

В. А. Авакян, А. А. Мурадян

ИНДУЦИРОВАННЫЙ МУТАГЕНЕЗ У ПШЕНИЦ РАЗНОЙ ПЛОИДНОСТИ

До настоящего времени не сложилось определенного мнения относительно роли уровня пloidности /в пределах одного рода/ в радиационном поражении растительных организмов. Причина, как нам представляется, заключается в том, что в решении этой проблемы малый удельный вес занимают комплексные исследования по изучению процессов роста и развития облученных растений, анализу перестроек их хромосом и мутационной изменчивости полиплоидных форм. Сравнение радиочувствительности растений различной пloidности /в пределах одного рода/ нужно вести не только по степени депрессии ростовых процессов и по частоте перестроек хромосом, но и по числу возникающих мутаций после облучения.

Первые опыты по получению хлорофильных мутаций у полиплоидных форм пшеницы и овса привели к заключению, что частота наблюдаемых мутаций резко снижается с увеличением пloidности. Стадлер показал, что при действии радиацией частота появления видимых мутаций больше у диплоидных видов пшеницы, чем у тетраплоидных, а у гексаплоидных пшениц мутации не были обнаружены /1/. Однако нам кажется, что установленные на стадии проростков /хлорофильные мутации/ закономерности не могут быть распространены на весь генный состав полиплоидных пшениц.

В последующие годы установленная Стадлером закономерность подтвердилась в результате изучения радиационной депрессии ростовых процессов, а также мутационной изменчивости полиплоидных видов проса и гречихи /2 - 5/, ячменя /6/, озимой ржи /7,8/, пшеницы /9 - 13/. Аналогичные данные получены на полиплоидных формах дрожжей /14,15/ и тутового шелкопряда /16/.

О необходимости изучения генетической и общей радиочувствительности и мутационной изменчивости как хлорофильных, так и морфологических мутаций говорят результаты дальнейших исследований. В этом плане представляют интерес результаты опытов, проведенных в ВИР-е. Было показано, что по числу возникших морфологических мутаций более чувствительными оказались гексаплоидные и тетраплоидные пшеницы. У диплоидов наблюдался весьма маленький процент мутаций. При этом было также показано, что отдельные виды

и расы в пределах каждой полиплоидной группы весьма различно реагируют на воздействие мутагенных факторов /17/. В указанной работе гексаплоидные пшеницы оказались более чувствительными и по торможению ростовых процессов, что не согласуется с многочисленными литературными данными.

Представляют интерес также данные, полученные индийскими и итальянскими исследователями /13, 18/. На ди-, тетра- и гексаплоидных пшеницах они изучали не только развитие проростков, но и частоту хлорофильных и морфологических мутаций. При облучении полиплоидных пшениц радиоустойчивость полевой всхожести и росту проростков, а также по частоте хлорофильных мутаций была тем меньше, чем выше пloidность. Однако в некоторых случаях наибольшая частота морфологических мутаций наблюдалась у гексаплоидных пшениц, т. е. последние оказались наиболее чувствительными. Аналогичные результаты получены при работе с химическими мутагенами /19/.

В ряде работ показано, что наибольшая частота жизнеспособных морфологических мутаций во втором поколении отмечена у гексаплоидных пшениц /12, 20-23/.

Приведенные противоречивые данные указывают на необходимость проведения сравнительного изучения радиоустойчивости и специфики наследственной изменчивости видов пшеницы с различным уровнем пloidности.

Результаты изучения радиочувствительности пшениц различной пloidности представлены в наших предыдущих работах /24, 25/. В настоящей работе приведены данные мутационной изменчивости тех же пшениц.

В качестве исходного материала были взяты воздушно-сухие семена трех видов естественно-полиплоидного ряда пшеницы: диплоид *Tr. monococcum* L. / $2n = 14$ / var. *vulgare*, тетраплоид - *Tr. durum* Desf. / $2n = 28$ / var. *hordeiforme* Host, гексаплоид - *Tr. aestivum* / $2n = 42$ / var. *delfi* Körn. Дозы рентгенооблучения - 5, 10, 15 и 20 кр. Посев M_1 был проведен в два срока: 10 октября /осенний срок/ и 10 апреля /весенний срок/. Семена M_2 высевали по семьям /по потомству отдельных колосьев/ осенью - в один срок, с использованием методики наложения для осеннего срока и изменением типа развития для весеннего срока. Данные радиочувствительности полиплоидного ряда пшеницы в M_1 при различных условиях выращивания растений приведены в наших предыдущих работах /26/.

