

Тамара ШНАЙДЕР, Татьяна ДОРОХОВА

МОНОСОМНЫЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Общепринятые методы генетического анализа, используемые для изучения характера наследования количественных признаков, связанных с продуктивностью растений, являются недостаточно эффективными для мягкой пшеницы вследствие ее сложного геномного состава. В связи с этим особую ценность для селекционно-генетических исследований приобрел анеуплоидный метод моносомного и нуллисомного анализа, разработанный Э. Р. Сирсом (Sears, 1953, 1954), позволяющий выявить хромосомы, которые контролируют те или иные свойства и признаки у мягкой пшеницы. Этот метод в основном пригоден для локализации генов, контролирующих качественные признаки (Heyne, Livers, 1953; Sears и др., 1957; Knott, 1959; Driscoll, Baker, 1965; Anderson и др., 1971; Vaier и др., 1973; Родионова и др., 1973). В случае же количественных признаков эффект дозы хромосом может быть столь же значительным, а иногда даже большим, чем изучаемые межallelельные взаимодействия (Larson, 1966; Law, Worland, 1972). Это накладывает определенные ограничения на метод моносомного анализа.

Более эффективным для изучения количественных признаков пшеницы считается метод межсортового замещения хромосом, заключающийся в замещении каждой из 21 хромосомы сорта-донора гомологами сорта-реципиента (Kuspira, Ungau, 1957; Law, 1966, 1967; Law, Worland, 1972 и др.). Однако этот метод сложен и требует основательного цитологического анализа и продолжительной программы беккроссов.

Несмотря на отмеченные выше ограничения, метод моносомного анализа использовался рядом исследователей для локализации генов, контролирующих количественные признаки у пшеницы (Tsunewaki, 1961; Wenzel, 1971; Жиров и др., 1972; Майстренко, Черных, 1973; Цильке и др., 1973; Vaier и др., 1974).

Для идентификации хромосом, контролирующей устойчивость мутанта яровой пшеницы Т-13 к бурой ржавчине, и изучения характера наследования устойчивости нами был проведен моносомный анализ гибридной популяции F_2 (Пеуша и др., 1977). Одновременно у мутанта Т-13 и у исходного сорта 'Норрена' были проанализированы некоторые количественные признаки и определены хромосомы, участвующие в контроле их: результаты этого анализа изложены в настоящей работе.

Материал и методика

Объектами исследования служили мутант Т-13 и сорт 'Чайниз Спринг'. Мутант Т-13, полученный в результате обработки семян яровой пшеницы 'Норрена' химическим мутагеном N-нитрозо-N-метилмочевинной (НММ),

отличается от исходного сорта большей продуктивностью и меньшей восприимчивостью к бурой ржавчине (Прийлинн и др., 1976).

Семена серии моносомных линий сорта 'Чайниз Спринг' получены из Сельскохозяйственного научно-исследовательского института Венгерской Академии наук (Мартонвашар) от Э. Райки. Подсчет числа хромосом у растений серии 'Чайниз Спринг' и у гибридов F_1 для выделения моносомных растений ($2n=41$) проводили в митозах кончиков корней проростков. Семена проращивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в течение 24 ч, затем их переносили на сутки в холодильник с температурой 2—4 °С, после этого ставили в термостат с температурой 25° на 24 ч. У предварительно пронумерированных проростков с корешками длиной 1—1,5 см отрезали по два корешка и помещали для предобработки в насыщенный раствор α -бромнафталина на 5 ч, затем фиксировали в ледяной уксусной кислоте. На временных давленных препаратах с окраской по Фельгену подсчитывали число хромосом в метафазных клетках митозов и выделяли моносомные растения. Оставшиеся проростки с одним корнем высаживали в стаканчики с почвой, а затем пересаживали в поле.

Цитологически идентифицированные моносомные растения по каждой линии сорта 'Чайниз Спринг' (материнский родитель) скрещивали как с мутантом Т-13, так и с исходным сортом 'Норрена' (отцовские родители). Полученные гибридные семена в 1975 г. высевали в поле. Для получения растений F_2 (моносомных и дисомных популяций) использовали семена, собранные с гибридных моносомных растений F_1 (с изолированных колосьев). Поколение F_2 выращивалось в 1976 г. в полевых условиях. После уборки у растений F_1 и F_2 исследовали следующие признаки: длину стебля, длину и плотность колоса, массу зерна на колоса, число зерен в колосе. Плотность колоса рассчитывали по формуле:

$$D = \frac{(A-1) \cdot 10}{B},$$

где A — число колосков в колосе, B — длина стержня колоса. Статистическую обработку полученных данных провели на ЭВМ «Мир-1» К. и М. Сауль, достоверность отклонений каждой популяции моносомных гибридов от дисомной популяции определяли с помощью t -критерия Стьюдента при $P=0,99$.

