортов озимой пшеницы при воздействии химическими мутагенами. — Автореф. канд. дис. Белая Церковь, 1970.
- Лоугеринг В. К. Применение межорганизменной генетики в мутационной селекции на устойчивость к болезням. — В кн.: Использование мутаций в селекции растений на устойчивость к болезням. Л., 1974, с. 4—14.
- Мике А. Роль индуцированных мутаций в селекции растений. — Генетика, 1976, т. 12, № 1, с. 166—167.
- Миненков И. Л. Использование физического и химического мутагенеза для получения исходного материала в селекции яровой пшеницы. — Автореф. канд. дис. Харьков, 1970.
- Можаяева В. С. Получение хозяйственно-перспективных мутантов у озимой пшеницы под действием гамма-облучения. — Радиобиология, 1961, т. 1, № 4, с. 604—610.
- Можаяева В. С. Использование радиомутантов озимой пшеницы в селекционной работе. — В кн.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М., 1966, с. 60—65.
- Молн В. И. Роль сорта в индуцированной мутационной изменчивости яровой пшеницы. — Автореф. канд. дис. Алма-Ата, 1970.
- Набойщиков А. М., Газизов К. Г., Ионон Э. Ф., Фаизов Н. М., Зазулина Л. В. Мутагенное действие N-нитрозоалкилмочевин и 1,4-бисдиазоацетилбутана на яровую пшеницу в разных экологических условиях. — В кн.: Мутационная селекция. М., 1968, с. 13—24.
- Нотт Д. Р. Использование индуцированных транслокаций для переноса генов устойчивости к болезням из интродуцированных видов растений в пшеницу. — В кн.: Использование мутаций в селекции растений на устойчивость к болезням. Л., 1974, с. 61—78.
- Персон К., Сидху Г. Генетика взаимоотношений в системе хозяин—паразит. — В кн.: Использование мутаций в селекции растений на устойчивость к болезням. Л., 1974, с. 15—27.
- Прийлинн О., Каск К. Устойчивость к ржавчине мутантных линий яровой пшеницы, индуцированных химическими мутагенами. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1971, т. 20, № 3, с. 250—254.
- Прийлинн О. Я., Каск К. Р. Получение мутантов яровой пшеницы с повышенной устойчивостью к ржавчинам. — В кн.: Применение химических мутагенов в сельском хозяйстве и медицине. М., 1973, с. 200—202.
- Пыльнев В. М., Бабаянц Л. Т. Химический мутагенез и возможности селекции озимой пшеницы на иммунитет к ржавчинам. — В кн.: Химические супермутagens в селекции. М., 1975, с. 178—184.
- Рапопорт И. А. Особенности и механизм действия супермутagens. — В кн.: Супермутagens. М., 1966, с. 9—23.
- Рапопорт И. А. Индукция иммунитета как очередная задача химического мутагенеза и примерный расчет материала для оптимальной обработки. — В кн.: Химические супермутagens в селекции. М., 1975, с. 5—32.
- Рапопорт И. А. Определение частоты неизвестных ранее мутаций при опытах по химическому мутагенезу в селекции. М., 1977, с. 3—36.
- Савченко Н. И., Ластович А. С. Изучение мутантов озимой пшеницы, индуцированных ионизирующими излучениями. — В кн.: Применение экспериментальных мутаций в селекции растений. Киев, 1968, с. 31—34.

