

Р. С. БАБАЯН

МОДИФИЦИРУЮЩЕЕ ВЛИЯНИЕ СУПЕРОПТИМАЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР НА ЧАСТОТУ ВИДИМЫХ МУТАЦИЙ У ПШЕНИЦЫ, ВЫЗВАННЫХ РЕНТГЕНОБЛУЧЕНИЕМ

Ионизирующие излучения вызывают у растений мутации всех известных типов—структурные мутации хромосом, генные или точковые мутации, изменения числа хромосом (полиплоидия, анеуплоидия).

У биологических объектов, особенно у высших растений, выделяют категорию видимых мутаций. Как правило, так называются мутации, которые вызывают изменения фенотипических признаков, обнаруживаемых визуально.

Эта категория мутаций в генетическом отношении является собирательной, поскольку такие мутации могут быть следствием самых различных изменений в генетическом материале. Неопределенность этой категории мутаций связана еще и с тем, что разные изменения в генетическом аппарате клеток могут вызвать одинаковые или почти одинаковые фенотипические эффекты.

Являясь собирательной, и в значительной мере неопределенной в генетическом смысле, категория видимых мутаций, тем не менее, особенно при работе с растительными объектами, является наиболее используемым и достаточно объективным критерием наследственной изменчивости (спонтанной или индуцированной). Поэтому одним из основных путей получения информации о генетической изменчивости организмов, а также о природе этой изменчивости является количественное и качественное изучение видимых мутаций.

Несмотря на генетически разнородную природу, мутации, входящие в категорию видимых, имеют и нечто общее. Одна из общих особенностей этих мутаций заключается в том, например, что все они проходят, т. е. способны проходить, соматический отбор и передаются новому поколению. Известно, что основная часть мутаций, особенно хромосомных и геномных, не обладает этим свойством и элиминируется в процессе соматического отбора.

В определенном смысле видимые мутации являются «мягкими», организмы, гомозиготные по этим мутациям, способны с большими или меньшими отклонениями продолжать жизненный цикл.

В исследованиях по модифицированию радиационных эффектов, а также по применению различных мутагенов показано, что очень часто выход видимых мутаций не изменяется коррелятивно с перестройками хромосом, а также с другими повреждениями. Это тоже свидетельствует, что мутации, входящие в категорию видимых, имеют нечто общее.

Несмотря на то, что искусственный мутагенез в селекционной практике начали применять сравнительно недавно, по данным Гауля [1], лишь только с 1946 г. в разных странах мира были предприняты

концентрированные попытки использования индуцированных мутаций в селекции растений, уже имеются определенные практические достижения. К настоящему времени, например, во всем мире переданы в производство 80 сортов культурных растений, полученных с помощью искусственного мутагенеза [2].

После того как Надсон и Филиппов в 1925 г. открыли мутагенный эффект лучей радия при обработке ими клеток дрожжей [3] и особенно после работы Меллера [4], в которой, используя специальный разработанный метод количественного учета мутаций у дрозофилы, было четко доказано мутагенное действие рентгеновых лучей, началась широкая разработка этой проблемы. Теоретическим и практическим аспектам радиационного мутагенеза посвящено огромное количество исследований.

Рапопорт [5] и Ауэрбах [6] показали существование ряда химических соединений, оказывающих мутагенное действие на организмы. После этого открытия последовала лавина исследований по химическому мутагенезу. В настоящее время имеется большое количество обзорных работ, посвященных теоретическим и практическим аспектам экспериментального мутагенеза [7—15 и др.].

При обсуждении вопроса о селекционной ценности мутантов и мутагенеза как метода селекции вообще обычно подчеркивается то обстоятельство, что индуцированные мутации в подавляющем большинстве вредны, приводят к снижению жизнеспособности организмов. Однако известно, что селекционная ценность сельскохозяйственных растений и животных определяется в первую очередь хозяйственными, экономическими соображениями. Биологическая же целесообразность не всегда совпадает с экономической. Наоборот, часто целесообразное с экономической точки зрения изменение бывает вредным в биологическом смысле.

Наряду с поиском новых, высокоэффективных мутагенов перспективными являются также исследования по повышению мутагенной эффективности известных агентов. С этой точки зрения большой интерес представляет возможность дифференциального модифицирования повреждающего и мутагенного действия ионизирующих лучей.