Результаты опытов и обсуждение

Рост и развитие растений моносомных и дисомных популяций F_1 в 1975 г. проходили в неблагоприятных погодных условиях, растения слабо кустились, очень сильно были поражены вредителями и болезнями. По нескольким моносомным линиям не удалось получить гибридных семян. Так, в комбинации скрещивания 'Чайниз Спринг' × 'Норрена' выпала линия 4A, а в гибридном потомстве 'Чайниз Спринг' × мутант Т-13 — линии 2A, 5B, 2D и 6D.

В 1976 г. условия проведения опытов в поле были более благоприятными для роста и развития растений пшеницы.

Наследование количественных признаков — один из наиболее сложных вопросов частной генетики пшеницы. На проявление количественных признаков (урожайности, длина вегетационного периода, высота растений и пр.) могут оказывать влияние как взаимодействия генов, так и специфические условия выращивания растений, что усложняет

Таблица 1

Моносомный анализ длины и плотности колоса и длины стебля у 'Чайниз Спринг' × 'Норрена' в поколениях F₁ и F₂

Гибриды (Моносомные и дисомные)	F ₁ (1975)						F ₂ (1976)					
	длина колоса, см		плотность колоса		длина стебля, см		длина колоса, см		плотность колоса		длина стебля, см	
	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$
1A	10,2	-0,8	13,7	-1,6*	60,9	-20,0**	9,2	0	17,5	-2,3**	99,3	-5,6*
2A	10,0	-1,0*	15,1	-0,2	64,4	-16,5**	9,0	-0,2	17,4	-2,4**	92,6	-12,3**
3A	8,8	-2,2**	15,9	+0,6	60,9	-20,0**	8,0	-1,2**	19,3	-0,5	93,8	-11,1**
5A	10,1	-0,9	14,7	-0,6	69,7	-11,2**	8,9	-0,3	18,9	-0,9	106,1	+1,2
6A	10,3	-0,7	15,4	+0,1	62,7	-18,2**	8,9	-0,3	19,2	-0,6	99,8	-5,1**
7A	11,1	+0,1	14,3	-1,0	71,0	-9,9	8,8	-0,4	18,3	-1,5*	96,1	-8,8**
1B	11,5	+0,5	13,0	-2,3	48,0	-32,9**	9,0	-0,2	17,6	-2,2**	93,6	-11,3**
2B	10,8	-0,2	15,3	0	67,3	-13,6**	9,3	+0,1	19,8	0	100,3	-4,6*
3B	9,2	-1,8**	15,2	-0,1	64,1	-16,8**	8,7	-0,5	19,3	-0,5	94,3	-10,6**
4B	9,0	-2,0**	14,7	-0,6	73,8	-7,1	8,9	-0,3	19,3	-2,6**	98,9	-6,0*
5B	11,4	+0,4	14,0	-1,3	68,7	-12,2	10,0	+0,8	17,2	-2,6**	99,3	-5,6
6B	9,4	-1,6**	16,6	+1,3*	67,7	-13,2**	8,9	-0,3	18,9	-0,9	100,2	-4,7*
7B	10,4	-0,6	15,3	0	68,6	-12,3*	10,0	+0,8	19,9	+0,1	108,4	+3,5
1D	10,3	-0,7*	15,7	+0,4	73,2	-7,7*	9,6	+0,4	19,2	-0,6	105,9	+1,0
2D	10,6	-0,4	18,9	+3,6**	76,1	-4,8	8,8	-0,4	22,0	+2,2**	95,4	-9,5**
3D	8,7	-2,3**	18,3	+3,0**	72,8	-8,1*	8,5	-0,7	20,5	+0,7	92,2	-12,7**
4D	8,9	-2,1**	15,0	-0,3	74,7	-6,2	9,2	0	18,6	-1,2	100,1	-4,8*
5D	10,4	-0,6	16,9	+1,6**	77,2	-3,7	8,8	-0,4	21,4	+1,6*	103,6	-1,3
6D	9,9	-1,1**	15,9	+0,6	66,7	-14,2**	9,0	-0,2	17,6	-2,2**	94,8	-10,1**
7D	11,5	+0,5	13,7	-1,6*	69,8	-11,1	9,2	0	19,4	-0,4	105,8	+0,9
'ЧС', дис. X												
'Норрена'	11,0	0	15,3	0	80,9	0	9,2	0	19,8	0	104,9	0

* T_{95%} < T < T_{99%}; ** T > T_{99%}.

