

Тамара ШНАЙДЕР, Юта ПЯРДИ

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНЕУПЛОИДИИ В ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ

Аллополиплоидный вид мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) возник в ходе эволюции в результате спонтанной гибридизации трех предковых форм, и сложный гексаплоидный геном пшеницы (AABBDD) включает в себя, как предполагают, три генома диплоидных видов: *Triticum monococcum* L. (AA), *Aegilops speltoides* Tausch. (BB) и *Ae. squarrosa* L. (DD). Однако мнения исследователей относительно того, какой вид является донором генома B, расходятся (Riley, Unrau, 1958; Kihara, 1965; Natarajan, Sarma, 1974; Kimber, 1974; Johnson, 1975).

Впервые хромосомные числа у ди-, тетра- и гексаплоидных пшениц (соответственно, $n=7$, 14 и 21) были определены в 1918 году (Sakamiga, 1918), амфидиплоидная же природа генома мягкой пшеницы была установлена Кихарой и Саксом путем анализа межвидовых и межродовых гибридов (Kihara, 1919, 1940; Sax, 1922). Последующие цитогенетические исследования Сирса (Sears, 1939, 1941a, б; 1944, 1946, 1948, 1954) привели к созданию целого ряда анеуплоидных серий у мягкой яровой пшеницы сорта 'Чайниз Спринг', что дало возможность цитогенетикам всего мира широко использовать анеуплоидный метод для генетического анализа пшеницы.

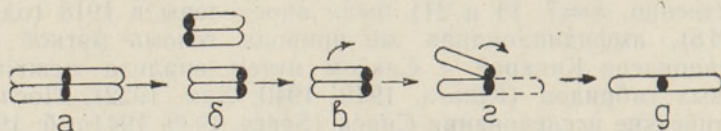
Ядра соматических клеток эуплоидных (дисомных) растений мягкой пшеницы содержат по 42 хромосомы ($2n=42$). Анеуплоидное состояние генома связано с увеличением или уменьшением числа хромосом по сравнению с эуплоидом. Так, у нуллисомика ($2n-2$) нет одной пары хромосом, у моносомика ($2n-1$) отсутствует одна хромосома из какой-то пары, у трисомика ($2n+1$) имеется одна лишняя хромосома из определенной пары хромосом, у тетрасомика ($2n+2$) есть одна лишняя пара хромосом и т. д. Если в мейозе у дисомика образуется 21 бивалент (21^{II}), то у нуллисомика — 20 бивалентов (20^{II}), у моносомика — 20 бивалентов и один унивалент ($20^{\text{II}}+1^{\text{I}}$), у трисомика — 20 бивалентов и один тривалент ($20^{\text{II}}+1^{\text{III}}$), у тетрасомика — 20 бивалентов и один тетравалент ($20^{\text{II}}+1^{\text{IV}}$). В посевах мягкой пшеницы анеуплоиды могут возникать спонтанно с частотой около 1% в результате нарушений мейоза (Riley, Kimber, 1961). Анеуплоиды могут быть получены также в потомстве от межвидовых скрещиваний тетраплоидных пшениц с гексаплоидными и после воздействия мутагенами.

Использование анеуплоидных линий (нуллисомных, моносомных, тетрасомных и др.), полученных Сирсом (Sears, 1941в, 1953а, 1954),

позволило определить взаимосвязи между хромосомами гексаплоидной пшеницы как в отношении их происхождения, так и в отношении их функции.

Сложная геномная структура мягкой пшеницы и большое число групп сцепления затрудняют проведение генетического анализа пшеницы обычными методами, пригодными для изучения диплоидных видов, таких, например, как ячмень, кукуруза и др. Хромосомы мягкой пшеницы, относящиеся к различным геномам, могут оказывать сходное влияние на развитие одного и того же признака или свойства, что не позволяет выявить число генов и определить характер их взаимодействия в пределах хромосомы и между хромосомами, изучить эффекты дозы гена и действие гена на различных генотипических фонах. Гексаплоидная природа пшеницы затрудняет также и выявление рецессивных вредных мутаций. С помощью маркированных анеуплоидных линий удалось генетически и цитологически идентифицировать каждую хромосому пшеницы и определить генетический вклад отдельной хромосомы в контролирование тех или иных признаков и свойств. Использование в анеуплоидном анализе маркированных (изо- и телоцентрических) линий позволило локализовать гены в пределах каждой из групп сцепления.

Как указывалось выше, заслуга получения полных серий линий у мягкой яровой пшеницы 'Чайниз Спринг' (с дозой отдельных хромосом от 0 до 4) принадлежит американскому профессору Э. Сирсу. Им были получены также серии телоцентрических линий, у которых одна из хромосом набора имеет только одно плечо, и серии изохромосомных линий, у которых одна из хромосом представлена изохромосомой, т. е. развернутой телоцентрической хромосомой, имеющей идентичные плечи (рисунок) (Sears, 1946, 1952a, б).



Вероятное происхождение изохромосом из унивентов (Darlington, 1938). *a* — унивент с поперечным разрывом (misdivision), проходящим через центромеру; *b* — телоцентрические хромосомы, образовавшиеся в результате разрыва по центромере; *в* — *д* — возникновение изохромосомы с идентичными плечами.

Первые анеуплоидные растения, полученные Сирсом, были моносомиками. Основными источниками получения моносомиков служили гибриды мягкой пшеницы с гаплоидом, который был выделен из растений F_1 , полученных от скрещивания пшеницы сорта 'Чайниз Спринг' с рожью, а также гибриды мягкой пшеницы с нуллисомиками по *3В* хромосоме. *3В* хромосома пшеницы 'Чайниз Спринг' несет рецессивный ген частичного асинопсиса, и активность этой хромосомы обуславливает правильную конъюгацию бивалентов в пределах каждой из гомеологичных групп. У нуллисомиков по *3В* хромосоме в метафазе I мейоза возникают унивенты, и скрещивание с такими растениями приводит к появлению в потомстве анеуплоидов.

Нуллисомные растения сорта 'Чайниз Спринг' были выделены в расщепляющемся самоопыленном потомстве моносомиков. Эмпирически установлено, что в среднем моносомные растения 'Чайниз Спринг' продуцируют около 75% нуллисомных (20-хромосомных) женских гамет и

около 4% нуллисомных мужских гамет, что приводит к появлению в потомстве самоопыленного моносомного растения 73% моносомиков, 24% дисомиков и 3% нуллисомиков (табл. 1) (Sears, 1953a).

Таблица 1

Частота появления анеуплоидов в потомстве самоопыленного моносомика пшеницы

Яйцеклетки	Пыльца	
	21 хромосома 96% (81—99%)	20 хромосом 4% (1—19%)
21 хромосома 25% (14—29%)	Дисомик 24% (11—29%)	Моносомик 1% (0,1—5%)
20 хромосом 75% (61—86%)	Моносомик 72% (49—85%)	Нуллисомик 3% (0,6—16%)

В ходе мегаспорогенеза у пшеницы из четырех линейно расположенных мегаспор развивается одна мегаспора, наиболее удаленная от микропиле. В первом мейотическом делении вероятность того, что унивалент моносомного растения отойдет к полюсу, противоположному микропиле, составляет 50%. Во втором делении мейоза вероятность того, что унивалент отойдет к терминальному полюсу и попадет в развивающуюся далее микроспору, также равна 50%. В результате этих делений около 1/4 гамет содержит 21 хромосому, а остальные 75% гамет имеют по 20 хромосом. Однако в оплодотворении принимает участие лишь небольшой процент 20-хромосомных гамет. При этом происходит конкуренция между 20- и 21-хромосомными пыльцевыми трубками, причем 21-хромосомные гаметофиты более жизнеспособны. Этим объясняется тот факт, что при расщеплении в потомстве моносомиков получается очень мало нуллисомных растений. Частота появления нуллисомиков в потомстве моносомика по 3В хромосоме может достигать 10%, у других линий она обычно составляет около 1%. Установлено, что в потомстве самоопыленных моносомных растений, относящихся к различным линиям, частота возникновения моносомиков в зависимости от генотипа является различной (Bhowal, 1964a, б; Tsunewaki, 1964; Буравкова, Стельмах, 1972; Хотылева и др., 1975). По данным Цуневаки (Tsunewaki, 1964), моносомики встречаются чаще в потомстве растений, моносомных по хромосомам из 1-й, 6-й и 3-й гомеологичных групп. Напротив, моносомики по 2-й гомеологичной группе при самоопылении дают очень низкий процент моносомных растений. Моносомные линии остальных групп занимают в этом отношении промежуточное положение. В пределах 1-й гомеологичной группы линия по хромосоме 1В показывает наиболее низкую степень передачи моносомного состояния.

Фенотип моносомиков зависит от недостающей хромосомы, генетического фона и условий выращивания растений. В благоприятных условиях выращивания большая часть растений моносомных линий сорта 'Чайниз Спринг' не отличается от дисомных растений, однако при ухудшении агрофона они могут уклоняться в сторону соответствующих им нуллисомиков. У одних сортов пшеницы фенотипы моносомиков могут более резко отклоняться от нормы, чем у других (Riley, Kimber, 1961).

Из всего набора моносомных линий 'Чайниз Спринг' только две, а именно 5А и 5D, фенотипически отличаются от дисомика. Моносомные

растения по хромосоме 5A вместо плотного булавовидного колоса образуют длинный спельтоидный колос с меньшим числом цветков и зерен в колоске, а моносомные растения по хромосоме 5D при обычном весеннем посеве в поле или теплице отличаются от дисомиков своей позднеспелостью. Большая же часть моносомных и трисомных растений 'Чай-низ Спринг' очень сходна с типичными дисомными растениями.

