

Хильма ПЕУША, Тамара ШНАЙДЕР, Оскар ПРИЙЛИНН

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РОДСТВЕННЫХ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЕ ВИДОВ КАК ДОНОРОВ УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ

Отдаленная гибридизация является одним из перспективных методов селекции растений. Путем скрещивания растений, относящихся к различным видам и родам, удается не только улучшить существующие сорта, но и создать новые формы и разновидности культурных растений. Этот метод позволяет переносить от диких видов культурным видам и сортам такие полезные свойства, как зимостойкость, высокая продуктивность, устойчивость к болезням и вредителям и другие ценные в хозяйственном отношении признаки (Цицин, 1970).

Исключительно велика роль метода отдаленной гибридизации в обогащении растительных генофондов страны. Особенно это важно в настоящее время, когда усилия селекционеров направлены на создание сортов интенсивного типа («суперсортотв»), в результате чего происходит вытеснение широкого сортового разнообразия, что неминуемо приводит к обеднению генофонда культурных растений.

При селекции на иммунитет метод отдаленной гибридизации вместе с методом индуцированного мутагенеза являются единственными источниками пополнения фонда генов устойчивости к болезням и вредителям. Многолетнее возделывание сортов пшеницы с одним и тем же или сходными генотипами на больших площадях приводит к установлению генетической однородности по признаку устойчивости. Новые устойчивые сорта с вновь введенными генами устойчивости (в большинстве случаев это гены расоспецифической устойчивости) быстро теряют ее в результате одноступенчатой мутации патогена от авирулентности к вирулентности. Природный запас генов устойчивости сельскохозяйственных культур ограничен и дальнейшее повышение однородности сортов может привести к исчезновению запаса этих генов для данного вида, что, несомненно, усложнит селекцию на устойчивость к болезням.

При селекции мягкой пшеницы на иммунитет в качестве доноров устойчивости используют пырей, эгилопс, рожь и виды пшеницы разной плоидности. В литературе имеется сравнительно много данных относительно переноса устойчивости от диплоидных и тетраплоидных видов пшеницы, пырея и эгилопса мягкой пшенице (Knott, 1961; Wienhues, 1967; Riley и др., 1968; Kerber, Dyck, 1969, 1973; Rao, 1973, 1977; Cauderon, 1973, 1977; Dvořak, 1977 и др.).

В селекции на устойчивость очень широко используется вид *Triticum timopheevii* Zhuk., которому свойственна комплексная устойчивость к вредителям и болезням в течение всего онтогенеза (Скурыгина, 1970; Дорофеев, 1976; Rawal, Harlan, 1976). Уже несколько десятилетий селекционеры всего мира используют этот вид как источник устойчивости. В США с использованием вида *T. timopheevii* получено шесть сор-

тов: 'Ли', 'Эалд 59', С 12632, С 12633, 'Тимстейн', 'Джастин', в Австралии — три сорта: 'Тимвера', 'Тимчален', 'Мендоу', в Кении — четыре сорта: 'Саус', 'Дживет', 'Април', 'Леопольд' (Будашкина, 1977). Однако эти сорта оказались неэффективными в фитопатологических условиях СССР (Гуриели и др., 1978). Н. А. Скурыгиной удалось получить ценные исходные формы пшеницы с устойчивостью от *T. timopheevii* (Скурыгина, 1970; Скурыгина и др., 1974). Используя в качестве донора устойчивости к ржавчине и высокого содержания белка вид *T. dicoccum* Schuebl., Е. Будашкина выделила в гибридном потомстве константную линию 'Гибрид 21', обладающую устойчивостью к ржавчинам и характеризующуюся более высоким содержанием белка, чем исходный сорт пшеницы 'Скала' (Будашкина, 1971, 1977).

Многие виды пшеницы используются еще недостаточно в селекции на иммунитет, в частности, такие виды, как *T. militinae* Zhuk. et Migusch., *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. и *T. zhukovskyi* Men. et Er. (Дорофеев, Новикова, 1979).