Моносомный анализ длины и плотности колоса и длины стебля у Чайниз Спринг × Т-13 в поколениях F₁ и F₂

Гибриды (моносомные и дисомные)	F ₁ (1975)						F ₂ (1976)					
	длина колоса, см		плотность колоса		длина стебля, см		длина колоса, см		плотность колоса		длина стебля, см	
	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$
1А	9,0	0	19,3	-1,4	74,1	-9,4*	8,3	-1,0**	19,8	-0,6	102,6	-9,3**
3А	7,7	-1,3*	22,3	+1,6	64,3	-19,2**	9,2	-0,1	20,0	-0,4	103,0	-8,9**
4А	8,8	-0,2	17,7	-3,0**	66,5	-17,0**	8,2	-1,1**	20,6	+0,2	98,2	-13,7**
5А	8,4	-0,6	16,2	-4,5**	64,5	-19,0**	9,2	-0,1	18,8	-1,6**	113,2	+1,3
6А	7,7	-1,3**	22,8	+2,1	64,2	-19,3**	8,2	-1,1**	20,9	+0,5	107,4	-4,5
7А	9,3	+0,3	17,7	-3,0**	75,9	-7,6*	9,3	0	19,7	-0,7	106,8	-5,1*
1В	8,5	-0,5	21,4	+0,7	66,3	-17,2**	9,4	+0,1	19,5	-0,9	105,0	-6,9
2В	8,2	-0,8	20,5	-0,2	64,0	-19,5**	8,0	-1,3*	19,6	-0,8	85,3	-26,6**
3В	7,2	-1,8**	23,9	+3,2*	57,1	-26,4**	8,1	-1,2**	20,9	+0,5	96,3	-15,6**
4В	7,9	-1,1**	20,7	0	73,1	-10,4*	8,4	-0,9**	22,1	+1,7**	114,9	+3,0
6В	7,9	-1,1**	19,9	-0,8	72,1	-11,4*	8,9	-0,4	19,1	-1,3*	105,5	-6,4*
7В	9,8	+0,8**	16,4	-4,3**	79,2	-4,3	9,4	+0,1	18,8	-1,6**	99,2	-12,7**
1D	10,0	+1,0*	18,1	-2,6	74,9	-8,6	9,6	+0,3	16,9	-3,5**	85,2	-26,1**
3D	6,7	-2,3**	26,0	+5,3*	70,0	-13,5*	8,3	-1,0**	20,6	+0,2	100,9	-11,0**
4D	8,0	-1,0**	17,2	-3,5*	73,6	-9,9*	8,3	-1,0**	19,9	-0,5	107,7	-4,2
5D	8,7	-0,3	19,0	-1,7	81,6	-1,9	8,1	-1,2**	21,9	+1,5*	112,6	+0,7
7D	9,4	+0,4	16,4	-4,3**	73,2	-10,3	8,5	-0,8*	20,1	-0,3	103,5	-8,4*
ЧС _{дис.} X Т-13	9,0	0	20,7	0	83,5	0	9,3	0	20,4	0	111,9	0

* T_{95%} < T < T_{99%}; ** T > T_{99%}.

проведение генетического анализа и затрудняет интерпретацию полученных результатов.

В литературе имеются указания на то, что различия в длине колоса у пшеницы определяются одним главным геном (Spillman, 1909; Florell, 1931; Stewart, 1931). По данным Ю. А. Филипченко (1934), длина колоса контролируется тремя главными генами и пятью генами-модификаторами. К. Н. Ло (Law, 1967) полагает, что на длину колоса влияют почти все хромосомы, за исключением 5A, 1B и 6D. Чешскими учеными (Vareš, Košner, 1974) показано, что на длину колоса пшеницы сорта 'Златка' оказывают влияние девять хромосом, причем хромосомы 6A, 1B, 2B, 1D, 2D и 6D способствуют удлинению колоса, а хромосомы 3A, 4B, 5B — его укорочению. Г. Ганева (1976) установила, что у сорта озимой пшеницы 'Аврора' длина колоса контролируется хромосомами 5A, 3B, 4B и 3D, а у сорта 'Koncho' × *Agropyron elongatum* — хромосомами 2B, 4B, 3D и 5D. По данным И. А. Цильке (1977), однозначное достоверное действие моносомии по годам и поколениям в направлении укорочения колоса у сорта пшеницы 'Мильтурум 553' проявлялось по хромосомам 3A, 3B, 4B, 5B, 3D, 4D, 5D.

