

УДК 575:582.285.2:632.938.1

Хильма ПЕУША*, Тамара ЭННО*

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ У ИНТРОГРЕССИВНЫХ ЛИНИЙ ПШЕНИЦЫ

Значительное сужение генетической изменчивости сортов возделываемой пшеницы, наблюдаемое за последние десятилетия, обусловлено их генетической однородностью, что существенно ограничивает возможности повышения продуктивности сортов и способствует их большей восприимчивости к болезням и различным стрессовым воздействиям.

Одним из путей восстановления и обогащения генетических ресурсов мягкой пшеницы является использование в качестве исходного селекционного материала родственных и диких видов пшеницы. Начало работам по хромосомной инженерии и разработке методик переноса отдельных генов или блоков генов в определенные сегменты хромосом мягкой пшеницы было положено исследованиями Э. Сирса и его сотрудников (Sears, 1956). Создание серий анеуплоидных линий мягкой пшеницы позволило манипулировать с отдельными хромосомами и на много ускорило проведение генетического анализа сортов мягкой пшеницы. На основе межвидовых и межродовых гибридов были созданы линии мягкой пшеницы с чужеродными замещениями и добавлениями (Sears, 1981; Feldman, Sears, 1981; Feldman, 1983). Используя эти подходы, удалось осуществить перенос просто наследуемых доминантных генов, контролирующих устойчивость к грибным и вирусным заболеваниям, от видов *Aegilops*, *Agropyron*, *Secale* и др. сортам мягкой пшеницы (Sharma, Gill, 1983).

Большая часть видов субтрибы *Triticinae* дает жизнеспособные гибриды при скрещивании с гексаплоидной пшеницей, однако эти виды имеют различное цитогенетическое сродство и находятся в разных филогенетических взаимоотношениях с мягкой пшеницей. Поэтому выбор наиболее оптимальной процедуры переноса генов во многом зависит от того, гомологичны, гомеологичны или же негомологичны хромосомы, несущие важные для селекционера признаки родственного или дикого вида, по отношению к хромосомному набору мягкой пшеницы (Feldman, 1988).

Среди тетраплоидных пшениц наилучшими по комплексу генов устойчивости признаны вид *Triticum timopheevii* и его естественный голозерный мутант *T. militinae*. Однако, несмотря на отличные иммунологические характеристики, виды *T. timopheevii* и *T. militinae* имеют довольно ограниченное применение в селекции на иммунитет, что обусловлено их трудной скрещиваемостью с мягкой пшеницей, низкой жизнеспособностью гибридов первого поколения и почти полной их стерильностью (Дорофеев, 1976). Использование в селекции методов беккрасса, ионизирующих излучений, тетраплоидных «мостиков» и эмбриокультуры частично может снять трудности отдаленной гибридизации.

* Eesti Teaduste Akadeemia Eksperimentaalbioloogia Instituut (Институт экспериментальной биологии Академии наук Эстонии). EE3051 Harku, Instituudi tee 11. Estonia.

Н. А. Скурыгиной (1984) было проведено сравнительное изучение наследования устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе у производных *T. timopheevii*, полученных в бывшем СССР и США (линии Алларда). Ею было установлено, что генетический контроль устойчивости к бурой ржавчине у различных производных *T. timopheevii* осуществляется одним или двумя эффективными генами. Отсутствие расщепления в гибридных популяциях F_2 в потомстве комбинаций скрещивания между производными *T. timopheevii* различного происхождения позволяет предположить идентичность генетической природы этих производных. У гибридов F_2 , полученных в комбинациях скрещивания с линиями Алларда, наблюдалось расщепление в соотношении 15:1, соответствующее контролю устойчивости независимыми генами. Следовательно, производные *T. timopheevii*, отселектированные в бывшем СССР, несут эффективные гены устойчивости, независимые от эффективных генов линий Алларда. Скрещивания всех изучаемых производных с изогенными линиями пшеницы сорта 'Тетчер', несущими эффективные гены устойчивости к бурой ржавчине Lr23 и Lr24, и анализ расщепления гибридов F_2 показали, что гены устойчивости производных не тождественны ни гену Lr23, ни гену Lr24.