В отличие от моносомиков и трисомиков нуллисомики по разным хромосомам фенотипически значительно отличаются как друг от друга, так и от дисомиков. Нуллисомики различаются по морфологическим признакам колоса, размеру и окраске зерна, наличию остевидных придатков, плотности колоса, опушенности чешуй, длине и ширине колоса, размерам пыльников, степени фертильности и т. д. Различия наблюдаются также в способности к кущению, ширине и длине листовой пластинки, опушению междоузлий, высоте, толщине и прочности стебля, продолжительности вегетационного периода. Нуллисомики по хромосомам 7B и 7D менее других отличаются от эуплоидов. Лишь девять нуллисомных линий имеют мужскую и женскую фертильность (1A, 1D, 3A, 3B, 3D, 6A, 6B, 7A и 7B), однако только нуллисомик по хромосоме 7B можно поддерживать как стабильную линию, при самоопылении других нуллисомиков семян практически не завязывается из-за слабого развития и пониженной жизнеспособности растений. Постоянным источником нуллисомиков является потомство от самоопыленных моносомных растений, причем частота появления их в потомстве различных моносомных линий значительно колеблется в зависимости в основном от генотипа линии, т. е. от недостающей хромосомы, и в меньшей степени от условий выращивания.

Нуллисомики часто нестабильны и в потомстве переходят в трисомики. Трисомики имеют почти нормальный фенотип, и их трудно отличить от эуплоидных растений без цитологической идентификации. В потомстве самоопыленных трисомиков можно выделить тетрасомики, отличающиеся от дисомиков большей степенью выраженности тех признаков, которые контролируются хромосомой в экстра-дозе. Тетрасомики в комбинации с нуллисомиками используются для изучения степени генетической близости между хромосомами. На основании функционального сходства генетической активности и способности лишней пары хромосом у тетрасомиков компенсировать отсутствие пары хромосом у определенных нуллисомиков, 21 пара хромосом мягкой пшеницы была разбита на семь гомеологичных (частично гомологичных) групп (Sears, 1952в, 1954, 1966а, б; Sears, Okamoto, 1958; Okamoto, 1957б, в, 1962; Riley, 1966; Riley и др. 1958; Riley, Chapman, 1964, 1966; Chapman, Riley, 1966). Каждая гомеологичная группа содержит по одной хромосоме из каждого генома (A, B и D), и каждый геном, в свою очередь, имеет по одной хромосоме из каждой гомеологичной группы. В табл. 2 представлена современная нумерация хромосом. Арабской цифрой и буквенным символом обозначена принадлежность хромосомы к гомеологичной группе и геному, римскими цифрами (в скобках) дана первоначальная нумерация хромосом, предложенная Сирсом при получении моносомных линий у пшеницы. Гомологичные хромосомы, образующие биваленты в мейозе, более родственны друг другу, чем гомеологичные, которые в мейозе не конъюгируют между собой. Высокая степень компенсации в пределах гомеологичной группы указывает на то, что три хромосомы одной группы очень близки между собой генетически и отличаются высокой степенью функциональной идентичности. Сирс (Sears, 1966б) изучил 61 комбинацию от скрещивания нуллисомиков с тетрасомиками по хромосомам из негомологичных групп и ни в одном случае не наблюдал эффекта компенсации.

Таблица 2

Распределение хромосом гексаплоидной пшеницы по соответствующим геномам и гомеологичным группам

Гомеологичная группа	Геном А	Геном В	Геном D
1	(XIV) 1A	(I) 1B	(XVII) 1D
2	(II) 2A	(XIII) 2B	(XX) 2D
3	(XII) 3A	(III) 3B	(XVI) 3D
4	(IV) 4A	(VIII) 4B	(XV) 4D
5	(IX) 5A	(V) 5B	(XVIII) 5D
6	(VI) 6A	(X) 6B	(XIX) 6D
7	(XI) 7A	(VII) 7B	(XXI) 7D

Несмотря на то что хромосомы геномов А, В и D сходны по своей генетической активности, в мейозе не происходит конъюгации между гомеологичными хромосомами разных геномов и, как правило, образуется 21 бивалент в результате конъюгации только гомологичных хромосом.

Рядом исследователей установлено, что отсутствие конъюгации между гомеологичными хромосомами у мягкой пшеницы контролируется активностью хромосомы 5B (Okamoto, 1957a; Okamoto, Inomata, 1974; Riley, 1958, 1960, 1974; Riley, Chapman, 1958, 1963, 1967; Riley и др., 1960, 1966, 1968в, 1973; Riley, Law, 1965; Feldman, 1966a, б, 1968; Feldman и др., 1966; Avivi, Feldman, 1975; Muramatsu, 1973). В мейозе у мягкой пшеницы вследствие «диплоидизации полиплоида» образуются не мультиваленты, а биваленты, как у диплоида. Подобная сбалансированность поведения хромосом в мейозе возникла у предков мягкой пшеницы, по всей вероятности, в результате мутации гена, локализованного в хромосоме 5B. Изучение мейоза у растений, имеющих телоцентрическую хромосому или изохромосому по длинному плечу 5B хромосомы, показало, что ген, контролирующей бивалентную конъюгацию гомологов у мягкой пшеницы, локализован в длинном плече хромосомы 5B (Riley, 1960a; Wall и др., 1971; Lange, Riley, 1973). На регулярное образование бивалентов у мягкой пшеницы оказывают влияние также хромосомы 3A, 3B и 3D (Upadhyya, Swaminathan, 1967; Sears, 1969; Driscoll, 1972, 1974; Mello-Sampayo, 1971a, б; Mello-Sampayo, Lorente, 1969; Mello-Sampayo, Canas, 1973). У растений, нуллисомных по хромосоме 5B, в метафазе I мейоза образуются только униваленты. Имеются данные о том, что гены, локализованные в хромосомах 3B и 5B и влияющие на конъюгацию хромосом и ее стабильность, могут дополнять друг друга (Kempnanna, Riley, 1962; Riley, Kempnanna, 1963).

Знание сложной генетической системы, контролирующей течение мейоза у мягкой пшеницы, позволяет использовать ее в практических целях. С помощью метода анеуплоидии удастся добавлять к геному пшеницы чужеродные хромосомы других видов и родов — ржи, эгилопы, пырея. Отсутствие в геноме пшеницы супрессоров конъюгации гомологов (длинного плеча хромосомы 5B или бета-плеча хромосомы 3D) существенно усиливает рекомбинацию генетического материала в мейозе у гибридов между пшеницей и другими злаками, увеличивает возможность передачи пшенице хозяйственно-ценных признаков и свойств и повышает успех отдаленной гибридизации (Sears, 1956; Riley, Kimber, 1966; Johnson, Kimber, 1967; Riley и др., 1968a, б; Cauderon и др., 1969; Feldman, 1971; Athwal, Kimber, 1972; Dvořak, Sosulski, 1974; Kaschiri, 1975).

В генетике и селекции пшеницы анеуплоидия может быть использована в следующих целях: 1) для генетического анализа сорта или мутанта с применением нуллисомных и моносомных серий, 2) для получения линий с добавлениями и замещенных линий путем введения чужих хромосом, 3) для получения межсортных замещенных линий (Sears, 1941b, 1950; Unrau, 1958; Kuspira, Unrau, 1958; Riley, Kimber, 1961; Law, 1970; Law, Worland, 1972, 1973; Baker, McIntosh, 1973; Майстренко, 1973a; Майстренко и др., 1973a).

Применение нуллисомных и моносомных серий вместе с набором телоцентрических линий облегчает проведение генетического анализа пшеницы, позволяет локализовать гены в определенных хромосомах и участках хромосом, устанавливать число генов, контролирующих развитие определенных признаков и свойств, определять аллельные взаимоотношения генов. Для локализации генов в хромосомах и определения числа генов, а также характера взаимоотношений между ними используются нуллисомный и моносомный анализы растений F_1 , анализ популяции F_2 , полученной от моносомных растений F_1 , анализ популяции F_3 , полученной от отобранных в F_2 дисомных растений, происходящих от моносомиков F_1 (Sears, 1953a; Unrau, 1950; Unrau и др., 1956; Kuspira, Unrau, 1959; Kuspira, 1966).

С помощью нуллисомного метода возможно определение местоположения некоторых доминантных генов у пшеницы (Sears, 1941b, 1950, 1953a). Если признак контролируется доминантным геном, то он не проявится у растений, нуллисомных по той паре гомологичных хромосом, в которой локализован этот ген. При проведении нуллисомного анализа исследуемый сорт пшеницы скрещивают с каждой из 21 нуллисомной линии сорта 'Чайниз Спринг' и изучают характер расщепления по исследуемому признаку в поколении F_2 , полученном от моносомных растений F_1 . В том случае, если признак контролируется одним доминантным геном, во всех семьях F_2 , кроме одной, будет наблюдаться расщепление по фенотипу в отношении 3:1, т. е. примерно у 25% растений в каждой семье проявится рецессивный признак. В одной «критической» семье будет наблюдаться отклонение от ожидаемого расщепления в отношении 3:1 и вместо предполагаемых 25% рецессивных фенотипов их окажется только от 1 до 10%. Такое существенное отклонение в «критической» семье от ожидаемого расщепления по фенотипу обусловлено тем, что дисомики и моносомики несут доминантные аллели в двойной и одинарной дозе соответственно, и рецессивный признак проявится только у небольшого числа растений, нуллисомных по «критической» хромосоме, контролирующей исследуемый признак. С помощью нуллисомиков Сирсу (Sears, 1953a) удалось локализовать целый ряд доминантных генов у сорта 'Чайниз Спринг'. Он установил, что красная окраска зерна контролируется геном, расположенным в хромосоме 3D (у нуллисомика по этой хромосоме зерно имеет белую окраску), доминантные ингибиторы развития остей находятся в хромосомах 4B и 6B, гены-супрессоры, уменьшающие длину остей, — в хромосомах 2A и 2D, гены, контролирующие опушение узлов стебля, скверхедность колоса и подавление спелтондности колоса, локализованы в хромосоме 5A.