- Сальникова Т. В. Роль генотипа в индуцированном мутагенезе. — В кн.: Супер-мутагены. М., 1966, с. 130—134.
- Сальникова Т. В., Серебряный А. М. Испытание новых химических мутагенов на мягкой пшенице. — Генетика, 1972, т. 8, № 5, с. 21—27.
- Тарасенко Н. Д. Использование ионизирующих излучений и химических мутагенов в селекции сельскохозяйственных растений. — В кн.: Генетические методы в селекции растений. М., 1974, с. 106—118.
- Тарасенко Н. Д. Индуцированные мутации и устойчивость сельскохозяйственных культур к заболеваниям. — Вестн. с.-х. науки, 1978, № 2, с. 93—96.
- Тыныбаев М. Т. Сравнительное изучение некоторых химических мутагенов. — В кн.: Отдаленная гибридизация и мутагенез у пшеницы. Алма-Ата, 1971, с. 128—134.
- Хвостова В. В. Генетический анализ искусственно полученных мутантов, устойчивых к болезням. — В кн.: Генетические основы устойчивости растений к болезням. Л., 1977, с. 175—190.
- Хвостова В., Будашкина Е. Экспериментальный мутагенез в селекции растений на устойчивость к болезням. — Сиб. вест. с.-х. науки, 1972, № 3, с. 36—46.
- Хвостова В. В., Будашкина Е. Б. Экспериментальный мутагенез в селекции растений на устойчивость к болезням. — В кн.: Генетические основы селекции на иммунитет. М., 1973, с. 204—231.
- Хвостова В., Сидорова К. Цитогенетический анализ мутантов, его теоретическое и практическое значение. — В кн.: Индуцированный мутагенез у растений. Таллин, 1972, с. 99—112.
- Цицин Н. В. Отдаленная гибридизация как фактор эволюции и важнейший метод создания новых видов, форм и сортов растений и пород животных. — В кн.: Отдаленная гибридизация растений. М., 1970, с. 3—42.
- Черный И. В. Сравнительное изучение мутагенного действия гамма-лучей, быстрых нейтронов и этиленмина на яровой пшенице. — Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1968.
- Шепелев В. М., Бабушкина Н. И., Славогородская Л. П. Мутационная изменчивость отдаленных гибридов под воздействием гамма-лучей. — В кн.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М., 1966, с. 87—91.
- Шкварников П. К. Значение искусственного получения мутаций в селекции сельскохозяйственных растений. — В кн.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М., 1966, с. 35—46.
- Щербаков В. К. Мутационная селекция на иммунитет. — Сельское хоз. за рубежом. Растениеводство, 1971, № 8, с. 30—37.
- Щербаков В. К. Проблемы иммунитета растений. — Вестн. с.-х. науки, 1975, № 3, с. 76—89.
- Эйгес Н. С. Мутагенный эффект этиленмина и гамма-лучей при воздействии на воздушно-сухие семена озимой пшеницы. — Радиобиология, 1964, т. 4, № 1, с. 170—179.
- Эйгес Н. С. Мутагенный эффект разных концентраций этиленмина на озимой пшенице. — В кн.: Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции. М., 1966, с. 66—78.
- Эйгес Н. С. Цитогенетическое исследование мутантов озимой пшеницы, полученных при действии этиленмина. — В кн.: Применение экспериментальных мутаций в селекции растений. Киев, 1968, с. 61—63.
- Эйгес Н. С. Изучение нерасщепляющихся мутантных семей у озимой пшеницы, полученных при действии этиленмина. — Генетика, 1973, т. 9, № 2, с. 5—8.
- Эйгес Н. С. Индуцированные этиленмином мутации устойчивости к грибным заболеваниям, полученные у озимой пшеницы. — В кн.: Химический мутагенез и создание сортов интенсивного типа. М., 1977, с. 80—86.
- Эйгес Н. С., Шведова А. А. Результаты отборов на искусственном провокационном фоне среди мутантов на устойчивость к пыльной головне. — В кн.: Эффективность химического мутагенеза в селекции. М., 1976, с. 170—175.
- Эльшунин К. А., Хвостова В. В. Мутации устойчивости, полученные у яровой пшеницы 'Лютесценс 62' после воздействия быстрыми нейтронами и гамма-лучами с частичным снятием повреждающего эффекта излучений. — Генетика, 1966, № 6, с. 37—46.
- Юкпа Нванкво. Цитогенетические и морфологические исследования индуцированных мутантов мягкой пшеницы. — Автореф. канд. дис. МГУ, 1974.
- Abdel-Hak, T., Kamel, A. H. Induced mutations for disease resistance in wheat and field beans. — Induced Mutat. Disease Resistance Crop Plants. Proc. Meet. Novi Sad. 1973, Vienna, IAEA, 1974, p. 69—77.
- Allard, R. W. Principles of plant breeding. New York, 1960.
- Allard, R. W., Shands, R. G. Inheritance of resistance to stem rust and powdery mildew in cytologically stable spring wheats derived from *Triticum timopheevi*. — Phytopathology, 1954, v. 44, N 5, p. 266—274.