Изучение наследования устойчивости производных *T. timopheevii* к мучнистой росе показало, что все они имеют один и тот же ген устойчивости к мучнистой росе — Rm6, либо другой, тесно сцепленный с ним ген.

Материал и методика

С целью получения перспективного исходного материала для селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине нами были проведены скрещивания между сортом мягкой пшеницы 'Саратовская 29', мутантом мягкой пшеницы 146-155, выделенным из сорта яровой пшеницы 'Норрена' после обработки химическим мутагеном НММ (Прийлинн и др., 1988), и донорами устойчивости — видом *T. timopheevii* и гибридом F_1 (*T. militinae* × *T. timopheevii*). В результате осуществления прерывистого беккрасса и отбора на инфекционном фоне в гибридных поколениях F_4 — F_5 'Саратовская 29' × (*T. militinae* × *T. timopheevii*) и 146-155 × *T. timopheevii* были выделены устойчивые к бурой ржавчине формы, которые дали начало линиям, устойчивым к патогенам и обозначенным нами как СМТ и 146-155-Т.

Для определения числа генов, контролирующих устойчивость у выделенных линий, их скрещивали с универсально-чувствительным сортом 'Саратовская 29'. Идентификацию генов устойчивости проводили на основании результатов анализа расщепления на устойчивые и восприимчивые растения в гибридных популяциях F_2 , полученных от скрещивания изучаемых линий с линиями-тестерами сорта 'Тетчер', носителями эффективных генов устойчивости Lr9, Lr19 и Lr24. Наличие гена Lr23 определяли фитопатологическим тестом с использованием клонов гриба, вирулентных к линии 'Тетчер' Lr23. Для выявления аллельных взаимоотношений между генами устойчивости изучаемые линии скрещивали друг с другом по неполной диаллельной схеме и анализировали гибриды второго поколения.

В качестве инокулюма использовали споры природной популяции бурой ржавчины. Заражение гибридных популяций F_2 проводили методом отсеченных листьев, помещенных в водный раствор бензимидазола (Хохлова, Одинцова, 1975). При классификации фенотипов к устойчивым растениям относили растения с типом реакции «0» — «2». Растения, проявившие тип реакции «3» — «4», относили к восприимчивым (Mains, Jackson, 1926). Статистическая обработка данных проводилась по методу χ^2 (Доспехов, 1973).

Результаты исследования и их обсуждение

Данные по расщеплению в гибридных популяциях F_2 , полученных от скрещивания устойчивых линий с восприимчивым сортом 'Саратовская 29', представлены в табл. 1. В гибридных популяциях F_2 , полученных от скрещивания линий СМТ 11, СМТ 14, СМТ 16, СМТ 26, СМТ 27, СМТ 37 и СМТ 67 с сортом 'Саратовская 29', наблюдалось расщепление, соответствующее теоретически ожидаемому соотношению устойчивых и восприимчивых растений — 3:1, что характерно для моногенного контроля устойчивости. Следовательно, линии СМТ 11, СМТ 14, СМТ 16, СМТ 26, СМТ 27, СМТ 37 и СМТ 67 несут по одному гену, контролирующему устойчивость к бурой ржавчине.