Нуллисомный анализ позволяет определить локализацию двух (или большего числа) генов с дубликатным или комплементарным действием. В случае двух комплементарных доминантных генов популяция F_2 должна быть достаточно большой (не менее 95 растений в каждой семье), чтобы можно было с достоверностью отличить расщепление в отношении 3:1 от расщепления в отношении 9:7 (Sears, 1953a). При

комплементарном действии трех или большего числа доминантных генов необходим еще больший объем популяции.

В генетических исследованиях пшеницы моносомный анализ используется чаще, чем нуллисомный, что можно объяснить затруднениями в проведении опытов, связанными с низкой фертильностью и слабой жизнеспособностью нуллисомных растений.

При проведении моносомного анализа сорт или мутант пшеницы, гомозиготный по анализируемому признаку, скрещивается с каждой из 21 моносомной линии сорта 'Чайниз Спринг', используемой в качестве женского родителя. Из популяции дисомиков и моносомиков в поколении F_1 цитологически идентифицируются и выделяются моносомные растения, у которых унивалентная хромосома происходит от исследуемого сорта-донора. Если дисомный родитель гомозиготен по рецессивному аллелю и рецессивный признак проявляется в гемизиготном (моносомном) состоянии, то в этом случае одна из линий F_1 будет иметь рецессивный фенотип, в то время как другие 20 линий — доминантный. Таким образом, анализ моносомных растений в поколении F_1 позволяет локализовать ген, контролирующий исследуемый признак. Если признак контролируется доминантным геном, то все моносомные гибриды F_1 будут иметь доминантный фенотип, и только в расщепляющемся поколении F_2 по отклонению от ожидаемого соотношения доминантных и рецессивных фенотипов можно выявить «критическую» семью и идентифицировать хромосому, несущую доминантный ген. В этой «критической» семье только нуллисомные растения не будут иметь доминантного гена и проявят рецессивный фенотип, причем будет наблюдаться расщепление по фенотипу в отношении 97:3 (это отношение может незначительно варьировать в зависимости от моносомной линии и исследуемого сорта-донора). Если исследуемый признак контролируется двумя генами, то в поколении F_2 будет наблюдаться расщепление по фенотипу в отношении 9:7 или 15:1. В первом случае у двух семей F_2 будет наблюдаться расщепление в отношении 3:1, в то время как остальные 19 семей покажут расщепление в отношении 9:7. По этим двум aberrантным семьям определяют хромосомы, несущие исследуемые гены. Если в F_2 у 19 семей будет происходить расщепление по фенотипу в отношении 15:1, то две «критические» хромосомы могут быть идентифицированы по отсутствию расщепления в соответствующих aberrантных семьях. При независимом действии двух генов, локализованных в разных хромосомах, в aberrантных семьях происходит расщепление по фенотипу в отношении 3:1, а в остальных 19 семьях наблюдается дигенное расщепление. Описанный метод моносомного анализа пшеницы был использован для локализации генов, контролирующих качественные и количественные признаки — окраску зерна и колосковых чешуй, остистость, плотность колоса, тип развития растений, устойчивость к болезням и т. д. (Heyne, Livers, 1953; Wiggin, 1955; Person, 1956; Campbell, McGinnis, 1958; Knott, 1959; Morrison, 1960; Tsunewaki, 1961, 1974; Tsunewaki, Jenkins, 1961; Driscoll, Baker, 1965; Macer, 1966; Röbbelen, 1968; Rajki, Rajki, 1969; Anderson и др., 1971; Wenzel, 1971; Lelley, 1971; Стельмах, Буравкова, 1972а, б; Жиров и др., 1972; Baier и др., 1973, 1974а; Orlikowska, 1973; Talaat и др., 1973; Лбова, 1973; Майстренко, 1973б; Майстренко, Черных, 1973; Майстренко и др., 1973б, 1974б; Ригин, Лебедева, 1973; Родионова и др., 1973; Цильке, Цильке, 1973, 1974; Цильке и др., 1973; Morris и др., 1973; Цильке, 1974а, б; Бессараб и др., 1974; Gale и др., 1974; Vareš, Košner, 1974, 1975; Mokhtarzadeh, 1975 и др.).

Если по какой-то причине не удается проанализировать характер расщепления в популяции F_2 , то для генетического анализа можно

использовать растения F_3 , происходящие от дисомных растений F_2 . В «критической» линии все дисомные растения будут гомозиготными по изучаемому признаку (Sears, 1953a).

Для более точной локализации гена в определенном плече хромосомы при моносомном анализе используют маркированные моно- и дителоцентрические линии, что позволяет в некоторых случаях картировать гены по отношению к центромере (Sears, 1966a; Driscoll, 1966; Noda, Tsunewaki, 1972; Maystrenko и др., 1973).

Метод моносомного анализа рекомендуется использовать преимущественно при анализе качественных признаков, поскольку в случае количественных признаков эффект дозы хромосомы может быть столь же значительным, а иногда даже еще большим, чем изучаемые межаллельные взаимодействия (Sears, 1966). Более эффективным методом исследования генетики количественных признаков у сортов и мутантов пшеницы следует считать межсортовое замещение хромосом, при котором пара хромосом одного сорта, являющегося реципиентом, замещается гомологичной парой хромосом другого сорта — донора. Таким путем можно определить хромосому, контролирующую тот или иной признак. Метод межсортового замещения хромосом представляет ценность как с точки зрения изучения генетической «архитектуры» пшеницы, так и для генетического исследования количественных признаков и изучения роли хромосом в развитии растения. Кроме того, с помощью этого метода возможно улучшение сортов и создание новых хозяйственно-ценных генотипов путем совмещения в одном сорте наиболее важных признаков двух сортов. Для осуществления этой задачи прежде всего необходимо создавать моносомные линии на основе наиболее перспективных возделываемых сортов.

Новые моносомные серии создаются обычно на основе серии моносомного сорта 'Чайниз Спринг' путем возвратных скрещиваний сорта-донора с каждой из моносомных линий. Цитологически идентифицированные моносомы бэккроссируются не менее шести раз до воссоздания генотипа сорта-донора. Полученный после 6—8 насыщающих скрещиваний моносомик генетически почти идентичен отцовскому сорту (теоретически на 98%).

Работа по созданию новых моносомных серий сопровождается непрерывным цитологическим контролем для выделения моносомных растений, используемых в скрещиваниях. Чтобы определить, является ли

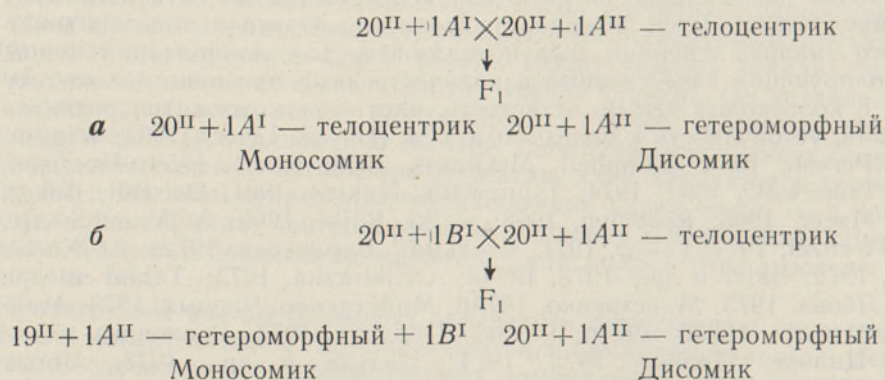


Схема 1. Проверка «смены унивалента» у моносомика путем скрещивания его с телоцентрическим тестером по данной хромосоме. а — «смены унивалента» не произошло, б — «смена унивалента» имеет место.

унивалентная хромосома у моносомика F_1 , а также у бэккроссных поколений идентичной исходной моносоме 'Чайниз Спринг', в мейозе проводят цитологическую проверку «смены унивалента». Обычно при создании моносомных серий «смену унивалента» выявляют путем скрещивания моносомного гибрида по каждой линии с соответствующей дителоцентрической линией-тестером сорта 'Чайниз Спринг'. Если произошла смена унивалента и унивалент моносомика не соответствует исходной линии, то при скрещивании с телоцентрическим тестером по данной хромосоме у моносомика в F_1 в метафазе I мейоза образуется 19 нормальных бивалентов, один гетероморфный бивалент (содержащий телоцентрическую и целую хромосомы) и нормальный двуплечий унивалент. Если же «смены унивалента» не произошло, то у гибрида F_1 в мейозе имеются 20 бивалентов и телоцентрическая унивалентная хромосома (схема 1).