Результаты наших опытов показали, что длина колоса у яровой пшеницы 'Норрена' контролируется семью хромосомами, вызывающими укорочение колоса (табл. 1), — 3A, 3B, 4B, 3D, 4D, 6D, а у мутанта T-13 — десятью хромосомами (также с минус-эффектом) — 1A, 4A, 6A, 3B, 4B, 6B, 7B, 3D, 4D, 5D (табл. 2). При этом у сорта 'Норрена' и мутанта T-13 отмечено пять общих хромосом, контролирующих длину колоса, — это 3B, 4B, 6B, 3D, 4D.

В более ранних исследованиях, посвященных генетическому анализу признаков пшеницы, различия между гибридами по плотности колоса приписывались действию одних только малых генов, отмечалось также возможное участие гена-ингибитора (Nihlson-Ehle, 1909). Позднее было установлено, что длина колоса и число колосков, т. е. плотность колоса, у мягкой пшеницы зависят более чем от двадцати пар генов, в основном имеющих природу однозначных факторов, которые по своему эффекту не являются равноценными (Лепин, 1934). Вывод Т. К. Лепина был подтвержден данными ряда исследований, полученными в результате моносомного анализа. Согласно некоторым из этих данных, все хромосомы, кроме 5A, 2B, 4D, 5D, участвуют в определении плотности колоса (Ауземус и др., 1970). По данным Дж. Унро (Unrau, 1950), помимо доминантного гена, локализованного в хромосоме 2D, имеется по меньшей мере еще один ген-модификатор, влияющий на степень плотности колоса у пшеницы. Моносомный анализ яровой пшеницы 'Мильтурум 553' (Цильке, 1977) выявил действие семнадцати хромосом на плотность колоса. Однозначное достоверное действие проявилось у шести моносомных гибридов: хромосомы 4A, 6A, 7A и 6D вызывали уменьшение, а хромосомы 3D и 5D — увеличение плотности колоса.

У изучаемого нами сорта 'Норрена' на плотность колоса оказывали влияние восемь хромосом, причем 1A, 2A, 1B, 5B и 6D вызывали уменьшение, а 2D, 3D и 5D — увеличение плотности колоса (табл. 1). У мутанта T-13 плотность колоса контролировали семь хромосом — 4A, 5A, 7A, 4B, 7B, 1D, 7D, из которых только 4B имела плюс-эффект (табл. 2).

Имеются данные, указывающие на то, что все хромосомы, кроме 1A, 7A, 1B, 1D и 6D, оказывают влияние на длину соломины у пшеницы (Ауземус и др., 1970). Г. Ганева (1976) установила, что в генетическом контроле длины стебля у сорта пшеницы 'Аврора' участвуют все хромосомы, за исключением 3A и 7A, а у сорта 'Koncho' × *Ag. elongatum* — хромосомы 1B, 3D, 4D, 5D, 6D. Моносомный анализ поколения F₂, полу-

Таблица 3

Моносомный анализ массы и числа зерен с колоса у гибридов 'Чайниз Спринг' × 'Норрена' (F₁ и F₂)

Гибриды (моносомные и дисомные)	F ₁ (1975)				F ₂ (1976)			
	масса зерна с колоса, г		число зерен с колоса		масса зерна с колоса, г		число зерен с колоса	
	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$
1A	0,7	-2,1**	23,0	-42,0**	1,2	-0,7**	36,4	-15,6**
2A	0,8	-2,0**	19,5	-45,5**	0,8	-0,1**	28,9	-23,1**
3A	1,2	-1,6**	26,7	-38,3**	0,8	-0,1**	26,1	-25,9**
5A	1,4	-1,4**	39,3	-25,7**	1,2	-0,7**	38,9	-13,1**
6A	1,4	-1,4**	31,8	-33,2**	1,1	-0,8**	33,0	-19,0**
7A	2,2	-0,6	52,0	-13,0	1,0	-0,9**	37,9	-14,1**
1B	2,2	-0,6	53,0	-12,0	1,2	-0,7**	37,6	-14,4**
2B	1,3	-1,5**	31,7	-33,3**	1,4	-0,5**	38,2	-13,8**
3B	0,7	-2,1**	18,2	-46,8**	1,2	-0,7**	32,1	-19,9**
4B	1,4	-1,4**	30,3	-34,7**	1,3	-0,6**	34,6	-17,4**
5B	1,2	-1,6**	24,0	-41,0**	1,3	-0,6**	38,6	-13,4**
6B	1,1	-1,7**	27,8	-37,2**	1,4	-0,5**	38,6	-13,4**
7B	0,5	-2,3**	18,3	-46,7**	1,9	0	46,1	-5,5
1D	1,6	-1,2**	39,7	-25,3**	1,7	-0,2	43,5	-8,5**
2D	1,8	-1,0*	38,6	-26,4**	1,6	-0,3	41,5	-10,5**
3D	1,7	-1,1**	45,1	-19,9**	1,6	-0,3	41,5	-10,5**
4D	1,4	-1,4**	34,4	-30,6**	1,7	-0,2	43,4	-8,6**
5D	1,7	-1,1**	44,9	-20,1**	1,3	-0,6**	40,8	-11,2**
6D	0,9	-1,9**	28,1	-36,9**	1,3	-0,6*	36,2	-15,8**
7D	1,7	-1,1	42,3	-22,7**	1,3	-0,6**	40,1	-11,9**
'ЧС' д.с. × 'Норрена'	2,8	0	65,0	0	1,9	0	52,0	0