Таблица 1

Расщепление по устойчивости к бурой ржавчине в гибридных популяциях F_2 , полученных от скрещивания устойчивых линий с восприимчивым сортом 'Саратовская 29'

Комбинация скрещивания	Число растений	Отношение устойчивых растений к восприимчивым		χ^2
		фактическое	ожидаемое	
СМТ 14 × 'Сарат. 29'	99	71 : 28	3 : 1	0,05
СМТ 37 × 'Сарат. 29'	97	74 : 23	3 : 1	0,09
СМТ 27 × 'Сарат. 29'	100	71 : 29	3 : 1	1,01
СМТ 16 × 'Сарат. 29'	91	67 : 24	3 : 1	0,19
СМТ 26 × 'Сарат. 29'	100	73 : 27	3 : 1	0,21
СМТ 11 × 'Сарат. 29'	60	48 : 12	3 : 1	0,80
СМТ 67 × 'Сарат. 29'	94	75 : 19	3 : 1	1,59

$$\chi^2 = 3,84; P = 0,05.$$

Результаты гибридологического анализа устойчивости у гибридов F_2 , полученных от скрещивания устойчивых к бурой ржавчине линий СМТ между собой, показали, что расщепление на устойчивые и восприимчивые растения соответствует отношениям, характерным для случаев неаллельного взаимодействия между генами устойчивости (табл. 2). Известно, что случаи неаллельного взаимодействия генов устойчивости чаще всего обнаруживаются в явлениях комплементарности и эпистаза (Кривченко, Одинцова, 1988). При эпистатическом взаимодействии малоэкспрессивные гены устойчивости, контролирующие промежуточный тип реакции («1» или «2»), не могут проявляться в присутствии высокоэффективных генов, обуславливающих более низкие типы реакции — «0» или «0:». В случае доминантного эпистаза расщепление на устойчивые и восприимчивые растения хорошо аппроксимируется с соотношением 13:3. Комплементарные взаимодействия мало отличаются от аддитивного эффекта. Если степень фенотипического выражения гена устойчивости ниже порога его фенотипического проявления, то ген проявляется только в присутствии второго гена, также в отдельности имеющего слабое фенотипическое выражение. Такое проявление напоминает комплементарность, хотя в действительности представляет собой типичный случай аддитивного взаимодействия. При комплементарном взаимодействии генов устойчивости обычно наблюдается расщепление на устойчивые и восприимчивые растения в соотношении 9:7 (Knott, Anderson, 1956; Saimons, 1966 и др.).

Таблица 2

Расщепление по устойчивости к бурой ржавчине в гибридных популяциях F_2 , полученных от скрещивания устойчивых линий пшеницы между собой

Комбинация скрещивания	Число растений	Отношение устойчивых растений к восприимчивым		χ^2
		фактическое	ожидаемое	
CMT 5 × CMT 27	100	81 : 19	13 : 3	0,01
CMT 27 × CMT 36	100	83 : 17	13 : 3	0,06
CMT 36 × CMT 26	100	78 : 22	13 : 3	1,21
CMT 67 × CMT 11	100	79 : 21	13 : 3	0,71
CMT 67 × CMT 27	102	79 : 23	13 : 3	1,69
CMT 67 × CMT 36	100	84 : 16	13 : 3	0,05
CMT 67 × CMT 28	100	83 : 17	13 : 3	0,06
CMT 11 × CMT 14	98	52 : 46	9 : 7	0,16
CMT 11 × CMT 45	98	56 : 42	9 : 7	0,03
146-155-T × CMT 27	100	82 : 18	13 : 3	0,07
146-155-T × CMT 36	106	65 : 51	9 : 7	0,14

$\chi^2 = 3,84$; $P = 0,05$.

Результаты анализа устойчивости у гибридов F_2 в наших опытах показали, что в популяции производных *T. timopheevii* и *T. militinae* наблюдалось расщепление на устойчивые и восприимчивые растения в соотношениях, соответствующих теоретически ожидаемым при контроле устойчивости двумя генами, один из которых доминантный, а второй рецессивный — 13:3 (табл. 2). Такое соотношение фенотипов наблюдалось в комбинациях скрещивания CMT 5 × CMT 27, CMT 27 × CMT 36, CMT 67 × CMT 11, CMT 67 × CMT 28, CMT 67 × CMT 27, CMT 67 × CMT 36. По всей вероятности, в данном случае у изучаемых линий имеет место эпистатическое взаимодействие генов устойчивости. В остальных комбинациях скрещивания наблюдалось расщепление в поколении F_2 на устойчивые и восприимчивые растения в соотношениях, соответствующих теоретически ожидаемому 9:7, что характерно для проявления двух комплементарных генов устойчивости.