Рядом исследователей разработаны схемы создания серий моносомных и замещенных линий, позволяющие ускорить процесс создания указанных серий при допущении минимального числа ошибок в работе. Так, согласно схеме, разработанной Ло (Law, 1967—68, 1972), возможно параллельное создание трех серий: моносомных линий, линий с телоцентрическими хромосомами и линий с реципрокным замещением хромосом при одновременном контроле за «сменой унивалента» (схема 2). Маан с соавторами (Маан и др., 1967) предложил схему, включающую в себя программу бэккроссов с использованием дителоцентрических линий или изохромосом 'Чайниз Спринг'. Серии цитологически маркированных анеуплоидов пшеницы создаются в настоящее время как за рубежом, так и у нас (Майстренко и др., 1973в, 1974а; Galal, 1974; Костанди и др., 1975). Желательно также создавать реципрокные серии замещенных линий, что позволяет определить, является ли наблюдаемый фенотипический эффект чисто аддитивным, т. е. обусловленным действием замещенных хромосом, или же имеется взаимодействие между хромосомами донора и реципиента. Ло (Law, 1965) показал, что подобное взаимодействие имеется и оно довольно существенно.

Использование линий с межсортовым замещением хромосом позволило локализовать в хромосомах мягкой пшеницы гены, контролирующие ряд хозяйственно-ценных количественных признаков (Sears и др., 1957; Kuspira, Unrau, 1957; Aksel, 1967; Sasaki и др., 1970; Майстренко, 1973а; Майстренко и др., 1971; Halloran, 1974, 1975; Mettin, 1975; Snape и др., 1975).

В генетике и селекции пшеницы анеуплоидия может быть использована также для перенесения свойств других видов подтрибы *Triticinae* в генотип пшеницы. Пути использования чужеродной генетической изменчивости могут быть следующими: добавление отдельной хромосомы или пары хромосом от другого вида или рода к полному набору хромосом пшеницы (дополненные линии); замена одной хромосомы или пары хромосом одной хромосомой или парой хромосом растения-донора (замещенные линии); замещение отдельных участков хромосом пшеницы участками хромосом других видов, несущих желательные признаки (сегментные обмены или транслокации).

К настоящему времени разработана методика получения дополненных линий пшеницы и имеются отдельные дополненные линии или серии линий с одной хромосомой или парой хромосом от видов ржи, эгилопса, хайнальдии, пырея (O'Mara, 1940; Hyde, 1953; Sears, 1953б; Riley, 1960б; Wienhues-Ohlendorf, 1960; Wienhues, 1971; Caudeiron, 1966; Caudeiron и др., 1969; Feldman, 1975).

44-хромосомные дополненные линии пшеницы, несмотря на ряд цен-

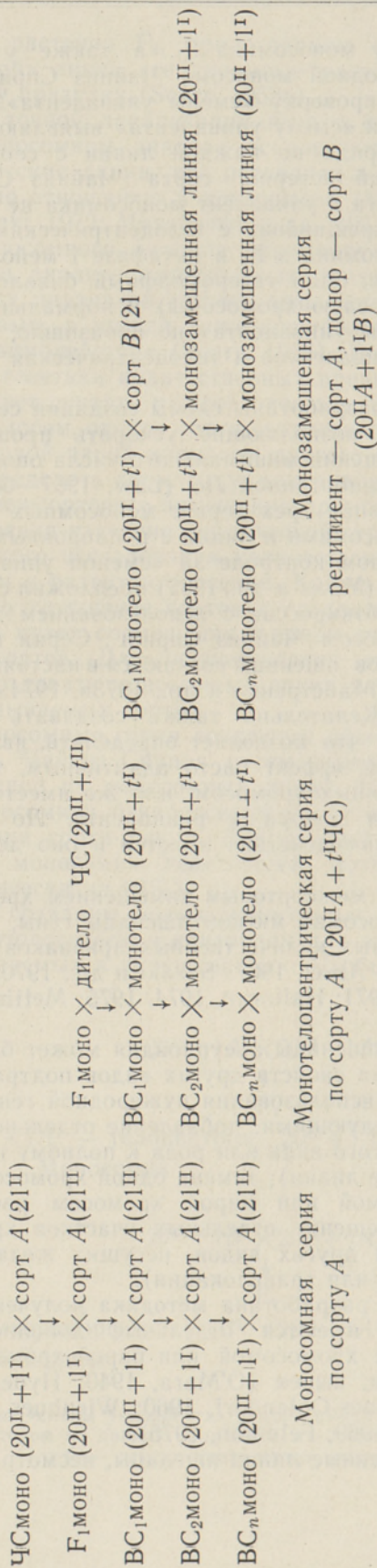


Схема 2. Одновременное создание трех серий анеуплоидов: моносомных линий, монотелосомных линий и межсортового замещения хромосом (Law, 1968).

ных качеств, непригодны для непосредственного использования в сельскохозяйственной практике вследствие их мейотической нестабильности, приводящей к утере добавленной хромосомы, низкой фертильности и других нежелательных признаков, внесенных чужеродной хромосомой.

Получение замещенных линий пшеницы требует более сложной методики, чем получение дополненных линий, и оно заключается в предварительном создании линий пшеницы определенного сорта с добавлением желательной пары хромосом от другого вида, а также в получении серии нуллисомиков или моносомиков у этого же сорта пшеницы. Скрещивая нуллисомики или моносомики пшеницы с дополненными 44-хромосомными линиями, можно добиться замещения определенной хромосомы пшеницы (Ungau, 1958; Riley, Kimber, 1966). Замещенные линии более стабильны в том случае, если пара чужих хромосом является гомеологичной по отношению к замещенной. Успех замещения зависит также и от того, в какой степени чужая хромосома может компенсировать отсутствующую пару пшеничных хромосом, а также и от того, в какой степени проявляются хозяйственно-ценные признаки, ради которых произведено замещение. По мнению Райли и Кимбера (Riley, Kimber, 1966), наиболее удачные замещенные линии получены при использовании хромосом пырея. К настоящему времени созданы линии, в которых хромосомы пшеницы замещены хромосомами ржи, эгилопса, пырея (O'Mara, 1947; Sears, 1956, 1967; Knott, 1958a, б; Jenkins, 1966; Jenkins, Evans, 1958; Riley, Kimber, 1966; Wienhues, 1967; Bielig, Driscoll, 1973).

Поскольку замещение хромосом пшеницы хромосомами другого вида или добавление чужих хромосом к генотипу пшеницы приводит к нарушению хромосомного баланса у пшеницы, до сих пор ни одна из полученных линий не используется в сельскохозяйственной практике.

Частичные реципрокные обмены между хромосомами пшеницы и других видов, по всей вероятности, могут обеспечить более стабильное состояние генома пшеницы. Получение транслокаций возможно следующими путями: 1) благодаря естественной рекомбинации участков хромосом; 2) с помощью мутагенных воздействий. Удалением из генома хромосомы 5B или подавлением ее активности геномом одного из диких видов эгилопса — *Aegilops speltoides* или *Ae. mutica* (Riley, Chapman, 1963, 1966; Kimber, 1967a, б) можно добиться рекомбинации участков хромосом пшеницы и гомеологичных им хромосом отдаленных видов при условии, что пшеничные и чужеродные хромосомы близки генетически и цитологически, т. е. способны конъюгировать между собой.

Таким путем удалось передать устойчивость к желтой ржавчине от *Ae. comosa* сорту пшеницы 'Компейр' (Riley и др., 1968a, б). С помощью искусственного получения транслокаций Сирсом (Sears, 1956) впервые была передана устойчивость к стеблевой ржавчине от *Ae. umbellulata* мягкой пшенице 'Чайниз Спринг'. Прежде всего была создана линия пшеницы с добавлением хромосомы *Ae. umbellulata*, ответственной за устойчивость к заболеванию. Затем было получено растение, у которого к полному набору хромосом пшеницы была добавлена одна изохромосома *Ae. umbellulata*, передающая устойчивость. Это растение было облучено до мейоза, и пыльцой облученного растения были опылены нормальные растения пшеницы 'Чайниз Спринг'. В потомстве, полученном в результате опыления, была выделена линия, у которой хромосома с транслокацией не несла вредных признаков и свойств и хорошо передавалась через мужские и женские гаметы. Гомозиготные по этой транслокации растения отличались устойчивостью к ржавчине и немного более поздним созреванием. С помощью телоцентрических хро-

мосом была определена локализация концевой транслокации участка *Ae. umbellulata* в хромосоме 6B у полученной формы пшеницы, названной 'Трансфер' (Sears, 1956). К настоящему времени у пшеницы созданы чужеродные замещения, которые включают 4 различные хромосомы ржи, 3 хромосомы пырея *Agropyron elongatum*, 2 хромосомы пырея *A. glaucum*, 3 хромосомы от трех видов эгилопса — *Ae. commosa*, *Ae. caudata* и *Ae. bicornis* (Driscoll, 1968; Riley и др., 1968a, б; Sears, 1972; Macdonald, Smith, 1972).