* $T_{95\%} < T < T_{99\%}$; ** $T > T_{99\%}$.

ченного от скрещивания сорта 'Чайниз Спринг' с 'Norin-10-Brevor 14', показал, что по меньшей мере одиннадцать хромосом вовлечены в контролирование высоты стебля — это 2A, 3A, 4A, 5A, 2B, 4B, 5B, 2D, 3D, 4D и 5D (Allan, Vogel, 1963). Результаты генетического анализа, проведенного Дж. Унро (Kuspira, Ungau, 1957) с использованием межсортового замещения хромосом, показали, что восемь хромосом (3A, 5A, 7A, 1B, 3B, 4B, 7B и 3D) оказывают влияние на длину стебля у пшеницы. По данным И. А. Цильке (1977) на длину стебля у пшеницы влияют все хромосомы, причем достоверное однозначное действие моносомии проявлялось по хромосомам 2A, 6A, 3B, 4B, 1D, 2D, 6D и 7D.

Нами установлено, что длина стебля у сорта 'Норрена' контролируется двенадцатью хромосомами (1A, 2A, 3A, 6A, 7A, 1B, 2B, 3B, 6B, 2D, 3D и 6D (табл. 1)), а у мутанта Т-13 — одиннадцатью (1A, 3A, 4A, 5A, 6A, 1B, 2B, 3B, 7B, 1D, 3D (табл. 2)), причем все указанные хромосомы у моносомных гибридов вызвали укорочение длины стебля по сравнению с длиной его у дисомных.

Анализ опытных данных показал, что у сорта 'Норрена' масса зерна с колоса контролируется всеми хромосомами, кроме 5B и 2D (табл. 3), а у мутанта Т-13 — двенадцатью (1A, 4A, 5A, 7A, 2B, 4B, 6B, 7B, 3D, 4D, 5D, 7D (табл. 4)). Моносомное состояние по всем указанным хромосомам обуславливало существенное снижение массы зерна с колоса по сравнению с таковым у дисомных. У сорта 'Норрена' и мутанта Т-13

Таблица 4

Моносомный анализ массы и числа зерен с колоса у гибридов 'Чайнз Спринг' ×
×Т-13 (F₁ и F₂)

Гибриды (моносомные и дисомные)	F ₁ (1975)				F ₂ (1976)			
	масса зерна с колоса, г		число зерен с колоса		масса зерна с колоса, г		число зерен с колоса	
	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$	\bar{x}	$\pm d$
1A	0,4	-1,1**	10,3	-17,6**	0,5	-0,5**	19,7	-16,1**
3A	0,7	-0,8*	14,5	-13,5	0,9	-0,1	32,3	-3,5
4A	0,4	-1,1**	9,5	-18,5**	0,7	-0,3*	25,6	-10,2*
5A	0,5	-1,0**	13,5	-14,5*	0,7	-0,3*	28,2	-7,6*
6A	0,7	-0,8*	12,3	-15,6*	0,6	-0,4*	23,0	-12,8**
7A	0,8	-0,7**	19,6	-8,3	0,6	-0,4**	28,0	-7,8*
1B	0,6	-0,9*	16,3	-11,6	0,7	-0,3*	26,6	-9,2*
2B	0,2	-1,3**	7,6	-20,3**	0,3	-0,7**	13,0	-22,8**
3B	0,7	-0,8*	16,2	-11,7	0,5	-0,5*	18,8	-17,0**
4B	0,4	-1,1**	10,7	-17,2**	0,7	-0,3**	26,5	-9,3**
6B	1,2	-0,3	31,4	+3,4	0,5	-0,5**	23,6	-12,2**
7B	0,1	-1,4**	3,0	-25,0**	0,3	-0,7**	21,5	-14,3**
1D	0,4	-1,1*	12,0	-16,0	0,3	-0,7*	17,2	-18,6**
3D	1,0	-0,5*	21,1	-6,8	0,5	-0,5**	24,5	-11,3**
4D	0,6	-0,9**	13,8	-14,1*	0,6	-0,4**	27,4	-8,4*
5D	1,4	-0,1	29,0	+1,0	0,5	-0,5**	24,1	-11,7**
7D	1,0	-0,5	24,0	-4,0	0,6	-0,4**	26,7	-9,1*
'ЧС' _{дис.} × Т-13	1,5	0	28,0	0	1,0	0	35,8	0