Таблица 3

Расщепление по устойчивости к бурой ржавчине в гибридных популяциях F_2 , полученных от скрещивания устойчивых линий с линиями-тестерами сорта яровой пшеницы 'Тетчер'

Комбинация скрещивания	Число растений	Отношение устойчивых растений к восприимчивым		χ^2
		фактическое	ожидаемое	
CMT 5 × Lr 9	100	80 : 20	13 : 3	0,11
CMT 5 × Lr 24	119	68 : 51	9 : 7	0,03
CMT 11 × Lr 9	110	89 : 21	13 : 3	0,13
CMT 11 × Lr 24	100	94 : 6	15 : 1	0,14
CMT 14 × Lr 9	100	94 : 6	15 : 1	0,14
CMT 14 × Lr 19	100	95 : 5	15 : 1	0,29
CMT 14 × Lr 24	110	89 : 21	13 : 3	0,06
CMT 16 × Lr 9	120	102 : 18	13 : 3	0,19
CMT 16 × Lr 19	120	98 : 22	13 : 3	0,01
CMT 16 × Lr 24	87	50 : 37	9 : 7	0,43
CMT 26 × Lr 9	100	83 : 17	13 : 3	0,19
CMT 26 × Lr 19	100	91 : 9	15 : 1	1,28
CMT 26 × Lr 24	100	84 : 16	13 : 3	0,21
CMT 28 × Lr 9	100	90 : 10	15 : 1	2,18
CMT 28 × Lr 19	100	78 : 22	13 : 3	0,57

$\chi^2 = 3,84$; $P = 0,05$.

Таким образом, линии СМТ, по-видимому, несут малоэкспрессивные гены устойчивости, обуславливающие промежуточный тип реакции — «1» или «2». Для этих линий характерны неаллельные взаимодействия генов устойчивости, проявляющиеся в явлениях эпистаза и комплементарности.

Результаты анализа гибридных популяций F_2 , полученных от скрещивания устойчивых линий СМТ с линиями-тестерами сорта 'Тетчер', носителями известных эффективных генов устойчивости Lr9, Lr19 и Lr24, представлены в табл. 3. Наличие расщепления во всех гибридных популяциях F_2 позволяет предположить, что линии СМТ защищены генами устойчивости, отличными от эффективных генов устойчивости серии 'Тетчер'. Соотношение устойчивых и восприимчивых растений в этих популяциях соответствует отношениям фенотипов при независимом наследовании устойчивости.

Для определения генотипа растения-хозяина без проведения гибридологического анализа обычно используют тест-штаммы возбудителей с известной маркированной вирулентностью (Одинцова, Михайлова, 1982). Для идентификации высокоэффективного гена Lr23 использовали тестклоны, вирулентные к линии сорта 'Тетчер Lr23', которыми заражали все исследуемые линии. Результаты проведенных опытов показали, что только линии СМТ 26, СМТ 67 и 146-155-Т не поражались клонами, вирулентными к гену Lr23. Это позволяет предположить, что эти линии защищены генами, отличными от гена Lr23. Остальные линии при тестировании вирулентным клоном поражались патогеном, на основании чего можно предположить, что у этих линий имеется ген (или гены), тождественный гену Lr23, либо тесно сцепленный с ним.

Таким образом, проведенная нами идентификация генов выявила, что линии СМТ 26, СМТ 67 и 146-155-Т защищены генами, отличными от Lr9, Lr19, Lr23 и Lr24. Линии СМТ 5, СМТ 11, СМТ 14, СМТ 16, СМТ 27, СМТ 28 и СМТ 36 имеют эффективный ген устойчивости к бурой ржавчине, независимый от генов Lr9, Lr19 и Lr24, который либо тождественный гену Lr23, либо тесно сцеплен с ним.