Одной из важных задач при создании анеуплоидных линий является детальное цитологическое изучение исходных родительских форм. Цитологический анализ и изучение устойчивости ряда сортов пшеницы к ржавчине и мучнистой росе показали, что у сортов мягкой пшеницы 'Зорба', 'Орландо', 'Саладин', 'Залцмюндер Бартвайцен' и других пара хромосом 1B замещена парой хромосом ржи 1R. Показано также, что у сорта 'Вейке' имеются две подлинии: у одной подлинии наблюдается полное замещение хромосом пшеница—рожь 1B/1R, у другой — транслокация пшеница—рожь 1B/1R. Предполагают, что гены, обуславливающие устойчивость к ржавчине и мучнистой росе, находятся у этих сортов на чужих хромосомах, т. е. хромосомах или сегментах хромосом ржи (Zeller, 1972; Mettin и др., 1973; Zeller, Baier, 1973; Zeller, Fischbeck, 1974; Baier и др., 19746).

В результате цитогенетического анализа установлено, что у сортов озимой пшеницы селекции академика П. Лукьяненко 'Кавказ' и 'Аврора' короткое спутничное плечо хромосомы 1B пшеницы спонтанно замещено гомеологичным сегментом ржаной хромосомы 1R(V). Это объясняется, по мнению Целлера (Zeller, 1973), вовлечением в гибридизацию сорта 'Нойцухт': 'Кавказ' и 'Аврора' происходят от скрещивания F₅ (Безостая 4'×'Нойцухт')×'Безостая 1'. Предположение Целлера относительно транслокации сегмента короткого плеча хромосомы 1R с пшеничной хромосомой 1B было подтверждено цитологическими исследованиями Беннета и Смита, проведенными в Кембридже с использованием двух различных методик (Bennett, Smith, 1975).

Цитологические исследования пшеницы с использованием маркированных линий позволяют идентифицировать реципрокные транслокации между различными сортами гексаплоидной пшеницы, выявить роль хромосомных обменов в эволюции пшеницы и выявить влияющие отдельные хромосомы на особенности протекания мейоза на разном генотипическом фоне (Riley и др., 1967; Quinn, Driscoll, 1970; Larsen, 1973; Linde-Laursen, Larsen, 1974).

Работа по созданию анеуплоидных серий пшеницы и по анеуплоидному генетическому анализу очень длительна, трудоемка и требует объединения и координации усилий цитогенетиков и селекционеров для последовательного и успешного решения стоящих перед ними задач. Для обмена семенным материалом и информацией между учеными, работающими в области анеуплоидии, в 1967 году на I Европейской конференции по анеуплоидии пшеницы в Кембридже (Англия) создано Европейское сообщество по анеуплоидии пшеницы (European Wheat Aneuploid Co-operative). Основан также журнал сообщества «EWAC Newsletter», который издается К. Ло в Кембридже при Институте растениеводства (Plant Breeding Institute) и в котором регулярно публикуются работы по цитогенетике пшеницы, освещаются итоги проведения многолетних программ по созданию новых анеуплоидных серий и т. д. Последние номера этого журнала содержат и материалы исследователей из Австралии, Индии, Японии, Канады и США.

Обзор состояния работ по созданию новых серий анеуплоидов мяг-

кой пшеницы в нашей стране и за рубежом сделан О. Майстренко (1971, 1973а), под руководством которой в 1966 году в Институте цитологии и генетики СО АН СССР были начаты исследования по анеуплоидии пшеницы в СССР.

ЛИТЕРАТУРА

- Бессараб К. С., Жиров Е. Г., Губанова М. А., 1974. Моносомный анализ F_2 устойчивости озимой пшеницы сорта 'Безостая 2' к 77 расе листовой ржавчины. Сб. науч. тр. молодых ученых. НИИ с.-х., Краснодар 4 : 36—40.
- Буравкова Л. К., Стельмах А. Ф., 1972. О частоте выхода моносомиков при самоопылении моносомной серии пшеницы сорта Chinese Spring. В сб.: Науч. тр. по с.-х. биол. Одесса : 38—41.
- Жиров Е. Г., Бессараб К. С., Губанова М. А., 1972. Идентификация хромосом, несущих основные гены полукарликовости, у сорта мягкой пшеницы 'Калянона' и возможность их использования в селекции. Сб. науч. тр. молодых ученых НИИ с.-х. Краснодар 6 : 58—61.
- Костанди Г. В., Буравкова Л. К., Симоненко В. К., 1975. Использование дителоцентриков для контроля «смены унивалента» у создаваемой моносомной серии сорта озимой пшеницы 'Новостепнячка'. Научно-техн. бюлл. Всес. селек.-генет. ин-та. Одесса 25 : 31—33.
- Лбова М. И., 1973. Моносомный генетический анализ толщины слоя склеренхимы соломины у сортов пшеницы с разной устойчивостью к полеганию. Сообщение I. Изучение яровых сортов 'Чайниз Спринг' и 'Диамант II'. В сб.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск : 187—193.
- Майстренко О. И., Трошина А. В., Лбова М. И., 1971. Межсортовое замещение хромосом у мягкой пшеницы. В кн.: Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М. : 94—119.
- Майстренко О. И., Зайцева Э. А., Гунченко С. В., Талызина Г. Г., 1973. Метод одновременного создания серии монотелосомиков, дителосомиков и моносомиков мягкой пшеницы. В сб.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск : 126—149.
- Майстренко О. И., Трошина А. В., Лбова М. И., Гайдаленок Р. Ф., Ермакова М. Ф., Храброва М. А., Ботова Л. С., Брандес Л. В., Галай В. С., Зайцева Э. А., Лушанова Г. И., Талызина Г. Г., 1973а. Использование серии анеуплоидов для цитогенетического изучения мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. В сб.: Проблемы теоретической и прикладной генетики. Новосибирск : 252—260.
- Майстренко О. И., Ермакова М. Ф., Талызина Г. Г., 1973б. Моносомный анализ набухания клейковины зерна у высококачественных сортов мягкой пшеницы саратовской селекции. В сб.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск : 246—258.
- Майстренко О. И., Черных Л. С., 1973. Моносомный генетический анализ конечной высоты растений у сортов озимой пшеницы 'Кавказ' и 'Скороспелка 35'. В сб.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск : 205—217.
- Майстренко О. И., 1973а. Состояние и задачи исследований по созданию новых серий анеуплоидов мягкой пшеницы. В сб.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск : 9—27.
- Майстренко О. И., 1973б. Локализация хромосом, несущих гены *Vrn 1* и *Vrn 3*, подавляющие озимость у пшеницы. В сб.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск : 169—177.
- Майстренко О. И., Зайцева Э. А., Гунченко С. В., Талызина Г. Г., 1974а. К методике создания наборов цитологически маркированных анеуплоидов пшеницы. В сб.: Итоги науч. работ. Ин-т цитол. и генет. СО АН СССР, 1973. Новосибирск : 56—57.
- Майстренко О. И., Храброва М. А., Галай В. С., 1974б. Моносомный анализ содержания белка в зерне высокобелкового сорта пшеницы. В сб.: Итоги науч. работ Ин-та цитол. и генет. СО АН СССР, 1973. Новосибирск : 60.
- Стельмах А. Ф., Буравкова Л. К., 1972а. Некоторые особенности использования моносомных линий пшеницы. В сб.: Полиплоидия и селекция. Минск : 138—149.
- Стельмах А. Ф., Буравкова Л. К., 1972б. Моносомный анализ «типа развития» озимой пшеницы 'Новостепнячка'. Науч.-техн. бюлл. Всес. селек.-генет. ин-та 20 : 57—60.
- Ригин Б. В., Лебедева Г. В., 1973. Факториальный и моносомный анализы признаков «лигула» и «ушки» у мягкой пшеницы. Генетика 9 (1) : 11—17.