* $T_{95\%} < T < T_{99\%}$; ** $T > T_{99\%}$.

имелось 11 общих хромосом, участвующих в контроле массы зерна с колоса (1A, 5A, 7A, 2B, 4B, 6B, 7B, 3D, 4D, 5D, 7D). Однозначное действие по годам опыта оказывали хромосомы 1A, 2A, 3A, 5A, 6A, 2B, 3B, 4B, 6B, 5D, 6D у сорта 'Норрена' и хромосомы 1A, 7A, 2B, 4B, 7B, 4D у мутанта Т-13. Полученные результаты согласуются с данными И. А. Цильке (1974), которой было установлено, что масса зерна с колоса контролируется многими генами, в основном с аддитивным эффектом.

По нашим данным, число зерен с колоса у сорта 'Норрена' контролируется всеми хромосомами (табл. 3), причем одинаковое действие в оба года опытов оказывали все хромосомы, кроме 7A и 1B. У мутанта Т-13 число зерен с колоса контролировалось одиннадцатью хромосомами — 1A, 4A, 6A, 2B, 3B, 4B, 6B, 7B, 1D, 3D, 5D (табл. 4). У сорта 'Норрена' и мутанта Т-13 отмечено десять общих хромосом, контролирующих число зерен с колоса (1A, 6A, 2B, 3B, 4B, 6B, 7B, 1D, 3D, 5D). Достоверное однозначное влияние по годам опыта оказывали хромосомы 1A, 2B, 4B, 7B. Было установлено, что все хромосомы, контролирующие число зерен с колоса у сорта 'Норрена' и мутанта Т-13, обуславливали снижение этого показателя. Согласно результатам моносомного анализа числа зерен в колосе, проведенного у сорта яровой пшеницы 'Мильтурум 553', этот признак контролируется девятнадцатью хромосомами (Цильке, 1977).

Результаты моносомного анализа позволяют сделать вывод о том, что 'Норрена' отличается от мутанта Т-13, индуцированного из этого сорта, по числу хромосом, контролирующих изученные количественные

признаки — длину и плотность колоса, длину стебля, массу и число зерен с колоса. По некоторым признакам у сорта и мутанта имелись общие хромосомы, влияющие на степень выраженности признака. Так, например, они имели пять общих хромосом, контролирующих длину колоса, и шесть общих хромосом, влияющих на длину стебля. Полученные данные показали, что моносомия по сравнению с дисомией обуславливала преимущественное уменьшение признака (минус-эффект).

Полученные нами данные и сведения из литературы указывают на сравнительно большое число хромосом, участвующих в контроле того или иного количественного признака. У некоторых сортов пшеницы все или почти все хромосомы влияют на изучаемый признак. В связи с этим уместно напомнить высказывание одного из старейших советских генетиков Т. К. Лепина, который многие годы посвятил изучению наследования количественных признаков у растений: «Каждый признак является результатом действия многих генов и каждый ген, в свою очередь, действует на многие признаки организма. Развитие частей организма зависит не от отдельных генов, а от всего генотипа» (Лепин, 1934).

Результаты исследований, проведенных в последние десятилетия с помощью анеуплоидии, позволили установить сложные взаимодействия генов и хромосом и определить участие отдельных хромосом в реализации того или иного признака у пшеницы. Некоторые успехи достигнуты и в изучении наследования количественных признаков пшеницы, контролируемых большим числом генов и обусловленных взаимодействием генов данного генотипа, влиянием внешней среды и другими факторами.