В настоящее время известно, что модифицированию поддается не только выход аббераций хромосом, но также другие эффекты ионизирующих излучений, в том числе частота видимых морфологических мутаций. Результаты многочисленных исследований свидетельствуют, что частота видимых мутаций зависит не только от вида ионизирующих излучений и физических условий облучения, но и от сопутствующих факторов, физиологического состояния растительных организмов и клеток до, во время и после облучения [16—22].

С целью выяснения вопроса о возможном модифицирующем влиянии супероптимальных температур на выход индуцированных рентген-облучением видимых мутаций у пшеницы и проводилось настоящее исследование. Опыты проводились с семенами мягких озимых пшениц сортов Арташати 42 (*turcicum*), Эритролеукон 12 (*erythroleucon*) и Украинка (*erythrospermum*).

Учет вызванных рентгенооблучением видимых морфологических мутаций у пшеницы указанных сортов показал, что предрадиационный нагрев в значительной степени модифицирует действие рентгенооблучения по показателю выхода видимых мутаций. Нагрев семян без последующего облучения вызывает сравнительно небольшое повышение выхода морфологических мутаций—0,46—0,74% при спонтанном уровне 0,0—0,26%.

Как видно из данных табл. 1 и рис. 1, частота мутаций в M_2 и M_3 ,

Таблица 1

Изменение частоты видимых морфологических мутаций у пшеницы сорта Арташати 42 под влиянием предрадиационного нагрева (80°C, 30 мин), при рентгенооблучении воздушных сухих семян

Варианты обработки семян в M_1	Количество семей в M_2	Мутантные семьи в M_2		Сохранявшие мутантный фенотип в M_3		Критерий различия
		количество	%	количество	%	
Контроль	380	1	0,26±0,26	1	0,26±0,26	—
Нагрев	217	2	0,92±0,64	1	0,46±0,47	—
Облучение в 5 кр	791	21	2,65±0,56	18	2,27±0,53	—
Нагрев + облучение в 5 кр	406	16	3,94±0,97	15	3,69±0,93	1,33
Облучение в 15 кр	612	51	8,33±1,10	46	7,52±1,06	—
Нагрев + облучение в 15 кр	643	89	13,84±1,34	74	11,51±1,25	2,43
Облучение в 20 кр	462	92	19,91±1,86	82	17,75±1,78	—
Нагрев + облучение в 20 кр	483	147	30,43±2,09	145	30,02±2,08	4,86

вызванных рентгенооблучением сухих семян под влиянием предрадиационного нагрева, повышается более чем в полтора раза. Так, по данным M_3 у сорта Арташати 42 количество мутантных семей при облучении дозой в 5 кр составляет 2,27%, а при облучении такой же дозой после предрадиационного нагрева при 80°C, 30 мин—3,69%. При облучении дозой в 15 кр—соответственно 7,52 и 11,52%, дозой в 20 кр—17,75 и 30,02%.

Аналогичные результаты получены у сорта Эритролеукон 12 (табл. 2), мутабельность которого по сравнению с сортом Арташати 42 значительно низкая.

На рис. 2 представлены данные об изменении частоты индуцированных рентгеновыми лучами видимых мутаций у озимой пшеницы сорта Украинка (под влиянием предрадиационного нагрева). Из этих данных следует, что в пределах примененных доз, с повышением дозы облучения, частота видимых мутаций повышается. Видно также, что при всех примененных дозах облучения предрадиационный нагрев способствовал повышению выхода мутаций.

Результаты наших опытов показывают, что предрадиационный нагрев способствует не только повышению частоты, но и в значительной мере расширяет спектр индуцированных мутаций. Как показывают данные табл. 3, спектр индуцированных рентгеновыми лучами мутаций у сорта Арташати 42 в вариантах облучения с предрадиационным на-

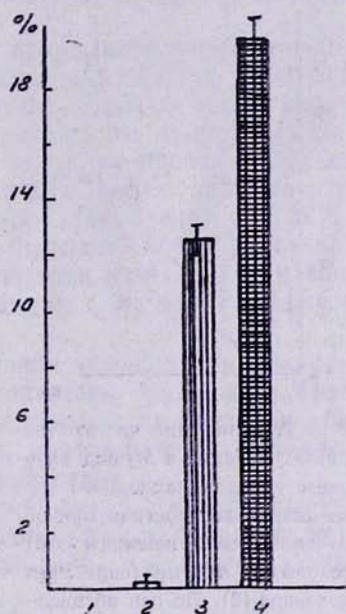


Рис. 1. Изменение частоты видимых мутаций в M_2 под влиянием предрадиационного термического воздействия при облучении семян пшеницы рентгеновыми лучами (сорт Украинка). 1—контроль; 2—температурная обработка при 75°C, 30 мин; 3—облучение 20 кр; 4—температурная обработка + облучение.