Изучение линий СМТ, полученных с использованием генетического потенциала видов *T. timopheevii* и *T. militinae*, показало, что их устойчивость к бурой ржавчине контролируется одним геном, независимым от известных эффективных генов серии 'Тетчер'. Наличие неаллельных взаимодействий генов устойчивости у линий СМТ позволяет предположить, что эти линии защищены малоэкспрессивными генами.

Семенные образцы устойчивых к ржавчине линий мягкой пшеницы СМТ 5, СМТ 24, СМТ 27, СМТ 28 и СМТ 36 были переданы нами в мировую коллекцию пшеницы Международного института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова в Санкт-Петербурге (И-0121782 — И-0121786).

Мы полагаем, что особый интерес в качестве исходного материала для селекции мягкой пшеницы на устойчивость к болезням могут представлять линии СМТ 26, СМТ 67 и 146-155-Т. Линии СМТ 26, СМТ 28, СМТ 36 и СМТ 42 показали высокую устойчивость к бурой и желтой ржавчинам на инфекционных участках Казахского НИИ земледелия им. В. Р. Вильямса, а линии СМТ 34 и 146-155-Т характеризовались высокой устойчивостью к бурой ржавчине и полной устойчивостью к 11 изолятам мучнистой росы на опытных полях Института растениеводства и селекции Технического университета г. Мюнхена, Германия (сообщение проф. Ф. Целлера).

Нами был проведен светомикроскопический анализ мейоза при микроспорогенезе у 12 устойчивых к бурой ржавчине линий пшеницы. В материнских клетках пыльцы (МКП) исследовали особенности конъюгации хромосом в метафазе первого деления мейоза (М1) и опре-

деляли среднее число на мейоцит бивалентов, унивалентов и мультивалентов. Результаты цитологического анализа показали, что изученные линии пшеницы характеризовались значительной изменчивостью картин мейоза (табл. 4). Так, у линий СМТ 36, СМТ 42 и СМТ 45 было отмечено повышение среднего числа унивалентов и снижение числа бивалентов на клетку. У линий СМТ 34 и СМТ 42 мультиваленты в изученных МКП отсутствовали. У остальных линий пшеницы процент МКП с три- и тетравалентами варьировал, от 1,5 до 30,8. В М1 мейоза у линии 146-155-Т в 6,4% мейоцитов были отмечены тетравалентные ассоциации закрытого типа (кольцевой конфигурации), что свидетельствует о наличии транслокации хромосом.

Известно, что при воздействии на прорастающие зерна пшеницы раствором фенола на поверхности зерновок происходит реакция окисления с участием фермента тирозиназы, в результате чего зерновки либо приобретают коричневую окраску разной степени интенсивности (положительная реакция), либо их окраска остается без изменения (отрицательная реакция). Тест фенольной окраски зерновок пшеницы основан на ферментативном окислении фенола как субстрата полифенолоксидазой, локализованной в оболочке зерна, и контролируется хромосомами второй гомеологичной группы (Larsen, 1974). Мы использовали тест фенольной окраски зерновок в качестве генетического маркера для определения степени межвидовой изменчивости отдаленных гибридов пшеницы. Зерновки мутанта 146-155 после воздействия фенолом приобретают коричневую окраску. Вид *T. timopheevii* характеризуется отрицательной реакцией и после обработки фенолом его зерновки не

Таблица 4

Особенности мейоза у линий мягкой пшеницы, устойчивых к бурой ржавчине, выделенных в потомстве отдаленных гибридов