В табл. 1 приведены данные по общему количеству мутантных растений, выявленных в M_1 и прошедших проверку в M_2 .

Из таблицы видно, что наиболее мутабельными оказались растения гексаплоидной пшеницы. Однако в этой группе наблюдалось различие по мутабельности в зависимости от сроков посева и доз. Осенний срок посева способствовал появлению большего количества мутантных растений по сравнению с весенним посевом.

Частота мутантов в M_1 с повышением дозы облучения повышается, однако самый большой процент мутантных растений получен при дозе 10 кр. У твердой пшеницы мутанты получены только при осеннем посеве, при дозах облучения 5 и 15 кр. Диплоидная пшеница не имела мутационной изменчивости при тех же условиях облучения.

Таблица 1

Частота мутаций в M_1 (процент к числу проанализированных растений)

Доза облучения, кр	Tr. aestivum		Tr. durum	
	Осень	Весна	Осень	Весна
Контроль	0	0,81	0	0
5	1,94	1,54	0,88	0
10	4,82	1,48	0	0
15	2,73	1,63	1,51	0
20	2,82	1,23	0	0

У мягкой пшеницы в M_1 получено большое разнообразие наследственно измененных форм /табл. 2/. По спектру мутаций варианты осеннего и весеннего посевов почти не отличаются между собой. Следует отметить, что наряду с растениями, у которых был изменен только один признак, выявлены формы с изменением одновременно нескольких признаков. Мутанты с множественными изменениями выявлены в основном в варианте осеннего посева.

Таблица 2

Спектр мутаций в M_1 (процент к общему числу мутантов)

Мутантный признак	Tr. aestivum			
	Осенний посев		Весенний посев	
	число мутантов	%	число мутантов	%
Сквержед	4	19,05	1	12,5
Колос голый	7	33,33	2	25,0
Колос остистый	3	14,29	2	25,0
Колос стерильный	-	-	1	12,5
Колос белый	3	14,29	1	12,5
Зерно красное	4	19,05	1	12,5
Всего	21	100	8	100

Данные по общему количеству семей с мутантами и мутантных растений, выявленных в M_2 и прошедших проверку в M_3 , приведены в табл. 3. Результаты исследования показывают, что растения гексаплоидной группы оказались мутабилинее, чем растения тетраплоидной группы. Как и в M_1 , у диплоидной пшеницы не получено ни одного мутанта. Интересно отметить, что в M_1 более радиочувствительными были диплоиды. В то же время по радиочувствительности гексаплоиды и тетраплоиды существенно не отличаются между собой /24, 25/.

Различные условия развития растений после облучения семян способствовали появлению различий по частоте морфологических мута-

Таблица 3

Частота мутаций в M_2 (процент к числу проанализированных семей и растений)

Вид пшеницы	Доза об- лучения, кр	Сроки посева в M_1			
		Осенний		Весенний	
		% семей с мутантами	% мутантных растений	% семей с мутантами	% мутантных растений
	к	0	0	0	0
Tr. aestivum	5	4,5	0,70	1,54	0,12
	10	3,5	0,35	2,5	0,15
	15	2,5	0,20	3,5	0,25
	20	3,7	0,22	2,3	0,11
	к	0	0	0	0
Tr. durum	5	1,5	0,17	0	0
	10	2,1	0,21	0,5	0,03
	15	1,46	0,07	0,5	0,03
	20	0,75	0,04	0	0

ций, полученных в M_2 . Наибольшее их количество обнаружено в варианте выращивания M_1 осень / M_2 осень. Оказалось, что потомства осенних и весенних посевов, если их выращивать на следующий год при одном типе развития / M_2 осень / дают неодинаковое количество мутаций. Перемена типа развития растений с ярового в M_1 на озимый в M_2 существенно изменяет выход морфологических мутаций и этим наглядно показывает влияние условий выращивания растений в M_1 на изменение количества и качества мутаций. Озимый тип развития M_1 является более эффективным, чем яровой.

Вообще яровые сорта пшеницы по сравнению с озимыми характеризуются меньшей мутабельностью /27–29/. Но сравнение их мутабельности возможно только в общей форме, так как каждый сорт обладает своим определенным генотипом, а роль последнего в мутационном процессе огромна. Установлено, что частота мутаций зависит не только от вида и дозы мутагена, но и от биологических особенностей сортов или видов /30–36/. В наших исследованиях при постоянстве генотипа, мутагенного фактора, дозы его воздействия варианты опыта различаются только условиями роста растений при осеннем и весеннем сроках посева пшеницы, вследствие чего она развивалась по типу озимой или яровой культуры, что и приводит к появлению различных по частоте и спектру мутационных изменений.