- Bartoš, P., Valkoun, J., Košner, J., Skovenčikova, V. Rust resistance of some European wheat cultivars derived from rye. — Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Missouri, Columbia, USA, 1973, p. 145—146.
- Borlaug, N. E. The use of multilineal or composite varieties to control airborne epidemic diseases of self-pollinated crop plants. — Proc. 1st Intern. Wheat Genet. Symp., Winnipeg, Canada, 1959, p. 12—26.
- Borojevič, S. Introduction. — Induced Mutat. Disease Resistance Crop Plants. Proc. Meet. Novi Sad, 1973, Vienna, IAEA, 1974, p. 1.
- Borojevič, K. Tolerance to *Puccinia recondita* in the population of *Triticum aestivum* after mutagenic treatments. — Acta biol. Yugosl., 1976, v. 8, N 3, p. 233—239.
- Cauderon, Y., Saigne, B., Dauge, M. The resistance to wheat rusts of *Agropyron intermedium* and its use in wheat improvement. — Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Missouri, Columbia, USA, 1973, p. 401—407.
- Driscoll, C. J. Alien transfer by irradiation and meiotic control. — Proc. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp., Canberra, Australia, 1968, p. 196—203.
- Driscoll, C. J., Anderson, L. M. Cytogenetic studies of Transec, a wheat-rye translocation line. — Canad. J. Genet. Cytol., 1967, v. 9, N 2, p. 375—380.
- Driscoll, C. J., Bielig, L. M. Mapping of the Transec wheat-rye translocation. — Canad. J. Genet. Cytol., 1968, v. 10, p. 421—425.
- Driscoll, C. J., Jensen, N. F. A genetic method for detecting induced intergeneric translocations. — Genetics, 1963, v. 48, p. 459—468.
- Driscoll, C. J., Jensen, N. F. Characteristics of leaf rust resistance transferred from rye to wheat. — Crop Sci., 1964, v. 4, p. 372—374.
- Driscoll, C. J., Jensen, N. F. Release of a wheat-rye translocation stock involving leaf rust and powdery mildew resistance. — Crop. Sci., 1965, v. 5, N 3, p. 279—280.
- Dvořák, J. Transfer of leaf rust resistance from *Aegilops speltoides* to *Triticum aestivum*. — Canad. J. Genet. Cytol., 1977, v. 19, N 1, p. 133—141.
- Dvořák, J., Knott, D. R. Homoeologous chromatin exchange in a radiation-induced gene transfer. — Canad. J. Genet. Cytol., 1977, v. 19, N 1, p. 125—131.
- Dyck, P. L., Kerber, E. R. Inheritance in hexaploid wheat of adult-plant leaf rust resistance derived from *Aegilops squarrosa*. — Canad. J. Genet. Cytol., 1970, v. 12, p. 175—180.
- Elliott, F. C. X-ray induced translocation of *Agropyron* stem rust resistance to common wheat. — J. Hered., 1957, v. 48, p. 77—81.
- Fayret, E. A. Spontaneous and induced mutations of barley for reaction to mildews. — Hereditas, 1960, v. 46, N 1, p. 20—28.
- Freisleben, R., Lein, A. Über die Auffindung einer mehlauresistenten Mutante nach Röntgenbestrahlung einer anfälligen reinen Linie von Sommergerste. — Naturwissenschaften, 1942, Bd. 30, S. 608—610.
- Frey, K. J., Browning, J. A., Simons, M. D. Management of host resistance genes to control diseases. — Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, 1977, Bd. 80, N 3/4, S. 160—181.
- Haniš, M. Induced mutations for disease resistance in wheat and barley. — Induced Mutat. Disease Resistance Crop Plants. Proc. Meet., Novi Sad, 1973, Vienna, IAEA, 1974, p. 49—56.
- Haniš, M., Hanišova, A., Knytl, V., Cerny, J., Benc, S. Induced mutation for disease resistance in wheat and barley. — Induced Mutat. Against Plant Diseases. Proc. Symp., Vienna, 1977, p. 347—351.
- Harlan, J. R. Sources of genetic defence. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1977, v. 287, p. 345—356.
- Jeličić, Z., Borojevič, K., Momčilović, V. Evaluation of mutagenic treatment for induction of mutations resistant to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. — Acta Biol. Yugosl., 1976, v. 8, N 3, p. 241—246.
- Johnson, R., Allen, D. J. Induced resistance to rust diseases and its possible role in the resistance of multiline varieties. — Ann. Appl. Biol., 1975, v. 80, N 3, p. 359—363.
- Jorgensen, J. H., Jensen, C. J. Genes for resistance to wheat powdery mildew in derivatives of *Triticum timopheevi* and *Triticum carthlicum*. — Euphytica, 1972, v. 21, p. 121—128.
- Kerber, E. R., Dyck, P. L. Inheritance of stem rust resistance transferred from diploid wheat (*Triticum monococcum*) to tetraploid and hexaploid wheat and chromosome location of the gene involved. — Canad. J. Genet. Cytol., 1973, v. 15, N 3, p. 397—409.
- Kimber, G. The recognition of an alien chromosome segment translocated to a wheat chromosome. — Genet. Res., 1967, v. 10, N 3, p. 295—303.
- Kiraly, L., Barbaš, L. Report on mutation breeding for mildew and rust resistance of wheat in Hungary. — Induced Mutat. Disease Resistance Crop Plants. Proc. Meet., Novi Sad, 1973, Vienna, IAEA, 1974, p. 85—88.