Линия	Изучено МКП	Среднее число на клетку и пределы варьирования			МКП с мультивалентами, %
		бивалентов	унивалентов	мультивалентов	
СМТ 16	265	20,6 (18—21)	0,4 (1—4)	0,06 (1—2)	5,7
СМТ 24	60	20,6 (18—21)	0,6 (1—2)	0,05 (0—1)	5,0
СМТ 27	67	20,6 (19—21)	0,6 (1—4)	0,03 (0—1)	2,9
СМТ 28	73	20,6 (17—21)	0,6 (2—8)	0,02 (0—1)	2,7
СМТ 30	101	20,3 (17—21)	1,2 (2—6)	0,04 (1—2)	2,9
СМТ 34	76	20,9 (20—21)	0,2 (0—2)	0	0
СМТ 36	113	19,7 (15—21)	1,8 (1—9)	0,23 (0—1)	23,9
СМТ 37	68	20,8 (19—21)	0,3 (2—4)	0,01 (0—1)	1,5
СМТ 41	78	20,8 (19—21)	0,3 (0—2)	0,02 (0—1)	2,6
СМТ 42	48	19,6 (16—21)	2,8 (1—8)	0	0
СМТ 45	91	19,2 (16—21)	2,3 (1—6)	0,31 (1—2)	30,8
146-155-Т	47	20,9 (19—21)	0,02 (0—1)	0,06 (0—1)	6,4

Примечание. МКП — материнские клетки пыльца.

изменяют своей окраски. Опыты показали, что зерновки линии 146-155-Т, устойчивой к бурой ржавчине, также не окрашиваются и остаются бесцветными после обработки фенолом. На основании результатов цитологического анализа мейоза и фенольного теста можно предположить, что линия 146-155-Т несет транслокацию, включающую сегменты хромосом *T. timopheevii* с локусами, которые контролируют активность фермента тирозиназы и устойчивость к бурой ржавчине.

Приведенные данные наших опытов позволяют сделать вывод о перспективности использования генетического потенциала видов *T. timopheevii* и *T. militinae* для повышения изменчивости и улучшения возделываемых сортов мягкой пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

- Дорофеев В. Ф. 1976. Пшеницы мира. Ленинград.
- Доспехов Б. А. 1973. Методика полевого опыта. Москва.
- Криченко В. И., Одицова И. Г. 1988. Каталог мировой коллекции ВИР. Ленинград.
- Одицова И. Г., Михайлова Л. А. 1982. Ограничения для применения метода идентификации генов устойчивости к болезням с помощью клонов фитопатогенов с известной вирулентностью. — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, **71**, 3, 35—40.
- Приyllин О., Шнайдер Т., Пеуша Х., Тохвер М. 1988. Генетические особенности сортов и индуцированных мутантов мягкой пшеницы. Таллинн, Валгус.
- Скuryгина Н. А. 1984. Высокоэффективные гены устойчивости к популяциям бурой ржавчины и мучнистой росы у линий мягкой пшеницы, производных *Triticum timopheevii* Zhuk., и их идентификация. — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, **85**, 5—13.
- Хохлова А. П., Одицова И. Г. 1975. Применение отсеченных листьев в бензимидазоле для гибридологического анализа устойчивости пшеницы к бурой ржавчине. — Бюлл. ВИР, **50**, 12—15.
- Feldman, M. 1983. Gene transfer from wild species into cultivated plants. — Genetika, **15**, 145—161.
- Feldman, M. 1988. Cytogenetic and molecular approaches to alien gene transfer in wheat. — Proc. 7th Intern. Wheat Genet. Symp., Cambridge, **23**—32.
- Feldman, M., Sears, E. R. 1981. The wild gene resources of wheat. — Sci. Amer., **244**, 102—112.
- Knott, D. R., Anderson, R. G. 1956. The inheritance of rust resistance. I. The inheritance of stem rust resistance in ten varieties of common wheat. — Can. J. Agric. Sci., **36**, 174—195.
- Larsen, J. 1974. The localization of phenol reaction genes in hexaploid wheat. — EWAC Newsletter, No. 4, 80.
- Mains, E. B., Jackson, H. S. 1926. Physiologic specialization in leaf rust of wheat *Puccinia triticina* Erikss. — Phytopathology, **16**, 89—120.
- Saimons, M. D. 1966. Relative tolerance of oat varieties to crown rust fungus. — Phytopathology, **56**, 36—40.
- Sears, E. R. 1956. The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. — Brookhaven Symp. Biol., **9**, 1—22.
- Sears, E. R. 1981. Transfer of alien genetic material to wheat. — Wheat Science — Today and Tomorrow (eds. L. T. Evans, W. J. Peacock), Cambridge University Press, 75—89.
- Sharma, H. C., Gill, B. S. 1983. Current status of wide hybridization in wheat. — Euphytica, **32**, 17—31.