При яровом типе роста и развития растений M_1 проявляется тенденция к уменьшению морфологических мутаций M_2 , как у гексаплоидной, так и тетраплоидной пшеницы. У растений последней группы незначительное количество мутаций возникло только при дозах облучения 10 и 15 кр. Отсюда можно заключить, что радиочувствительная группа пшениц при перемене условий роста и развития в M_1 и

M_2 менее мутабилизна, чем радиоустойчивая гексаплоидная форма пшениц.

По-видимому, причиной этого служит то, что сама частота мутационных изменений в генотипе может оказаться различной, что определяется неодинаковой мутабилизностью различных локусов хромосом. С другой стороны, частота и спектр мутационных изменений зависят от условий выращивания растений. M_1 , поскольку условия выращивания оказывают определенное влияние на выживаемость растений из обработанных мутагенами семян, а также на соматический отбор.

У растений ячменя — двуручки наибольшее количество мутаций обнаружено в варианте выращивания M_1 осень / M_2 осень, а наименьшее — в варианте M_1 весна / M_2 весна /37/.

Таблица 4

Спектр мутаций в M_2 (% к общему числу мутаций)

Мутантный признак	Tr. aestivum				Tr. durum			
	Осенний посев		Весенний посев		Осенний посев		Весенний посев	
	число	%	число	%	число	%	число	%
Скверхед	41	59,4	11	50,0	—	—	—	—
Спельтоид	9	13,0	2	9,1	—	—	—	—
Компактоид	2	2,9	1	4,5	—	—	—	—
Колос голый	6	8,7	1	4,5	—	—	—	—
Колос остистый	6	8,7	2	9,1	—	—	—	—
Колос стерильный	1	1,4	2	9,1	15	83,3	1	50,0
Колос белый	3	4,3	—	—	—	—	—	—
Колос плотный	—	—	—	—	1	5,6	—	—
Карлик	—	—	3	13,6	2	11,1	1	50,0
Зерно красное	1	1,4	—	—	—	—	—	—
Всего	69	100	22	100	18	100	2	100

У гексаплоидной пшеницы под воздействием облучения получено большое разнообразие морфологических мутаций. Основной группой из них в обоих вариантах являются типы скверхедов /табл. 4/. Идентичные условия развития по типу озимых растений в M_1 и M_2 дают более широкий спектр морфологических мутаций.

Итак, образ жизни растений в M_1 имеет существенное значение для становления и проявления мутаций. Перемена типа развития растений оказывает неодинаковое влияние на мутационную изменчивость пшениц разной пloidности.

В настоящее время обосновано представление о многоэтапности мутационного процесса и о существовании потенциальных изменений, которые или репарируются или переходят в истинные мутации /38/. В этой связи представляется возможным вмешаться в этот процесс, создавая условия, оказывающие влияние на фенотипическое проявление мутационной изменчивости.

Анализ получаемых данных показывает, что у полиплоидов частота мутаций выше, чем у родственных им диплоидов. Нами было высказано предположение, что повышенная устойчивость полиплоидов может быть связана с тем, что при высокой ploидности повреждение в одном геноме компенсируется наличием неповрежденного генома, тогда как у диплоидов этого не может быть /1,5, 10/.

Однако такое объяснение может быть верным лишь тогда, когда редуцированы почти все гены, по которым происходит количественное наследование. Примером этого может служить наследование особенностей хлорофильного аппарата. Однако у естественных полиплоидов /аллополиплоидов/ это не так /9/.

Более высокая абсолютная частота хромосомных aberrаций наблюдается с увеличением эуплоидии /39, 40/, но вряд ли это можно считать правильным объяснением.

Высокую устойчивость в M_1 и большую частоту мутаций в M_2 у полиплоидов можно объяснить тем, что они легче переносят хромосомные перестройки /9/.

В некоторых исследованиях показано, что отдельные виды каждой полиплоидной группы значительно отличаются между собой по реакции на воздействие мутагенных факторов /17, 21/. То есть в определении чувствительности и мутабельности имеет значение не только уровень ploидности, но и другие свойства генотипа.

Не исключена возможность, что часть генов в естественных полиплоидах может находиться в зависимости от различия в числе хромосом, тогда как другие гены могут и не быть удвоенными в многохромосомных группах и не будут укладываться в закономерности, установленные Стадлером.