ЛИТЕРАТУРА

- Ауземус Э. Р., Мак-Нил Ф. Х., Шмидт Ю. У. Генетика и наследование. — В кн.: Пшеница и ее улучшение. М., 1970, с. 250—295.
- Ганева Г. Проучване върху генетичната същност и локализация на гените, обуславящи устойчивостта спрямо *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* Marchal и някои други биологични особености на *T. aestivum* L. — Автореф. канд. дис. София, 1976.
- Жиров Е. Г., Бессараб К. С., Губанова М. А. Идентификация хромосом, несущих основные гены полукарликовости у сорта мягкой пшеницы 'Кальясона' и возможность их использования в селекции. — Науч. тр. НИИСХ, Краснодар, 1972, вып. 6, с. 58—61.
- Лепин Т. К. К вопросу о наследовании количественных признаков. — Вест. АН СССР, 1934, № 1, с. 57—60.
- Майстренко О. И., Черных Л. С. Моносомный генетический анализ конечной высоты растений у сортов озимой пшеницы 'Кавказ' и 'Скороспелка 35'. — В кн.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск, 1973, с. 205—217.
- Пеуша Х., Шнайдер Т., Прийлинн О. Моносомный анализ устойчивости мутанта пшеницы к бурой ржавчине. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1977, т. 26, № 3, с. 197—202.
- Прийлинн О., Шнайдер Т., Орав Т. Исследования по химическому мутагенезу у сельскохозяйственных растений. Таллин, 1976.
- Родионова Н. М., Туров Г. С., Майстренко О. И. Идентификация хромосомы, определяющей устойчивость взрослых растений пшеницы 'Кавказ' к 20 расе бурой ржавчины. — В кн.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск, 1973, с. 178—186.
- Филипченко Ю. А. Генетика мягких пшениц. М.-Л., 1934.
- Цильке И. А. Моносомный анализ веса зерна с колоса у мягкой яровой пшеницы. — Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 1974, вып. 3, № 15, с. 85—89.
- Цильке И. А. Моносомный анализ количественных признаков мягкой пшеницы (моно-'Чайнз Спринг' × 'Милтурум 553'). — Автореф. канд. дис. Л., 1977.
- Цильке И. А., Майстренко О. И., Герасенко Б. И. Моносомный анализ количественных признаков гибридов мягкой пшеницы. — Научн. тр. Сиб. НИИСХ, 1973, т. 4, № 19, с. 8—12.
- Allan, R. E., Vogel, O. A. F₂ monosomic analysis of culm length in wheat crosses involving semi-dwarf Norin-10-Brevor 14 and the Chinese Spring series. — Crop Sci., 1963, v. 3, N 6, p. 538—540.

- Anderson, M. K., Williams, N. D., Maan, S. S. Monosomic analysis of genes for stem rust resistance derived from Marquis and Reliance wheats. — *Crop Sci.*, 1971, v. 11, p. 556—558.
- Baier, A. C., Zeller, F. J., Oppitz, K., Fischbeck, G. Monosomen-Analyse der Mehltau- und Schwarzrostresistenz des Sommerweizens Solo. — *Z. Pflanzenzücht.*, 1973, Bd. 70, S. 177—194.
- Baier, A. C., Zeller, F. J., Fischbeck, G. Monosomic analysis of some of the characters of the semi-dwarf wheat Solo. — *EWAC Newsletter*, 1974, N 4, p. 40—42.
- Bareš, I., Košner, J. Results of genetic analysis of the Czechoslovakian wheat variety Zlatka (*Triticum aestivum* L. var. *lutescens*). — *EWAC Newsletter*, 1974, N 4, p. 1—4.
- Driscoll, C. J., Baker, E. P. Location of genes for resistance to stem rust race 126-Anz-1 in four varieties of wheat. — *Wheat Inform. Serv.*, 1965, v. 19, p. 47—49.
- Florell, V. H. A study of certain characters in wheat back-crosses. — *J. Agr. Res.*, 1931, v. 43, p. 475—498.
- Heyne, E. G., Livers, R. W. Monosomic analysis of leaf rust reaction, awnedness, winter injury and seed color in Pawnee wheat. — *Agron. J.*, 1953, v. 45, p. 54—58.
- Knott, D. R. 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.*, 1959, v. 39, No. 2, p. 215—228.
- Kuspira, J., Unrau, J. Genetic analyses of certain characters in common wheat using whole chromosome substitution lines. — *Canad. J. Plant Sci.*, 1957, v. 37, p. 300—326.
- Larson, R. I. Aneuploid analysis of quantitative characters in wheat. — *Proc. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp. Lund. Hereditas Supplement*, 1966, v. 2, p. 345—354.
- Law, C. N. The location of genetic factors affecting a quantitative character in wheat. — *Genetics*, 1966, v. 53, N. 3, p. 487—498.
- Law, C. N. The location of genetic factors controlling a number of quantitative characters in wheat. — *Genetics*, 1967, v. 56, N 3, p. 445—461.
- Law, C. N., Worland, A. J. Aneuploidy in wheat and its uses in genetic analysis. — *Plant Breed. Inst. Ann. Rep.*, 1972, p. 25—65.
- Nilsson-Ehle, H. Kreuzungsversuchungen an Hafer und Weizen. — *Lunds Univ. Årsskr. (N. F.)*, 1909, Afd. 2, Bd. 5, No. 2, S. 1—122.
- Sears, E. R. Nullisomic analysis in common wheat. — *Amer. Nat.*, 1953, v. 87, p. 245—252.
- Sears, E. R. The aneuploids of common wheat. — *Univ. Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bull.*, 1954, N 572, p. 1—59.
- Sears, E. R., Loegering, W. Q., Rodenhiser, H. A. Identification of chromosomes carrying genes for stem rust resistance in four varieties of wheat. — *Agron. J.*, 1957, v. 49, N 4, p. 208—212.
- Spillman, W. J. The hybrid wheats. — *Wash. State Agr. Exp. Sta. Res. Bull.*, 1909, N 89, p. 5—8.
- Stewart, G. Inheritance in a wheat cross between Redit and a segregate of Federation \times Sevier (14—85). — *J. Amer. Soc. Agron.*, 1931, v. 23, p. 964—976.
- Tsunevaki, K. Monosomic and conventional gene analysis in common wheat. I. Glume hairness and ear density. — *Jap. J. Genet.*, 1961, v. 36, p. 55—62.
- Unrau, J. The use of monosomes and nullisomes in cytogenetic studies of common wheat. — *Sci. Agric.*, 1950, v. 30, p. 66—89.
- Wenzel, W. G. Monosomic analysis of some morphological traits in wheat. — *EWAC Newsletter*, 1971, N 3, p. 31—34.