Изменение частоты видимых морфологических мутаций у пшеницы сорта Эритролеукон 12 под влиянием предрадиационного нагрева (80°C, 30 мин), при рентгенооблучении воздушносухих семян дозой в 20 кр

Варианты обработки семян в M_1	Количество семей в M_2	Мутантные семьи в M_2		Сохранившие мутантный фенотип в M_3		Критерий различия
		количество	%	количество	%	
Контроль	200	—	—	—	—	—
Нагрев	270	3	1,11±0,64	2	0,74±0,51	—
Облучение	253	31	12,25±2,04	27	10,67±1,92	—
Нагрев+облучение	275	49	17,82±2,33	46	16,73±2,26	2,05

гревом значительно шире, чем в вариантах без таких воздействий. Так, безостые, неопушенные и краснозерные мутации при облучении дозами в 15 и 20 кр почти не обнаружены, а при облучении этими же дозами, но с предрадиационным нагревом семян мутации этих фенотипов по-

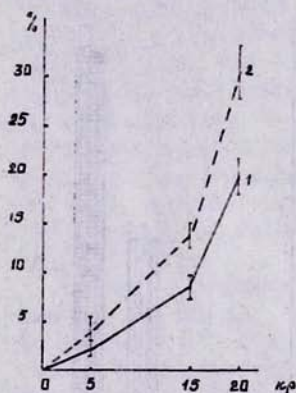


Рис. 2. Изменение частоты видимых мутаций в M_2 под влиянием предрадиационного термического воздействия при облучении семян пшеницы рентгеновыми лучами (сорт Эритролеукон 12). По оси абсцисс—доза облучения в кр; по оси ординат—процент семей с мутациями.

являются достаточно часто. Согласно этим данным при облучении с применением предрадиационного нагрева наблюдается определенная тенденция к более равномерному распределению мутаций по фенотипам. Это может быть объяснено выживанием клеток, носящих более редкие мутации вследствие защитного действия предрадиационного нагрева. Следует отметить также, что количество семей, носящих больше одной мутации, под влиянием предрадиационного нагрева существенно повышается. Так, в вариантах облучения дозами в 15 и 20 кр количество мутаций на одну мутантную семью составляет 1,18 и 1,12, а в вариантах облучения этими же дозами, но с предрадиационным нагревом соответственно 1,28 и 1,33.

Сопоставление данных о модифицирующем влиянии предрадиационных супероптимальных нагревов на эффекты рентгенооблучения показывает, что такие воздействия способствуют снижению повреждающего действия рентгеновых лучей по показателям роста, развития и продуктивности растений, а также по выходу aberrаций

хромосом и, наоборот, повышают частоту и расширяют спектр видимых морфологических мутаций. Таким образом, результаты этих опытов свидетельствуют о том, что предрадиационный нагрев дифференциально модифицирует эффекты рентгенооблучения.

Дифференциальная модификация эффектов радиации представляет большой интерес в научном и практическом аспектах.

Как отмечалось выше, некоторые исследователи получили данные, показывающие возможность дифференциального изменения эффектов радиации. Разработаны достаточно эффективные приемы, которые поз-

Спектр индуцированных мутаций у сорта Арташати 42 при совместном воздействии
предрадиационного нагрева (80°C, 30 мин) и рентгенооблучения (по данным M_3)

Вариант обработки се- мян в M_1	Количество				Типы мутаций											
	семей в M_2	мутантных семей в M_3	мутаций	мутаций на одну мутантную семью	компактны	скверхцы	рыхлоколосые	спелтонцы	белоколосые	безостые	неопущенные	краснозерные	эректонды	слаборослые с тонким стеблем	антоциановая окраска	другие
Облучение в 15 кр	612	39	46	1,18	4	8	6	5	7	—	—	—	6	—	1	9
Нагрев+облучение в 15 кр	643	58	74	1,28	8	7	8	7	9	1	2	1	9	4	5	13
Облучение в 20 кр	462	73	82	1,12	10	13	9	7	8	—	1	—	10	8	2	14
Нагрев+облучение в 20 кр	483	109	145	1,33	18	17	12	9	20	6	4	4	14	6	6	29

воляют снижать повреждающее влияние радиации, сохраняя на высоком уровне ее мутагенное действие.