Если полиплоид возникает в результате умножения идентичных наборов хромосом /аутополиплоидия/, то частота мутаций может находиться в такой зависимости, как у Стадлера, а если они возникли на основе умножения разных геномов, когда имеют место сложные процессы гибридизации с последующими мутационными изменениями, то такой зависимости может и не быть.

В увеличении частоты мутационной изменчивости полиплоидов, по мнению Густафссона и Ветштейна /41/, значительную роль сыграла отдаленная гибридизация, в результате влияния чужеродной цитоплазмы на хромосомный набор другого вида и вследствие конъюгации частично гомологичных хромосом. Эуплоидия оказалась благоприятной для фенотипического проявления мутации благодаря лучшей выживаемости мутантных клеток в ходе соматического отбора.

Полиплоидные растения благодаря своей способности переносить значительную недостаточность и удвоенность хромосом отличаются частотой создания жизнеспособных мутаций.

Высокой мутационной изменчивости гексаплоидных пшениц способствует то, что диплоидическая или внутренняя соматическая селекция не является столь сильной, как у диплоидов.

INDUCED WHEAT MUTAGENESIS WITH DIFFERENT CHROMOSOMAL SETS

S u m m a r y

It is shown that hexaploid wheats have greater mutation ability. After X-ray irradiation visible mutations were not discovered in diploid wheats, which means that hexaploid wheats exhibit more sensitiveness to morphological mutations than di- and tetraploid ones.

A great number and a wider spectrum of morphological mutations were recorded in the variant where the M_1 as well as M_2 plants are grown as winter crops. The change of plant growing conditions from M_1 spring sowing into M_2 winter sowing provokes a decrease of mutation variability.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Stadler L.J. Chromosome number and mutation rate in *Avena* and *Triticum*. Proc.Nat.Acad.Sci. U.S.A., 15, 1929.
2. Мансурова В. В., Сахаров В. В., Хвостова В. В. Чувствительность диплоидных и аутотетраплоидных растений к гамма-излучению. Бот. журнал, 43, № 7, 1958.
3. Довженко Л. И. Зависимость эффекта облучения семян гречихи разной пloidности от их состояния в момент облучения. Радиобиология, информ. бюллетень, 15, 1974.
4. Сахаров В. В., Мансурова В. В., Платонова Р. Н., Щербаков В. К. Обнаруживание физиологической защитности от ионизирующей радиации у аутотетраплоидов посевной гречихи. Биофизика, 5, № 5, 1960.
5. Сахаров В. В. Полиплоидия и радиация. В сб.: Полиплоидия у растений, М., 1962.
6. Мюнтцинг А. Генетические исследования. ИЛ, 1953.
7. Бреславец Л. П., Милешко Э. Ф. Исследование действия нейтронов на сухие зерновки диплоидной и тетраплоидной озимой ржи. ДАН СССР, 120, № 2, 1958.
8. Saric M. The effects of irradiation in relation to the biological traits of the seed irradiated. Effects of ionizing radiations on seeds. JAEA, Vienna, 1961.
9. Mac-Key J. Mutation breeding in poliploid cereals. Acta Agric. Scand., 4, N 3, 1954.
10. Matsumura S. and Mitsuya N. Relation between polyploidy and effects of neutron-radiation of wheat. Effects of ionizing radiation on seeds, JAEA, Vienna, 1961.
11. Palenzona D. L. Effects of high doses of X-rays on seedling growth in wheats of different ploidy. Effects of ionizing radiation on seeds, JAEA, Vienna, 1961.