Tamara SNAIDER, Tatjana DOROHHOVA

PEHME NISU MÖNINGATE KVANTITATIIVSETE TUNNUSTE
MONOSOOMANALÜÜS

On esitatud suvinisusordi 'Norröna' ja mutandi T-13 monosoomanalüüsi tulemused (on kasutatud sordi 'Chinese Spring' standardseid liine) ning identifitseeritud need kromosoomid, mis osalevad uuritud kvantitatiivsete tunnuste määramises.

Tamara SHNAIDER, Tatyana DOROKHOVA

MONOSOMIC ANALYSIS OF SOME QUANTITATIVE CHARACTERS
IN COMMON WHEAT

Genetic analysis (by means of aneuploid methods of the F_1 and F_2 monosomic generation) has permitted to locate the genes responsible for some character differences between the spring wheat variety 'Norröna' and the mutant T-13, on the one hand, and the variety 'Chinese Spring', on the other.

The genes influencing the length of the spike in 'Norröna' were located on seven chromosomes (3A, 3B, 4B, 6B, 3D, 4D, 6D), and in mutant T-13 on ten chromosomes (1A, 4A, 6A, 3B, 4B, 6B, 7B, 3D, 4D, 5D). The length of the spike was reduced by all these chromosomes. Spike density was influenced by genes located on eight chromosomes in 'Norröna' (1A, 2A, 1B, 5B, 6D reduced spike density, while 2D, 3D, 5D increased it) and on seven chromosomes (4A, 5A, 7A, 4B, 7B, 1D, 7D) in mutant T-13 (only chromosome 4B increased spike density). Chromosomes 1A, 2A, 3A, 6A, 7A, 1B, 2B, 3B, 6B, 2D, 3D, 6D in 'Norröna' and 1A, 3A, 4A, 5A, 6A, 1B, 2B, 3B, 7B, 1D, 3D significantly reduced culm length.

The genes affecting the kernel weight per spike in the variety 'Norröna' were located on all chromosomes except 5B and 2D and in the mutant T-13 — on the chromosomes 1A, 4A, 5A, 7A, 2B, 4B, 6B, 7B, 3D, 4D, 5D, 7D. Number of kernels per spike was influenced by genes located on all chromosomes in the variety 'Norröna', and on chromosomes 1A, 4A, 6A, 2B, 3B, 4B, 6B, 7B, 1D, 3D, 5D in the mutant T-13. All these chromosomes significantly reduced kernel weight and number of kernels per spike in the variety 'Norröna' and mutant T-13.