Мы поставили перед собой задачу получить устойчивые к бурой ржавчине формы пшеницы с привлечением в скрещивания в качестве доноров устойчивости видов пшениц разной плоидности. В качестве материнского родителя были взяты следующие сорта мягкой яровой пшеницы: 'Чайниз Спринг', 'Саратовская 29', 'Мильтурум 533' (моносомные линии по 5В хромосоме)*, 'Саппо', 'Пламя', 'Саратовская 29' и мутанты, полученные из сорта яровой пшеницы 'Норрена' после воздействия химическими мутагенами (Прийлинн, 1968; Прийлинн и др., 1976). Мутант Т-36, выделенный в поколении M_3 после обработки N-нитрозо-N-метилмочевинной в концентрации 0,01%, характеризуется повышенной продуктивностью, устойчивостью к полеганию, большей устойчивостью к ржавчине, чем исходный сорт. Мутант S-82, выделенный в поколении M_1 после обработки N-нитрозо-N-этилмочевинной в концентрации 0,025%, отличается высокой продуктивностью, устойчивостью к полеганию, большей устойчивостью к стеблевой ржавчине, чем исходный сорт (Прийлинн, Каск, 1971, 1973, 1974).

Известно, что хромосома 5В мягкой пшеницы предотвращает конъюгацию гомеологичных хромосом в мейозе и в ее отсутствие повышается вероятность рекомбинации генетического материала и может произойти конъюгация хромосом пшеницы с гомеологичными им хромосомами отдаленных видов (Okamoto, 1957; Feldman, 1966; Riley, Chapman, 1967; Muramatsu, 1973 и др.). Этим объясняется использование нами в скрещиваниях моносомных линий по хромосоме 5В.

В качестве отцовских родителей использовались виды *T. timopheevii* Zhuk., *T. militinae* Zhuk. et Migusch., *T. timonovum* Heslot et Ferrary, *T. zhukovskyi* Men. et Er., семена которых были получены из коллекции Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). Семена *T. dicoccoides* Koern. были получены от Э. Райки (Венгрия). Кроме того, в качестве донора устойчивости мы использовали пшеничный амфигаплоид ПАГ-1, полученный Э. Тавриным (ВИР) и любезно предоставленный нам.

Опыты по межвидовой гибридизации были начаты в теплице весной 1978 г. Материнские растения кастрировались по общепринятой методике, на них надевали изоляторы и через 2—4 дня под изоляторы подставляли цветущие колосья отцовских растений.

* Семена 'Чайниз Спринг' были получены от Э. Райки из Мартонвашара (ВНР), семена 'Саратовская 29' — от О. И. Майстренко из Новосибирска и семена сорта 'Мильтурум 533' — от И. А. Цильке из Новосибирска.

Скрещиваемость сортов и мутантов пшеницы с донорами устойчивости

Гибриды F ₁ (комбинации скрещивания)	Число каст- рированных колосьев	Число опы- ленных цветков	Число завязавшихся зерен	
			абсолютное	%
'Чайниз Спринг' 5B× <i>T. militinae</i>	23	418	219	52,4
'Чайниз Спринг' 5B× <i>T. timopheevii</i>	16	332	111	33,4
'Чайниз Спринг' 5B× <i>T. timopovum</i>	8	143	16	11,1
'Саратовская 29'× <i>T. timopheevii</i>	8	132	1	0,75
'Пламя'× <i>T. timopheevii</i>	14	314	2	0,63
'Саппо'×ПАГ-1	2	34	3	8,8
T-36×ПАГ-1	1	19	4	21,0
'Мильтурум 533' 5B× <i>T. timopheevii</i>	3	64	7	10,9
'Мильтурум 533' 5B× <i>T. militinae</i>	2	42	1	2,3
S-82× <i>T. timopheevii</i>	11	268	7	2,6
S-82× <i>T. militinae</i>	11	257	2	0,77
S-82× <i>T. zhukovskiyi</i>	3	74	3	4,1
T-36× <i>T. timopheevii</i>	22	476	32	6,7
T-36× <i>T. zhukovskiyi</i>	3	60	13	21,6