Конзаком и др. [23] предложен способ предрадиационной обработки семян, значительно снимающий повреждающий эффект редкоизирующих излучений. Сущность этого способа заключается в следующем: воздушносухие семена замораживают на сухом льду (-78°C) и облучают в заведомо летальных дозах. Сразу же после облучения погружают на 1 мин в воду с температурой 60°C , затем замачивают в кипяченой дистиллированной воде (бескислородная среда) при 32°C в течение 1,5 час. Благодаря такой обработке процент гибели растений в M_1 сильно снижается, уменьшается также частота возникновения аберраций хромосом. Частота же видимых мутаций в M_2 при этом оказывается высокой.

По мнению этих исследователей, низкая температура во время облучения ограничивает подвижность возникших радикалов. Пострадиационный кратковременный нагрев способствует их быстрому, безвредному рекомбинированию. Наконец, анаэробное замачивание препятствует развитию кислородного последствия.

Хвостовой, Эльшун и др. [24, 25] установлено, что применение указанного способа при воздействии γ -лучами снимает большую часть хромосомных перестроек в клетках растений в M_1 , а количество видимых мутаций в M_2 остается высоким.

Дишлер и Эйзенберг [26] облучили семена гороха сорта Торсдаг γ -лучами дозами в 20, 30 и 50 кр в жидком азоте (-170°C). После облучения погружали в течение 1 мин в воду с температурой 60°C , а затем замачивали в кипяченой дистиллированной воде при 30°C . Такая обработка частично снимает повреждающий эффект радиации. Выход же хлорофильных мутаций благодаря такой обработке повышался в 1,5 раза (при облучении дозой в 30 кр).

Таким образом, можно считать доказанной возможность дифференциального модифицирования эффектов редкоизирующих излучений.

Такая возможность открывает широкие перспективы как с точки зрения изучения механизма биологического действия, так и для практического применения проникающей радиации.

ՕՊՏԻՄԱԼԻՑ ԲԱՐՁՐ ԶԵՐՄՈՒԹՅԱՆ ՄՈԴԻՖԻԿԱՑՆՈՂ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ
ՑՈՐԵՆԻ ՌԵՆՏԳԵՆՅԱՆ ՃԱՌԱԳԱՑԹԱՀԱՐՄԱՐ ԱՌԱՋԱՑՈՂ ՏԵՍԱՆԵԼԻ
ՄՈՒՏԱՑԻԱՆԵՐԻ ՀԱՃԱԽԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ու մ

Յույց է տրված, որ ցորենի հատիկների ճառագայթահարումից առաջ, տաքացումը օպտիմալից բարձր ջերմության պայմաններում նպաստում է ռենտգենյան ճառագայթահարումից առաջացող տեսանելի մուտացիաների քանակի ավելացմանը: Նշանակալի չափով ընդլայնվում է նաև մուտացիաների սպեկտրը: Ենթադրվում է, որ այդ մեթոդը կարելի է օգտագործել մուտացիոն սելեկցիայում:

R. S. BABAYAN

MODIFYING EFFECT OF THE SUPEROPTIMAL HEAT ON THE
FREQUENCY OF VISIBLE MUTATIONS RESULTING FROM THE
WHEAT UNDER IRRADIATION