- Kleinhofs, A., Konzak, C. F. The role of induced mutation in supplementing natural genetic variability. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1977, v. 287, p. 367—384.
- Knott, D. R. *Agropyron* as a source of rust resistance in wheat breeding. — Proc. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp., Canberra, Australia, 1968, p. 204—212.
- Knott, D. R. Translocation involving *Triticum* chromosomes and *Agropyron* chromosome carrying rust resistance. — Canad. J. Genet. Cytol., 1968, v. 10, N 3, p. 695—696.
- Knott, D. R. Can losses from wheat stem rust be eliminated in North America? — Crop Sci., 1971, v. 11, N 1, p. 97—99.
- Konzak, C. F. Induction of mutations for disease resistance in cereals. — Brookhaven Symp. Biol., 1956, v. 9, p. 157—176.
- Konzak, C. F. Using mutagens and mutations in wheat breeding and genetic research. — Proc. 4th. Intern. Wheat Genet. Symp., Missouri, Columbia, USA, 1973, p. 275—281.
- Luig, N. H. Leaf rust resistance of Transec wheat. — Canad. J. Genet. Cytol., 1969, v. 11, N 3, p. 493—496.
- Larter, E. N., Elliott, F. C. An evaluation of different ionizing radiations for possible use in the genetic transfer of bunt resistance from *Agropyron* to wheat. — Canad. J. Genet. Cytol., 1956, v. 34, p. 817—823.
- MacKey, J. Mutation breeding in polyploid cereals. — Acta Agr. Scand., 1954, v. 4, p. 549—557.
- MacKey, J. Mutation experiment in wheat improvement. — Symp. on Genet. and Wheat Breeding, Martonvasar, 1962, p. 203—220.
- Marshall, D. R. The advantages and hazards of genetic homogeneity. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1977, v. 287, p. 1—20.
- McIntosh, R. A., Gyariás, J. *Triticum timopheevi* as a source of resistance to wheat stem rust. — Z. Pflanzenzücht., 1971, v. 66, N 3, p. 240—248.
- Micke, A. Scope and aims of the co-ordinated research programme on induced mutation for disease resistance in crop plants. — Induced Mutat. Disease Resistance Crop Plants. Proc. Meet. Novi Sad, 1973, Vienna, IAEA, 1974, p. 3—7.
- Micke, A. The use of induced mutations for improving disease resistance in crop plants. — Atom. Energy Rev., 1977, v. 15, N 3, p. 509—522.
- Okamoto, M. Asynaptic effect of chromosome V. — Wheat Inform. Serv., 1957, N 5, p. 6.
- Raut, R. N., Sharma, B., Pokhriyal, S. C., Singh, M. P., Jain, H. K. Induced mutations for mildew resistance in Baira (*Pennisetum typhoides*) and rust resistance in wheat (*Triticum aestivum*). — Induced Mutat. Disease Resistance Crop Plants. Proc. Meet. Novi Sad, 1973, Vienna, IAEA, 1974, p. 165—170.