12. Scossiroli R. E., Palenzona D. L. and Rusmini R. Radiation experiments on *Tr. durum* and *Tr. vulgare*. Effects of ionizing radiation of reeds. JAEA, Vienna, 1961.
13. Scarascia G. T., Avanzi S., Borzini, Cervigni T., D'Amato F., Donini B. and Giacomelli. Effects of radiation and chemical mutagens in durum and bread wheats. Effects of ionizing radiation on seeds, JAEA, Vienna, 1961.
14. Латарже Р. О. О некоторых факторах, изменяющих радиочувствительность клеток путем воздействия на первичные биохимические изменения. В сб.: Радиобиология, ИЛ, 1955.
15. Тобиах К. Зависимость некоторых биологических эффектов излучения от относительной потери энергии. В сб.: Радиобиология, ИЛ, 1955.
16. Тульцева Н. М., Астауров Б. И. Повышенная устойчивость полиплоидов шелковичного червя к лучевым повреждениям в связи с общей теорией биологического действия ионизирующих радиаций. Биопизика, 3, № 2, 1958.
17. Батикян Г. Г. К экспериментальному получению мутаций у пшениц. Социалистическое растениеводство, т. 1, Л., 1936.
18. Bhaskaran S., Swaminathan M. S. Polyploidy and radiosensitivity in wheat and barley cytological and cytochemical studies. Genetica, 32, 1, 1961.
19. Лишенко И. Д. Индуцирование мутаций у пшениц с разным хромосомным набором при помощи химических мутагенов. В сб.: Мутационная селекция, 10, 1968.
20. Natarajan A. T., Sikka S. M. and Swaminathan M. S. Polyploidy, radiosensitivity and mutation frequency in wheats. Proc. II, U.N. Int. Conf. Pual, 27, 1958.
21. Володин В. Г. Сравнительное изучение радиочувствительности и мутационной изменчивости полиплоидного ряда пшеницы. В сб.: Экспериментальный мутагенез, Минск, 88, 1966.
22. Гаина Л. В., Валева С. А. Исследование действия мутагенов на сорта и виды пшениц различной пloidности. Генетика, X, № 1, 1974.
23. Swaminathan M. S. Effects of diploontic selection on the frequency and spectrum of mutations induced in poliploids following seed irradiation. Effects of ionizing radiation on seeds, JAEA, Vienna, 1961.
24. Мурадян А. А., Авакян В. А. Сравнительное изучение радиочувствительности полиплоидного ряда пшеницы. Биол. журнал Армении, 4, 1973.
25. Мурадян А. А. Действие рентгеновских лучей на полиплоидный ряд пшеницы. В сб.: Экспериментальный мутагенез, вып. 3, Ереван, 104, 1974.
26. Мурадян А. А., Саркисян М. М. Радиочувствительность полиплоидного ряда пшеницы при различных условиях выращивания растений. Биол. журнал Армении, № 1, 1975.
27. Зоз Н. Н., Дубинин Н. П. Химическое изучение мутаций у пшениц. ДАН СССР, 137, 3, 1961.

28. Зоз Н. Н. Химический мутагенез у высших растений, В сб.: Супермутагены, М., 1966.
29. 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., 1966.
30. Енкен В. Б. Роль генотипа в экспериментальном мутагенезе. В сб.: Экспериментальный мутагенез и его использование в селекции, М., 1966.
31. Енкен В. Б. Значение сортовых особенностей в экспериментальной мутационной изменчивости. Изв. СО АН СССР, сер. мед. биол., 3, № 12, 52, 1963.
32. Можаяева В. С. Получение хозяйственно-перспективных мутантов у озимой пшеницы под действием излучения. Радиобиология, 1, вып. 4, 1961.
33. Шкварников П. К., Черный И. В. Экспериментальные мутации у яровой пшеницы и их значение для селекции. Радиобиология, 1, вып. 5, 1961.
34. Черный И. В. Зависимость частоты мутаций от вида и дозы мутагенного фактора и сортовых особенностей яровой пшеницы. В сб.: Влияние ионизирующих излучений на наследственность, М., "Наука", 1966.
35. Молин В. И. Использование ионизирующих излучений и химических веществ для получения исходного материала яровых пшениц. Вестн. с.-х. науки, 7, № 9, 1964.
36. Сидорова К. К., Калинина Н. П., Ужинцева Л. П. Сравнительное изучение радиочувствительности и мутабельности у разных сортов гороха при гамма-облучении. Генетика, № 4, 37, 1967.
37. Пыльнев В. М. и Орлюк А. П. Индуцирование мутаций у ячменя-двуручки в связи с типом развития. Цитология и генетика, 1У, № 1, 1970.
38. Дубинин Н. П. Проблемы генетики, ее задачи и перспективы. Вестник АН СССР, 11, 1971.
39. Marshak A., Bradley M. X-ray inhibition of mitosis in relation to chromosome number. Proc. Nat. Acad. Sci., U. S. A., 30, 1944.
40. Smith L. A comparison of the effects of heat and X-rays on dormant seeds of cereals, with special reference to poliploidy. Journ. Agr. Res., 73, 1946.
41. Gustafsson A., Wettstein D. Mutationen und mutation sziichtung. Handb. Pflanzenzücht. Grundlagen Pflanzenzücht, I, 1958.