Оценку на устойчивость гибридных растений к бурой ржавчине проводили в фазе трех листьев. Заражение местной популяцией патогена проводили методом микрокамер. Устойчивость оценивали по шкале Э. Б. Майнса и Х. С. Джексона (Mains, Jackson, 1926) на 8—9 день после заражения.

Как можно видеть из таблицы, в которой представлены данные о скрещиваемости сортов и мутантов мягкой пшеницы с родственными видами, процент завязавшихся зерен у гибридов F₁ наибольший в скрещиваниях с использованием моносомных линий по хромосоме 5B. Мутанты пшеницы отличались лучшей комбинативной способностью по сравнению с сортами. Хороший процент завязываемости гибридных зерен получен в скрещиваниях с использованием в качестве отцовского родителя амфиганлоида ПАГ-1 (однако в таких комбинациях малое количество растений).

Оценка гибридов на устойчивость к бурой ржавчине показала, что у гибридных растений F₁ наблюдалось сильное варьирование по свойству устойчивости — от устойчивости до восприимчивости с типами 1, 2 и 3, 4 соответственно. Только в комбинации 'Чайниз Спринг' 5B×*T. timopovum* в F₁ была отмечена полная восприимчивость растений к бурой ржавчине. В последующих опытах мы не использовали этот вид как неустойчивый. В литературе также имеются данные о его слабой устойчивости к бурой ржавчине (Пшеницы мира, 1976).

В результате беккроссирования растений F₁ всех гибридных комбинаций сортами мягкой пшеницы 'Саппо', 'Саратовская 29', 'Пламя' и мутантами T-36 и S-82 нам удалось получить растения F₂ только от 39 гибридов: 22 растения в комбинации ('Саппо'×ПАГ-1)×'Пламя', 8 растений — ('Саппо'×ПАГ-1)×T-36, 6 растений — ('Чайниз Спринг' 5B×*T. militinae*)×'Пламя' и 3 растения — ('Чайниз Спринг' 5B×*T. timopheevii*)×'Саппо'.

Оценка устойчивости растений F₂ к бурой ржавчине показала, что все гибридные растения рассматриваемых комбинаций поражались бурой ржавчиной с типом поражения 3, только в комбинации с бек-

кроссированием мутантом Т-36 была отмечена слабая восприимчивость к патогену (тип 2—). В поколении F₅ этой же комбинации наблюдалось расщепление по признаку устойчивости — девять растений было устойчивых с типом 1 и шестнадцать восприимчивых с типами 3 и 4. В поздних беккроссных комбинациях скрещивания 'Чайниз Спринг' 5В × *T. militinae* также наблюдалось расщепление по признаку устойчивости. Для последующих беккроссов нами было выделено семь растений с типами поражения 1 и 2.

При анализе устойчивости поколения F₁ гибридной комбинации 'Саратовская 29' 5В × *T. dicoccoides* было отмечено поражение растений бурой ржавчиной с типом поражения 3. В F₂ у этих гибридов наблюдалось расщепление по признаку устойчивости: пять растений были устойчивыми с типами поражения 1, 1+, 2 и с сильным развитием хлороза в инфицированном участке листа, три растения поражались ржавчиной с типом поражения 3. В комбинации скрещивания 'Мильтурум 533' 5В × *T. timopheevii* в поколении F₁ отмечалась восприимчивость всех гибридных растений к бурой ржавчине. В поколении F₁ гибридной комбинации Т-36 × *T. zhukovskyi* доминировала устойчивость к патогену с типами 01, 1, 2. У гибридов F₁ комбинации скрещивания Т-36 × *T. timopheevii* наблюдалось варьирование степени устойчивости к бурой ржавчине с типами от 0 до 3.