- Роднонова Н. М., Туров Г. С., Майстренко О. И., 1973. Идентификация хромосомы, определяющей устойчивость взрослых растений пшеницы 'Кавказ' к 20 расе бурой ржавчины. В сб.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск : 178—186.
- Хотылева Л. В., Дыленок Л. А., Каминская Л. Н., 1975. Изучение влияния некоторых факторов на процент 41-хромосомных растений в потомстве моносомных линий 'Чайниз Спринг'. В сб.: Исследования по теоретической и прикладной генетике. Минск : 23—27.
- Цильке Р. А., Цильке И. А., 1973. Моносомный анализ плотности колоса у мягкой яровой пшеницы. Генетика 9 (5) : 5—14.
- Цильке И. А., Цильке Р. А., 1974. Моносомный анализ числа колосков в колосе мягкой яровой пшеницы. Генетика 10 (9) : 5—10.
- Цильке И. А., Майстренко О. И., Герасенко Б. И., 1973. Моносомный анализ количественных признаков гибридов мягкой пшеницы. Науч. тр. Сиб. НИИ с.-х. 4 (19) : 8—12.
- Цильке И. А., 1974а. Моносомный анализ продолжительности периода всходы—колошение мягкой пшеницы. Науч. тр. Сиб. НИИ с.-х. 21 : 27—31.
- Цильке И. А., 1974б. Моносомный анализ веса зерна с колоса у мягкой яровой пшеницы. Изв. СО АН СССР, сер. биол. 3 (15) : 85—89.
- Aksel R., 1967. Quantitative genetic analysis of characters in wheat using crosses of chromosome substitution lines (theoretical considerations). Genetics 57 : 195—211.
- Anderson M. K., Williams N. D., Maan S. S., 1971. Monosomic analysis of genes for stem rust resistance derived from Marquis and Reliance wheats. Crop Sci. 11 : 556—558.
- Athwal R. S., Kimber G., 1972. The pairing of an alien chromosome with homoeologous chromosomes of wheat. Canad. J. Genet. Cytol. 14 (2) : 325—333.
- Avivi L., Feldman M., 1975. Cytological and molecular mechanisms responsible for diploidization in polyploid bread wheat *Triticum aestivum*, XII Международн. ботан. конгресс. Тезисы докладов I : 207.
- 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.
- Baier A. C., Zeller F. J., Fischbeck G., 1974а. Monosomenanalyse der Begrannung der Sommerweizensorte 'Solo'. Z. Pflanzenzücht. 72 (4) : 283—290.
- Baier A. C., Zeller F. J., Fischbeck G., 1974б. Identification of three chromosomal interchanges in common wheat *Triticum aestivum* L. Canad. J. Genet. Cytol. 16 (2) : 349—354.
- Baker E. P., McIntosh R. A., 1973. Utilization of marked telocentric chromosomes in more efficient genetic analysis. Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA : 635—636.
- Bareš I., Košner J., 1974. Results of genetic analysis of the Czechoslovakian wheat variety Zlatka (*Triticum aestivum* L., var. *lutescens*). EWAC Newsletter 4 : 1—4.
- Bareš I., Košner J., 1975. Location of genes controlling some characters in the spring wheat variety Zlatka by monosomic analysis. Euphytica 24 (2) : 557—563.
- Bennett M. D., Smith J. B., 1975. Confirmation of the identification of the rye chromosome in 1B/1R wheat-rye chromosome substitution and translocation lines. Canad. J. Genet. Cytol. 17 (1) : 117—120.
- Bhowal J. G., 1964а. An unusual transmission rate of the deficient male gamete in a substitution monosomic of chromosome 3D in wheat. Canad. J. Bot. 42 : 1321—1328.
- Bhowal J. G., 1964б. Comparative growth and function of normal and deficient pollen in substitution monosomic of chromosome 3D in wheat. Canad. J. Bot. 42 : 1329—1333.
- Bielig L. M., Driscoll C. J., 1973. Release of a series of MAS lines. Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA : 147—150.
- Campbell A. B., McGinnis R. C., 1958. A monosomic analysis of stem rust reaction and awn expression in Redman wheat. Canad. J. Plant Sci. 38 (2) : 184—187.
- Cauderon Y., 1966. Etude cytogénétique de l'évolution du matériel issu de croisement entre *Triticum aestivum* et *Agropyron intermedium*. I. Creation de types d'addition stables. Ann. améliorat. plantes 16 (1) : 43—70.
- Cauderon Y., Dauge M., Saigne B., 1969. The effect on wheat of *Agropyron* chromosomes carrying brown and stem rust resistance. EWAC Newsletter 2 : 4—5.
- Chapman V., Riley R., 1966. The allocation of the chromosomes of *Triticum aestivum* to the A and B genomes and evidence on genome structure. Canad. J. Genet. Cytol. 8 (1) : 57—63.
- Darlington C. D., 1938. Misdivision and the genetics of the centromere. J. Genet. 37 (1—2) : 341—364.

- Driscoll C. J., 1966. Gene-centromere distances in wheat by aneuploid F_2 observations. *Genetics* **54** (1) : 131—135.
- Driscoll C. J., 1968. Alien transfer by irradiation and meiotic control. Proc. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp., Canberra, Australia : 196—203.
- Driscoll C. J., 1972. Genetic suppression of homoeologous chromosome pairing in hexaploid wheat. *Canad. J. Genet. Cytol.* **14** (1) : 39—42.
- Driscoll C. J., 1974. Minor suppressors of homoeologous pairing in wheat. EWAC Newsletter **4** : 60—61.
- Driscoll C. J., Baker E. P., 1965. Location of genes for resistance to stem rust race 126-Anz-1 in four varieties of wheat. *Wheat Inform. Serv.* **19** : 47—49.
- Dvořák J., Sosulski F. W., 1974. Effects of additions and substitutions of *Agropyron elongatum* chromosomes on quantitative characters in wheat. *Canad. J. Genet. Cytol.* **16** (3) : 627—637.
- Feldman M., 1966a. Identification of unpaired chromosomes in F_1 hybrids involving *Triticum aestivum* and *T. timopheevii*. *Canad. J. Genet. Cytol.* **8** (1) : 144—157.
- Feldman M., 1966b. The effect of chromosomes 5B, 5D and 5A on chromosomal pairing in *Triticum aestivum*. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. **55** : 1947—1953.
- Feldman M., 1968. Regulation of somatic association and meiotic pairing in common wheat. Proc. 3rd Intern. Wheat. Genet. Symp., Canberra, Australia : 169—179.
- Feldman M., 1971. The regulation of chromosome pairing in inter-varietal inter-specific and inter-generic hybrids of common wheat. EWAC Newsletter **3** : 2—4.
- Feldman M., 1975. Alien addition lines of common wheat containing *Triticum longissimum* chromosomes. XII Международный ботан. конгресс. Тезисы докладов II : 506.
- Feldman M., Mello-Sampayo T., Sears E. R., 1966. Somatic association in *Triticum aestivum*. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. **56** : 1192—1199.
- Galal J., 1974. The development of an aneuploid series in the Egyptian wheat variety Giza 144. EWAC Newsletter **4** : 47—48.
- Gale M. D., Law C. N., Marshall G., Worland A. J., 1974. Location of a GA insensitivity gene in Minister Dwarf. EWAC Newsletter **4** : 14—15.
- Halloran G. M., 1974. Genetic analysis of hexaploid wheat, *Triticum aestivum*, using intervarietal chromosome substitution lines. I. Culm length, ear density, spikelet number and fertility. *Canad. J. Genet. Cytol.* **16** (2) : 449—456.
- Halloran G. M., 1975. Genetic analysis of time to ear emergence in hexaploid wheat, *Triticum aestivum*, using intervarietal chromosome substitution lines. *Canad. J. Genet. Cytol.* **17** (3) : 365—373.
- Heyne E. G., Livers R. W., 1953. Monosomic analysis of leaf rust reaction, awnness, winter injury and seed color in Pawnee wheat. *Agron. J.* **45** : 54—58.
- Hyde B. B., 1953. Addition of individual *Haynaldia villosa* chromosomes to hexaploid wheat. *Amer. J. Bot.* **40** (3) : 174—182.
- Jenkins B. C., 1966. *Secale* additions and substitutions to common wheat. Proc. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp., Lund, 1963. *Hereditas Suppl.* **2** : 301—312.
- Jenkins B. C., Evans L. E., 1958. Some alien chromosome additions to common wheat. Proc. 10th Intern. Congr. Genet., Montreal, Canada **2** : 134.
- Johnson B. L., 1975. Identification of the apparent B-genome donor of wheat. *Canad. J. Genet. Cytol.* **17** (1) : 21—39.
- Johnson R., Kimber G., 1967. Homoeologous pairing of a chromosome from *Agropyron elongatum* with those of *Triticum aestivum* and *Ae. speltoides*. *Genet. Res.* **10** (1) : 63—71.
- Kaschiri M., 1975. Significance of wheat—*Aegilops* crosses for the improvement of cultivated wheat. *Wheat Inform. Serv.* **40** : 22—24.
- Kempanna C., Riley R., 1962. Relationships between the genetic effects of deficiencies for chromosomes III and V on meiotic pairing in *Triticum aestivum*. *Nature* **195** : 1270—1273.
- Kihara H., 1919. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. I. Species-Bastarde des Weizens und Weizenroggen-Bastarde, *Bot. Mag. (Tokyo)* **33** : 17—38.
- Kihara H., 1940. Verwandtschaft der *Aegilops*-Arten im Lichte der Genomanalyse. Ein Überblick. *Züchter* **12** : 49—62.
- Kihara H., 1965. The origin of wheat in the light of comparative genetics. *Japan. J. Genet.* **40** (1) : 45—54.
- Kimber G., 1967a. The addition of the chromosomes of *Aegilops umbellulata* to *Triticum aestivum* (var. Chinese Spring). *Genet. Res.* **9** (1) : 111—115.
- Kimber G., 1967b. The recognition of an alien chromosome segment translocated to a wheat chromosome. *Genet. Res.* **10** (3) : 295—303.
- Kimber G., 1974. A reassessment of the origin of the polyploid wheats. *Genetics* **78** (1) : 487—492.
- Knott D. R., 1958a. The inheritance in wheat of a blue endosperm colour derived from *Agropyron elongatum*. *Canad. J. Bot.* **36** : 571—574.