Представил У. Маргна

Поступила в редакцию
20/II 1992

Research material was collected on board a research vessel "Arnold Veimer" in the years 1965, 1967—1969 (Table 1, 3). The plan of all sampling stations is presented in Fig. 1.

* Eesti Teaduste Akadeemia Zoologia ja Botaanika Instituut (Institute of Zoology and Botany, Estonian Academy of Sciences), EE-2400 Tartu, Vanemuise 21, Estonia.

PRUUNROOSTELE RESISTENTSETE NISU INTROGRESSIIVSETE LIINIDE GENEETILINE ANALÜÜS

Triticum timopheevii ja *T. militinae* osavõtul saadud pehme nisu liinidel kontrollib pruunroostele vastupidavust üks geen, mis on sõltumatu sordi 'Thatcher' tuntud efektiivsetest resistentsusgeenidest Lr9, Lr19 ja Lr24.

On kindlaks tehtud, et liinidel CMT 5, CMT 11, CMT 14, CMT 16, CMT 27, CMT 28 ja CMT 36 esineb pruunrooste suhtes efektiivne resistentsusgeen, mis on sõltumatu geenidest Lr9, Lr19 ja Lr24 ning on kas sarnane geeniga Lr23 või temaga tihedalt seostunud. Nisuaretuses pakuvad huvi geenidest Lr9, Lr19, Lr23 ja Lr24 erinevate uute efektiivsete resistentsusgeenide poolt kaitstud liinid CMT 26, CMT 67 ja 146—155-T.

Tsütoloogiline analüüs näitas pruunrooste vastupidavate pehme nisu liinide meiosis suurenenud muutlikkust. Uuritud meiosisüütides MI oli multivalentide arvu varieeruvus 1,5—30,8%.

Hilma PEUSHA and Tamara ENNO

THE GENETIC ANALYSIS OF RESISTANCE TO LEAF RUST IN INTROGRESSIVE LINES OF COMMON WHEAT

The genetic analysis of common wheat lines selected from hybrid population in the progeny of crosses between common wheat and species used as the donors of resistance, *Triticum timopheevii* and *Triticum militinae*, revealed the monogenic control of resistance to leaf rust with gene, conferring resistance which is independent of the known effective genes of the variety 'Thatcher' isogenic set. It is ascertained that the selected wheat lines CMT 5, CMT 11, CMT 14, CMT 16, CMT 27, CMT 28, and CMT 36 have the effective gene, conferring resistance to leaf rust, which is independent of genes Lr9, Lr19 and Lr24, and either identical to gene Lr23 or closely linked with it. The lines CMT 26, CMT 67, and 146—155-T, carrying new effective genes for resistance to leaf rust, which are different from known genes Lr9, Lr19, Lr23, and Lr24, can be considered to be of great importance for wheat breeding for the resistance to disease. It was shown that these genes differed from effective genes for the resistance of the isogenic set of the variety 'Thatcher'. Cytological analysis revealed the significant variability of meiosis behaviour in resistant lines with the range of multivalent formations from 1.5 to 30.8%.