На основании полученных результатов можно сделать вывод о том, что мутанты мягкой пшеницы Т-36 и S-82 имеют лучшую скрещиваемость с дикими видами пшениц, чем сорта 'Пламя' и 'Саратовская 29' (исключение составляют моносомные линии по 5В хромосоме).

Нам удалось выделить устойчивые к бурой ржавчине гибриды, однако пока не получено константных форм этих гибридов.

Расщепление по признаку устойчивости к бурой ржавчине происходит в поздних поколениях беккроссов, вследствие чего отбор на устойчивость необходимо проводить во всех поколениях гибридных популяций до получения константных линий.

ЛИТЕРАТУРА

- Будашкина Е. Б. Использование межвидовой гибридизации для получения высокобелковых форм с комплексной устойчивостью к болезням. — В кн.: Итоги научных работ Института цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск, 1974, 48—49.
- Будашкина Е. Б. Методы перенесения устойчивости к болезням от диких видов и ее генетический анализ. — В кн.: Генетические основы устойчивости растений к болезням. Л., 1977, 211—229.
- Гуриели О. А., Скурыгина Н. А., Одинцова И. Г. Наследование полевой устойчивости к изолятам и популяции бурой ржавчины у нитрогрессивных форм мягкой пшеницы. — Сообщ. АН Груз. ССР, 1978, 91, 157—159.
- Пшеницы мира. Л., 1976.
- Дорофеев В. Ф., Новикова М. В. Мировые сортовые ресурсы озимой пшеницы и их использование в селекции. — В кн.: Селекция и сортовая агротехника озимой пшеницы. М., 1979, 19—29.
- Прийлинн О. Действие супермутагенов N-нитрозэтилмочевины и N-нитрозометилмочевины на яровую пшеницу в M₁. — В кн.: Мутационная селекция. М., 1968, 249—251.
- Прийлинн О., Каск К. Устойчивость к ржавчине мутантных линий яровой пшеницы, индуцированных химическими мутагенами. — Изв. АН ЭССР, Биол., 1971, 20, 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, 200—202.
- Прийлинн О., Каск К. Изучение устойчивости мутантных линий яровой пшеницы к ржавчинам. — Изв. АН ЭССР, Биол., 1974, 23, 292—297.