- Knott D. R., 19586. The effect on wheat of an *Agropyron* chromosome carrying rust resistance. Proc. 10th Intern. Congr. Genet. 2 : 148.
- Knott D. R., 1959. The inheritance of rust resistance. IV. Monosomic analysis of rust resistance and some other characters in six varieties of wheat including Gabo and Kenya Farmer. Canad. J. Plant Sci. 39 (2) : 215—228.
- Kuspira J., 1966. Intervarietal chromosome substitution in hexaploid wheat. Proc. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp., Lund, 1963. Hereditas Suppl. 2 : 355—369.
- Kuspira J., Unrau J., 1957. Genetic analysis of certain characters in common wheat using whole chromosome substitution lines. Canad. J. Plant Sci. 37 (3) : 300—326.
- Kuspira J., Unrau J., 1958. Determination of the number and dominance relationships of genes on substituted chromosomes in common wheat, *Triticum aestivum* L. Canad. J. Plant Sci. 38 (2) : 199—205.
- Kuspira J., Unrau J., 1959. Theoretical ratios and tables to facilitate genetic studies with aneuploids. Canad. J. Genet. Cytol. 1 : 267—312.
- Lange W., Riley R., 1973. The position on chromosome 5B of wheat of the locus determining crossability with rye. Genet. Res. 22 (2) : 143—153.
- Larsen J., 1973. The role of chromosomal interchanges in the evolution of hexaploid wheat, *Triticum aestivum*. Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA : 87—93.
- Law C. N., 1965. Biometrical analysis using chromosome substitutions within a species. In: Chromosome Manipulations and Plant Genetics : 59—85. Edinburgh.
- Law C. N., 1967—1968. The development and use of intervarietal chromosome substitutions. EWAC Newsletter 1 : 22—23.
- Law C. N., 1968. Genetic analysis using inter-varietal chromosome substitutions. Proc. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp. : 331—341, Canberra.
- Law C. N., 1972. The analysis of inter-varietal chromosome substitutions in wheat and their first generation hybrids. Heredity 28 : 169—179.
- Law C. N., Worland A. J., 1972. Aneuploidy in wheat and its uses in genetic analysis. In: Plant Breed. Inst. Ann. Rep. : 25—65, Cambridge.
- Law C. N., Worland A. J., 1973. Chromosome substitutions and their use in the analysis and predication of wheat varietal performance. Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA.
- Lelley J., 1971. Inheritance of awning in the winter wheat variety Kiszombori 1. EWAC Newsletter 3 : 29—30.
- Linde-Laursen Ib., Larsen J., 1974. The use of double-monotelodisomics to identify translocations in *Triticum aestivum*. Hereditas 78 : 245—250.
- Maan S. S., Lucken K. A., Williams N. D., 1967. Simultaneous development of sets of monosomics, telocentrics and isosomics for use in inter-varietal chromosome substitution in wheat. Wheat Inform. Serv. 23—24 : 12—13.
- Macer R. C. F., 1966. The formal and monosomic genetic analysis of stripe rust resistance in wheat. Proc. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp., Lund, 1963. Hereditas Suppl. 2 : 127—142.
- Macdonald T., Smith H. H., 1972. Variation associated with an *Aegilops umbellulata* chromosome segment incorporated in wheat. II. Peroxidase and leucine aminopeptidase isozymes. Genetics 72 (1) : 77—86.
- Maystrenko O. I., Troshina A. V., Ermakova M. F., 1973. Chromosomal arm location of genes for flour quality in wheat using ditelosomic lines. Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA : 51—56.
- Mello-Sampayo T., 1971a. Genetic regulation of meiotic chromosome pairing by chromosome 3D of *Triticum aestivum*. Nature. New Biology 230 : 22—23.
- Mello-Sampayo T., 1971b. The position and effect of the chromosome pairing suppressor carried by chromosome 3D of common wheat. EWAC Newsletter 3 : 5—7.
- Mello-Sampayo T., Lorente R., 1969. The role of chromosome 3D in the regulation of meiotic pairing in hexaploid wheat. EWAC Newsletter 2 : 19—24.
- Mello-Sampayo T., Canas A. P., 1973. Suppressors of meiotic chromosome pairing in common wheat. Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA : 709—713.
- Mettin D., 1975. Zur Prüfung des genetischen Effektes von Donor-Chromosomen bei intraspezifischen Substitutionen im Saatweizen. Arch. Züchtungsforschung 5 (3) : 99—108.
- Mettin D., Blüthner W. D., Schlegel G., 1973. Additional evidence on spontaneous 1B/1R wheat-rye substitutions and translocations. Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA : 179—184.
- Mokhtarzadeh A., 1975. Utilization of F₁ monosomics for genetic analyses involving awn expression, glume color, seed setting and seed abortion in crosses of tetraploid and hexaploid wheats. Theor. Appl. Genet. 46 (1) : 1—5.

- Morris R., Schmidt J. W., Mattern P. J., Johnson V. A., 1973. Chromosomal locations of genes for high protein in the wheat cultivar Atlas 66. Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA : 715—718.
- Morrison J. W., 1960. The monosomic analysis of growth habit in winter wheat. Z. Vererbungslehre 91 (2) : 141—151.
- Muramatsu M., 1973. 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 : 719—724.
- Natarajan A. T., Sarma N. P., 1974. Chromosome banding patterns and the origin of the B genome in wheat. Genet. Res. 24 (1) : 103—108.
- Noda K., Tsunewaki K., 1972. Analysis of seed proteins in ditelosomes of common wheat. Japan. J. Genet. 47 (5) : 315—318.
- Okamoto M., 1957a. Asynaptic effect of chromosome V. Wheat Inform. Serv. 5 : 6.
- Okamoto M., 1957b. Identification of the chromosomes of the A and B genomes. Wheat Inform. Serv. 5 : 7.
- Okamoto M., 1957c. Further information on identification of the chromosomes of the A and B genomes. Wheat Inform. Serv. 6 : 3—4.
- Okamoto M., 1962. Identification of the chromosomes of common wheat belonging to the A and B genomes. Canad. J. Genet. Cytol. 4 : 31—37.
- Okamoto M., Inomata N., 1974. Possibility of 5B-like effect in diploid species. Wheat Inform. Serv. 38 : 15—16.
- O'Mara J. G., 1940. Cytogenetics studies of *Triticale*. I. A method for determining the effects of individual *Secale* chromosomes on *Triticum*. Genetics 25 (4) : 401—408.
- O'Mara J. G., 1947. The substitution of a specific *Secale cereale* chromosome for a specific *Triticum vulgare* chromosome. Genetics 32 : 99—100.
- Orlikowska T., 1973. Zastosowanie linii monosomicznych i nullisomicznych w hodowli pszenicy (*Triticum aestivum*). Post. nauk. rol. 20—25 (1) : 3—17.
- Person C., 1956. Some aspects of monosomic wheat breeding. Canad. J. Bot. 34 (1) : 60—70.
- Quinn C. J., Driscoll C. J., 1970. Analysis of the Poso wheat translocation. Chromosoma 31 : 285—290.
- Rajki E., Rajki S., 1969. Monosomic analysis of growth habit in autumnization process. Genet. agr. 23 (1—4) : 43—47.
- Riley R., 1958. Chromosome pairing and haploids in wheat. Proc. 10th Intern. Congr. Genet., Montreal, Canada 2 : 234—235.
- Riley R., 1960a. Position of the gene determining the diploid-like meiotic behaviour of wheat. Nature 186 : 259—260.
- Riley R., 1960b. The meiotic behaviour, fertility and stability of wheat-rye chromosome addition lines. Heredity 14 (1—2) : 89—100.
- Riley R., 1966. The genetic regulation of meiotic behaviour in wheat and its relatives. Proc. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp., Lund, 1963. Hereditas Suppl. 2 : 395—408.
- Riley R., 1974. Cytogenetics of chromosome pairing in wheat. Genetics 78 (1) : 193—203.
- Riley R., Chapman V., 1958. Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. Nature 182 : 713—715.
- Riley R., Chapman V., 1963. The effects of the deficiency of chromosome V (5B) of *Triticum aestivum* on the meiosis of synthetic amphiploids. Heredity 18 (4) : 473—484.
- Riley R., Chapman V., 1964. Cytological determination of the homoeology of chromosomes of *Triticum aestivum*. Nature 203 (4941) : 156—158.
- Riley R., Chapman V., 1966. Estimates of the homoeology of wheat chromosomes by measurements of differential affinity at meiosis. In: R. Riley and K. R. Lewis ed., Chromosome manipulations and plant genetics : 46—58. Oliver and Boyd. Edinburgh-London.
- Riley R., Chapman V., 1967. Effect of 5B^s in suppressing the expression of altered dosage of 5B^L on meiotic chromosome pairing in *Triticum aestivum*. Nature 216 : 60—62.
- Riley R., Kimber G., 1961. Aneuploids and the cytogenetic structure of wheat varietal populations. Heredity 16 (3) : 275—290.
- Riley R., Kimber G., 1966. The transfer of alien genetic variation to wheat. Plant Breed. Inst. Ann. Rep., Cambridge : 6—36.
- Riley R., Law C. N., 1965. Genetic variation in chromosome pairing. Advan. Genet. 13 : 57—114.
- Riley R., Kempanna C., 1963. The homoeologous nature of the nonhomoeologous meiotic pairing in *Triticum aestivum* deficient for chromosome V (5B). Heredity 18 : 287—306.
- Riley R., Unrau J., Chapman V., 1958. Evidence on the origin of the B-genome of wheat. J. Heredity 49 (3) : 91—98.