- Riley, R., Chapman, V. Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. — Nature, 1958, v. 182, N 4637, p. 713—715.
- Riley, R., Chapman, V., Johnson, R. Introduction of yellow rust resistance of *Aegilops comosa* into wheat by genetically induced homoeologous recombination. — Nature, 1968, v. 217, N 5126, p. 383—384.
- Qureshi, S. A., Elliott, F. C., Nilan, R. A., Konzak, C. F. Natural and radiation-induced recombination in *Triticum-Agropyron* octoploids. — J. Hered., 1961, v. 52, p. 113—117.
- Samborsky, D. Mutants with improved disease resistance: their recognition, identification and distinction for outcrosses. — Induced Mutat. Against Plant Diseases. Proc. Symp., Vienna, 1977, p. 431—436.
- Sears, E. R. The transfer of leaf rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. — Brookhaven Symp. Biol., 1956, v. 9, p. 1—22.
- Sears, E. R. Chromosome mapping with the aid of telocentrics. — Proc. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp., Lund, Sweden, 1966, p. 370—382.
- Shands, R. G. Disease resistance of *Triticum timopheevi* transferred to common wheat. — J. Amer. Soc. Agron., 1941, v. 33, N 7, p. 709—712.
- Simons, M. D. Relative tolerance of oat varieties to crown rust fungus. — Phytopathology, 1966, v. 56, p. 36—40.
- Simons, M. D. Heritability of crown rust tolerance in oats. — Phytopathology, 1969, v. 59, p. 1319—1333.
- Simons, M. D., Frey, J. Induced mutation for tolerance of oats to crown rust. — Induced Mutat. Against Plant Diseases. Proc. Symp., Vienna, 1977, p. 449—512.
- Thomas, H., Taing Aung. Transfer of alien genes by means of induced translocation in oats and other crop species. — Induced Mutat. Against Plant Diseases. Proc. Symp., Vienna, 1977, p. 515—524.
- Wienhues, A. Die Übertragung der Rostresistenz aus *Agropyrum intermedium* in den Weizen durch Translokation. — Züchter, 1967, Bd. 37, S. 345—352.

Hilma PEUSA, Tamara SNAIDER

HAIGUSKINDLUST MÄÄRAVATE GEENIDE KOGUMI TÄIENDAMISEST

Artiklis on käsitletud teraviljade haiguskindlust määravate geenide fondi täiendamist indutseeritud mutatsiooniprotsessi ja kaughübridiseerimise teel.

Hilma PEUSHA, Tamara SHNAIDER

WAYS OF FILLING UP THE FUNDS OF RESISTANCE GENES

In a short review the possibilities of preserving and filling up the funds of resistance genes in cereals with the help of mutagenesis and inter- and/or intragenetic hybridization are considered.