- Приллин О., Шнайдер Т., Орав Т. Исследования по химическому мутагенезу у сельскохозяйственных растений. Таллин, 1976.
- Скурыгина Н. А. Получение иммунной мягкой пшеницы при гибридизации с *Triticum timopheevii* Zhuk. — В кн.: Отдаленная гибридизация растений. М., 1970, 341—349.
- Скурыгина Н. А., Одинцова И. Г., Жукова А. Э. Гибридологический анализ устойчивости линий мягкой пшеницы производных от *Tr. timopheevii* Zhuk. — Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1974, 53, 76—89.
- 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, 3—42.
- Cauderon, Y., Saïgne, B., Dauge, M. The resistance to wheat rusts of *Agropyron intermedium* and its use in wheat improvement. — Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA, 1973, 401—407.
- Dvořac, J. Transfer of leaf rust resistance from *Aegilops speltoides* to *Triticum aestivum*. — Canad. J. Genet. Cytol., 1977, 19, 133—141.
- Feldman, M. The effect of chromosomes 5B, 5D and 5A on chromosomal pairing in *Triticum aestivum*. — Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 1966, 55, 1947—1953.
- Kerber, E. R., Dyck, P. L. Inheritance in hexaploid wheat of leaf rust resistance and other characters derived from *Aegilops squarrosa*. — Canad. J. Genet. Cytol., 1969, 11, 639—647.
- 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, 15, 397—409.
- Knott, D. R. The inheritance of rust resistance. VI. The transfer of stem rust resistance from *Agropyron elongatum* to common wheat. — Canad. J. Plant Sci., 1961, 41, 109—123.
- Mains, E. B., Jackson, H. S. Physiologic specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. — Phytopathology, 16, 89—120.
- Muramatsu, M. Genic homology and cytological differentiation of the homeologous group-5 chromosomes of wheat and related species. — Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA, 1973, 719—724.
- Okamoto, M. Asynaptic effect of chromosome V. — Wheat Inform. Serv., 1957, 5, 6.
- Rao, M. V. P. Incorporation of alien genes for stem rust resistance in durum wheats. — In: Induced mutat. plant. disease. Resistance crop plants Proc. Meet. Novi Sad, 1973. Vienna, IAEA, 1974, 164—165.
- Rao, M. V. P. Transfer of genes for stem rust resistance from *Agropyron elongatum* and Imperial rye to durum wheat. — In: Induced Mutat. Plant Diseases. Proc. Symp., Vienna, 1977, 527—531.
- Rawal, K., Harlan, J. Cytogenetic analysis of wild emmer populations from Turkey and Israel. — Euphytica, 1975, 24, 407—411.
- Riley, R., Chapman, V. Effect of 5B^S in suppressing the expression of altered dosage of 5B^L on meiotic chromosome pairing in *Triticum aestivum*. — Nature, 1967, 216, 60—62.
- Riley, R., Chapman, V., Johnson, R. Introduction of yellow rust resistance of *Aegilops comosa* into wheat by genetically induced homoeologous recombination. — Nature, 1968, 217, 383—384.
- Sears, E. R. The transfer of leaf rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. — Brookhaven Symp. Biol., 1956, 9, 1—22.
- Wienhues, A. Die Übertragung der Rostresistenz aus *Agropyron intermedium* in den Weizen durch Translokation. — Züchter, 1967, 37, 345—352.

Hilma PEUSA, Tamara SNAIDER, Oskar PRIILINN

PEHME NISU LÄHEDASTE LIIKIDE KASUTAMINE PRUUNROOSTERESISTENTSUSE DOONORITENA

Pruunroosteresistentsuse geenide siirdamiseks pehme nisu sortidele ja mutantidele liiki-delt *T. timopheevii*, *T. militinae* jt. kasutati käesoleva artikli aluseks olevates katsetes kaughübriidiseerimist. F₁-hübriididel täheldati kõige suuremat viljastumisprotsenti ristamiskombinatsioonides, milles kasutati sorte 'Chinese Spring', 'Saraatovskaja 29' ja 'Milturum 533' 5B-kromosoomi monosoomliine. Nisumutantidel T-36 ja S-82 oli parem kombinatsioonivõime kui sortidel 'Plamja' ja 'Saraatovskaja 29'. Hübriidse järglaskonna hulgast eraldati pruunroosteale vastupidavad taimed.

Hilma PEUSHA, Tamara SHNAIDER, Oskar PRIILINN

ALIEN WHEAT SPECIES AS SOURCES OF RESISTANCE TO LEAF RUST IN COMMON WHEAT

Alien wheat species (*T. timopheevii*, *T. militinae*, *T. timonovum*, *T. zhukovskyi* and *T. dicoccoides*) were crossed and backcrossed to spring wheat varieties and mutants with the aim to transfer resistance from these sources of immunity to common wheat. Seed setting in F₁ generation was the best in those hybrids where monosomic lines for 5B chromosome of variety 'Chinese Spring', 'Saratovskaya 29' and 'Milturum 533' were used as a female parent; in hybrids with mutants T-36 and S-82 seed setting was better than in hybrids with wheat varieties 'Saratovskaya 29' and 'Plamya'.

By rust-inoculation tests through F₁—F₅ generations, resistant lines were isolated and are now being subjected to further selection for improving their stability.