- Riley R., Chapman V., Kimber G., 1960. Position of the gene determining the diploid-like meiotic behaviour of wheat. *Nature* **186** : 259—260.
- Riley R., Chapman V., Young R. M., Belfield A. M., 1966. Control of meiotic chromosome pairing by the chromosomes of homoeologous group 5 of *Triticum aestivum*. *Nature* **212** (5069) : 1475—1477.
- Riley R., Coucolli H., Chapman V., 1967. Chromosomal interchanges and the phylogeny of wheat. *Heredity* **22** : 233—247.
- Riley R., Chapman V., Johnson R., 1968a. Introduction of yellow rust resistance of *Aegilops comosa* into wheat by genetically induced homoeologous recombination. *Nature* **217** (5126) : 383—384.
- Riley R., Chapman V., Johnson R., 1968b. The incorporation of alien disease resistance in wheat by genetic interference with regulation of meiotic chromosome synapsis. *Genet. Res.* **12** (2) : 199—219.
- Riley R., Law C. N., Chapman V., Bennett M. D., Finch R. A., Gale M. D., 1968b. Genetics of meiotic chromosome pairing. *Plant Breed. Inst. Ann. Rep.*, Cambridge : 104—112.
- Riley R., Chapman V., Miller T. E., 1973. The determination of meiotic chromosome pairing. *Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp.*, Columbia, Mo., USA : 731—738.
- Röbbelen G., 1968. The development and use of monosomics. *EWAC Newsletter* **1** : 18—21.
- Sakamura T., 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum* Arten. *Bot. Mag. (Tokyo)* **32** : 151—154.
- Sasaki M., Moriyasu M., Morris R., Schmidt J. W., 1968. Chromosomal location of genes for some quantitative characters of wheat using chromosome substitution lines. *Proc. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp.*, Canberra, Australia : 199—205.
- Sax K., 1922. Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behaviour in partially sterile hybrids. *Genetics* **7** : 513—552.
- Sears E. R., 1939. Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. I. Chromosomal aberrations in the progeny of haploid of *Triticum vulgare*. *Genetics* **24** : 509—523.
- Sears E. R., 1941a. Amphiploids in the seven-chromosome *Triticinae*. *Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* **336** : 1—46.
- Sears E. R., 1941b. Chromosome pairing and fertility in hybrids and amphidiploids in the *Triticinae*. *Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* **337** : 1—20.
- Sears E. R., 1941c. Nullisomics in *Triticum vulgare*. *Genetics* **26** : 167—168.
- Sears E. R., 1944. Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. II. Additional chromosomal aberrations in *Triticum vulgare*. *Genetics* **29** : 232—246.
- Sears E. R., 1946. Isochromosomes and telocentrics in *Triticum vulgare*. *Genetics* **31** : 229—230.
- Sears E. R., 1948. The cytology and genetics of the wheats and their relatives. *Advan. Genet.* **2** : 239—270.
- Sears E. R., 1950. Progress in the nullisomic analysis of wheat. *Ann. Meet. Amer. Soc. Agron. and Soil. Sci. Soc. Amer. Ohio.* : 10.
- Sears E. R., 1952a. Misdivision of univalents in common wheat. *Chromosoma* **4** : 535—550.
- Sears E. R., 1952b. The behaviour of isochromosomes and telocentrics in wheat. *Chromosoma* **4** : 551—562.
- Sears E. R., 1952c. Homoeologous chromosomes in *Triticum aestivum*. *Genetics* **37** : 624.
- Sears E. R., 1953a. Nullisomic analysis in common wheat. *Amer. Nat.* **87** : 245—252.
- Sears E. R., 1953b. Addition of the genome of *Haynaldia villosa* to *Triticum aestivum*. *Amer. J. Bot.* **40** : 168—174.
- Sears E. R., 1954. The aneuploids of common wheat. *Univ. Missouri Agr. Exp. Stat. Res. Bull.* **572** : 1—59.
- Sears E. R., 1956. The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. *Brookhaven Sympos. Biol.* **9** : 1—22.
- Sears E. R., 1966a. Chromosome mapping with the aid of telocentrics. *Proc. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp.*, Lund, 1963. *Hereditas Suppl.* **2** : 370—381.
- Sears E. R., 1966b. Nullisomic-tetrasomic combinations in hexaploid wheat. In: *Chromosome manipulations and plant genetics*. R. Riley, K. R. Lewis ed. : 29—45. Oliver and Boyd. Edinburgh-London.
- Sears E. R., 1967. Induced transfer of hairy neck from rye to wheat. *Z. Pflanzenzücht.* **57** (1—2) : 4—25.
- Sears E. R., 1969. Wheat cytogenetics. *Ann. Rev. Genet.* **3** : 451—468.
- Sears E. R., 1972. Agropyron-wheat Transfer through induced homoeologous pairing. *Canad. J. Genet. Cytol.* **14** : 318—330.
- Sears E. R., Okamoto M., 1958. Intergenomic chromosome relationships of non-

- homoeologous chromosomes in wheat. Proc. 10th Intern. Congr. Genet., Montreal, Canada 2 : 258—259.
- Sears E. R., Loegering W. Q., Rodenhiser H. A., 1957. Identification of chromosomes carrying genes for stem rust resistance in four varieties of wheat. *Agronomy J.* 49 (4) : 208—212.
- Snape J. W., Law C. N., Worland A. J., 1975. A method for the detection of epistasis in chromosome substitution lines of hexaploid wheat. *Heredity* 34 (3) : 297—303.
- Talaat E. H., Maan S. S., Lucken K. A., 1973. Chromosomal location of genes controlling pollen fertility restoration in three restorer lines of wheat. Egypt. *J. Genet. Cytol.* 2 (2) : 195—205.
- Tsunewaki K., 1961. Monosomic and conventional gene analysis in common wheat. I. Glume hairness and ear density. *Japan. J. Genet.* 36 : 55—62.
- Tsunewaki K., 1964. The transmission of the monosomic condition in a wheat variety Chinese Spring. II. A critical analysis of nine year records. *Japan. J. Genet.* 38 : 270—281.
- Tsunewaki K., 1974. Monosomic analysis of two restorers to *Ae. caudata* and *Ae. umbellulata* cytoplasm. *Japan. J. Genet.* 49 (6) : 424—433.
- Tsunewaki K., Jenkins B., 1961. Monosomic and conventional gene analysis in common wheat. II. Growth habit and awnedness. *Japan. J. Genet.* 36 (11—12) : 428—443.
- Unrau J., 1950. The use of monosomes and nullisomes in cytogenetic studies in common wheat. *Sci. Agr.* 30 : 66—89.
- Unrau J., 1958. Genetic analysis of wheat chromosomes. I. Description of proposed methods. *Canad. J. Plant Sci.* 38 (4) : 415—418.
- Unrau J., Person C., Kuspira J., 1956. Chromosome substitution in hexaploid wheat. *Canad. J. Bot.* 34 : 629—640.
- Upadhyya M. D., Swaminathan M. S., 1967. Mechanisms regulating chromosome pairing in *Triticum*. *Biol. Zentr.* 86 (Suppl.) : 239—255.
- Wall A. M., Riley R., Gale M. D., 1971. The position of a locus on chromosome 5B of *Triticum aestivum* affecting homoeologous meiotic chromosome pairing. *Genet. Res.* 18 : 329—339.
- Wenzel W. G., 1971. Monosomic analysis of some morphological traits in wheat. *EWAC Newsletter* 3 : 31—34.
- Wienhues-Ohlendorf A., 1960. Die Ertragsleistung rostresistenter 44- und 42-chromosomigen Weizenquecken Bastarde. *Züchter* 36 (5) : 194—202.
- Wienhues A., 1967. Die Übertragung der Rostresistenz aus *Agropyron intermedium* in der Weizen durch Translokation. *Züchter* 37 : 345—352.
- Wienhues A., 1971. Studies of a chromosome addition line of *Agropyron* in wheat. *EWAC Newsletter* 3 : 35—36.
- Wiggin H. C., 1955. Monosomic analysis of stem rust reaction and awn expression. *Heredity* 46 : 239—242.
- Zeller F. J., 1972. Cytogenetics of some rust-resistant wheat cultivars. Proc. Europ. Mediter. Cereal. Rust. Conf., Prague 1 : 297—301.
- Zeller F. J., 1973. 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations. Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp., Columbia, Mo., USA : 209—221.
- Zeller F. J., Baier A. C., 1973. Substitution des Weizenchromosomenpaares 4A durch das Roggenchromosomenpaar 5R in dem Weihenstephaner Weizenstamm W70 a 86 (Blaukorn). *Z. Pflanzenzücht.* 70 (1) : 1—10.
- Zeller F. J., Fischbeck G. W., 1974. Chromosomenadditionen, -substitutionen und -translokationen als Grundlagen für die Übertragung artfremden Erbmateriale in den Saatweizen (*Triticum aestivum* L.). *Fortschr. Pflanzenzücht.* 4 : 55.

Tamara SNAIDER, Juta PÄRDI

ANEUPLOIDIA KASUTAMINE NISU GEENETIKAS JA SELEKTSIOONIS

Resüme

Käsitletakse nullisoomsete ja monosoomsete liinide seeriatega (kaasa arvatud iso- ja telotsentrilised liinid) kasutamist pehme nisu sortide ja mutantide geneetilises analüüsis, teiste liikide kromosoomide lisamise võimalusi lisakromosoomidega ja asendus-kromosoomidega liinide aretamiseks ning sortidevaheliste asendusliinide saamist.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Ekspereimntaalbioloogia Instituut

Toimetusse saabunud
31. III 1976

Tamara SHNAIDER, Juta PÄRDI

THE USE OF ANEUPLOIDY IN WHEAT GENETICS AND BREEDING

Summary

A brief review is presented of aneuploidy in common wheat and its uses in genetic analysis and breeding. The prospects of using nullisomic and monosomic lines (including the sets of iso- and telocentric lines) in wheat breeding and genetic analysis are discussed. The possibilities of developing inter-varietal chromosome substitution, additional and substitutional lines by means of a transfer of alien chromosomes from close relatives of wheat (*Aegilops*, *Agropyron*, rye and others) to wheat are considered.

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

Received
March 31, 1976