S u m m a r y

It has been shown that the pre-irradiation heating of wheat grains under conditions of super optimal heat contributes to the increase of the quantity of visible mutations resulting from the irradiation. The spectrum of mutations widens considerably, as well. It would be recommendable to use this method in the mutation selection.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Gaul H. Use of induced mutants in seed propagated species. Symp. on Mutation and plant breeding. Nat. Acad. sci. publ. 891, 206—251, 1961.
2. Дубинин Н. П. Генетика и сельское хозяйство. В сб.: «Практические задачи генетики в сельском хозяйстве», М., 9—45, 1971.
3. Надсон Г. А., Филиппов Г. С. О влиянии рентгеновых лучей на половой процесс и образование мутантов у низших грибов (*Mucoraceae*). Вестник рентгенологии и радиологии, 3, 305—310, 1925.
4. Меллер Г. Избранные работы по генетике. М., 1937.
5. Рапопорт И. А. Наследственные изменения, возникающие под воздействием диэтилсульфата и диметилсульфата. Докл. ВАСХНИИЛ, 12, 12—15, 1947.
6. Auerbach Ch. Chemically induced mosaicism in *Drosophila melanogaster*. Roc. Soc. Edinb. B 62, 211—221, 1946.
7. Костов Д. Экспериментальное изучение генных и хромосомных изменений. В сб.: «Пособие по селекции», М., вып. 1, 145—247, 1936.
8. Gustafsson A. Chemical mutagenesis in higher plants. Abh. Deutsch. Acad. Wiss Med. kl., Erwin-Baur-Gedächtn., 1, 14—29, 1960.
9. Густафссон О. И., Тедин О. Селекция растений и мутации. В сб.: «Радиоактивные излучения и селекция растений», М., 7—16, 1957.
10. Густафссон А. Мутационная теория и ее применение в селекции растений. Сельскохозяйственная биология, 3, 1, 26—37, 1968.

11. Шварников П. К. Значение искусственного получения мутаций в селекции сельскохозяйственных растений. В сб.: «Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции», М., 35—46, 1966.
12. Найлен Р. А. Природа индуцированных мутаций у высших растений. Генетика, 3, 3—15, 1967.
13. Хвостова В. В., Можаяева В. С., Черный И. В. Экспериментальный мутагенез у пшеницы. Генетика, 11, 178—189, 1969.
14. Хвостова В. В. Сравнительный анализ мутагенного действия ионизирующих излучений и химических мутагенов на высшие растения. В сб.: «Экспериментальный мутагенез у сельскохозяйственных растений и его использование в селекции», М., 9—22, 1966.
15. Мюнцинг А. Генетика общая и прикладная. М., 1967.
16. Berg R. A., Nilan R. O., Konzak C. F. The effect of pressure and water content on the mutagenic action of oxygen in barley seeds. Mutat. res., 2, 3, 263—273, 1965.
17. Nilan R. O. Relation of carbon dioxide oxygen and low temperature to the injuring and cytogenetic effects of x-rays in barley. Genetics, 39, 6, 943—955, 1954.
18. D'Amato F., Gustafsson A. Studies on the experimental control of the mutation process. Hereditas, 34, 1—2, 181—192, 1948.
19. Gaut H. Die Wirkung von Rontgenstrahlen in Verbindung mit CO₂, Colchicin und Hitze auf Gerste. Zschr. für Pflanzenzüchtung, 38, 4, 397—429, 1957.
20. Adams I. D., Nilan R. O., Guthardt H. M. After effects of ionizing radiation in barley. 1. Modification by storage of x-rayed seeds in oxygen and nitrogen. Northwest sci. 29, 101—108, 1955.
21. Бабаян Р. С. Модифицирующее влияние высокой температуры на генетический эффект при рентгенооблучении семян ячменя. Генетика, 10, 36—40, 1968.
22. Бабаян Р. С. Генетический эффект совместного действия высокой температуры и этиленмина на семена ячменя. Биол. журн. Армении, 6, 103—104, 1969.
23. Konzak C. F., Nilan R. O., Legault R. R., Heiner R. E. Increasing the efficiency of mutation induction. Atomic Energy Agency, Vienna, v. 1, 155—169, 1961.
24. Хвостова В. В., Эльшунни К. Частичное снятие повреждающего эффекта излучений в семенах ячменя. Радиобиология, 5, 1, 1965.
25. Эльшунни К. А., Хвостова В. В., Столетов В. К. Частичное снятие повреждающего эффекта излучений и мутационный процесс у злаков. Генетика, 3, 1965.
26. Динслер В. Я., Эйзенберг В. Т. Модифицирование мутагенного действия гамма-лучей температурным шоком. Изв. АН Латв. ССР, 1, 78—80, 1968.