

В. А. АВАКЯН

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ МУТАГЕНЕЗ У ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ

III. ЧАСТОТА ВОЗНИКНОВЕНИЯ МУТАЦИЙ У ГИБРИДОВ В F_2M_2

Количественные и качественные различия в формообразовательном процессе при индуцированном мутагенезе растений в значительной степени зависят от исходного материала, взятого для исследований. Опытами [4, 5, 7—9, 11, 12, 15, 18—22, 24] установлено, что при обработке семян растений гибридного происхождения ионизирующим излучением частота мутирования значительно выше, чем при таковой чистых линий и сортов. Однако в некоторых исследованиях были получены противоположные данные [3, 13].

В результате облучения гибридных семян многими исследователями получены интересные формы, представляющие селекционную ценность [6, 9, 15, 16]. Однако работы в этом направлении велись в основном с константными гибридами, что не могло не ограничить частоту и спектр мутационной изменчивости. Только в некоторых исследованиях [6, 10, 16, 17] были использованы гибридные семена первого и второго поколений. В этих опытах с помощью различных мутагенов была значительно расширена изменчивость гибридных растений.

Целью наших исследований явилось изучение мутационного процесса у озимой пшеницы при межсортовых скрещиваниях внутри вида *T. aestivum* при одновременном сравнении с сортами гибридного и негибридного происхождения.

Объектом исследования служили гибридные семена первого поколения комбинации Армянка \times Украинка, Эритролеукон 12 \times Безостая 1, Алты-Агач \times Безостая 1, а также семена родительских форм.

Происхождения сортов, взятых для опыта.

Армянка (var. *ferrugineum*) — получен путем индивидуального отбора из местных сортов пшеницы Армянской ССР.

Украинка (var. *crythrospergum*) — получен методом индивидуального отбора из сорта Банатка, на Мироновской селекционной станции.

Эритролеукон 12 (var. *erythroleucum*) — получен путем гибридизации (турцикум \times субгрекум) в Армянской ССР.

Безостая 1 (var. *lutescens*) — получен в Краснодарском крае путем индивидуального отбора из сорта Безостая 4, полученного от сложной гибридизации.

Алты-Агач (var. *ferrugineum*) — местный сорт, возделываемый в Армянской ССР.

Воздушно-сухие семена гибридов и исходных сортов облучались на рентгенаппарате РУМ-11, с напряжением на трубке 185 кв, силой тока 15 мА, мощностью дозы 515 р/мин. Дозы облучения—10 и 15 кр.

Результаты изучения поколения F_1M_1 нами приведены в первом сообщении [1].

В настоящем сообщении приводятся результаты изучения частоты и спектра возникновения измененных форм во втором поколении при облучении гибридных семян первого поколения. В F_2M_2 отбирали измененные растения с последующей проверкой на наследование и константность в M_3 . В семьях M_3 проводилось описание измененных форм и хозяйственно-биологический анализ мутантов.

Учет частоты мутаций велся двумя способами, используемыми при экспериментальном мутагенезе: учет количества семей с мутантами (%) и количества измененных растений (мутантов). Кроме того, подсчитывалось число мутантных случаев на 100 семей в M_2 . Этот способ, в отличие от первых двух, учитывает появление множественных мутаций.

В табл. 1 приведены данные по определению общей частоты мутаций у гибридов и их исходных форм в зависимости от дозы облучения.

Таблица 1

Частота мутантов в M_2

Гибриды и родительские формы	К		10 кр		15 кр	
	число анализируемых растений	процент мутантов	число анализируемых растений	процент мутантов	число анализируемых растений	процент мутантов
Армянка	534	—	878	3,4±0,8	644	4,3±1,4
Армянка × Украинка	1326	2,6±1,1	492	14,6±2,5	772	10,2±1,7
Украинка	684	0,3±0,3	730	3,2±1,2	684	2,5±0,2
Эритролеукон 12	1110	—	894	2,2±0,7	984	1,4±0,3
Эритролеукон 12 × Безостая 1	664	—	984	4,7±0,9	926	3,2±0,7
Безостая 1	920	—	880	0,2±0,2	1004	0,8±0,4
Алты-Агач × Безостая 1	1260	0,5±0,1	1240	15,3±1,5	1160	11,2±1,1
Алты-Агач	1040	0,4±0,1	1120	1,1±0,1	1020	1,4±0,2

Из данных таблицы видно, что у межсортовых гибридов Армянка × Украинка и Алты-Агач × Безостая 1 выявлен лучший мутагенный эффект рентгеновских лучей. При этом наибольшее количество измененных форм получено при облучении дозой 10 кр. У первой гибридной комбинации они составили 14,6, а у второй — 15,3%. Доза 10 кр была наиболее мутабельной также для гибрида Эритролеукон 12 × Безостая 1 и для сортов Эритролеукон 12, Украинка и Армянка.

Следует отметить, что частота возникновения измененных растений у разных сортов различна. По общему числу измененных форм сорта Армянка и Украинка превзошли все три остальные. Самый низкий процент мутантов получен у сорта Безостая 1 и Алты-Агач.

Далее важно было выяснить, варьирует ли спектр изменчивости в зависимости от степени гибридности сортов. В наших опытах наблюдались различные типы изменений. При этом многообразие полученных

вариаций зависело от происхождения исходных сортов, взятых для опыта.

Все выделенные мутанты условно разделены на двенадцать основных групп: компактоиды, эректоиды, скверхеды, с цилиндрическим колосом, с опушенным колосом, безостые, остистые, красноколосые, белоколосые, белозерные, краснозерные, спельтоиды (табл. 2). Многие из перечисленных признаков сопровождаются изменением некоторых морфологических и физиологических особенностей: проявлением антоциановой окраски и воскового налета, изменением размера и окраски листьев, формы колоса и др.

Таблица 2

Частота разных типов мутантов

Тип мутанта	Армянка × Украинка			Эритролеукон 12 × Безостая 1			Алты-Агач × Безостая 1		
	К	10	15	К	10	15	К	10	15
Компактоиды	—	4,9	2,7	—	3,7	2,4	—	3,2	2,1
Эректоиды	—	2,0	1,0	—	0,6	0,6	—	4,1	3,1
Скверхеды	0,6	0,6	1,6	—	0,4	0,2	—	3,6	—
Спельтоиды	1,1	1,2	2,1	—	—	—	—	—	—
Цилиндрический колос	—	—	—	—	—	—	0,2	4,4	3,4
Опушенный колос	0,5	2,6	2,1	—	—	—	0,2	—	2,6
Белозерный	0,4	2,8	0,5	—	—	—	0,1	—	—
Итого	2,6	14,1	10,0	—	4,7	3,2	0,5	15,3	11,2

Гибридные формы выделяются также по спектру мутаций: у них наблюдалось наибольшее число типов мутаций.

Наиболее резко уклоняющиеся от исходной формы изменения, так называемые резкие мутанты — компактоиды, эректоиды, скверхеды, спельтоиды — связаны с сильным изменением морфологических признаков. Они возникали главным образом у гибридных форм. Многие из этих форм представляют интерес с селекционной точки зрения.

Такие мутанты, как красноколосые, белоколосые, остистые и краснозерные у гибридов не были выявлены, так как во втором поколении они могли возникнуть в результате как мутационной, так и комбинационной изменчивости. Указанные формы, а также безостые мутанты были выделены только у исходных сортов.

Компактоид. Мутанты — компактум по совокупности признаков (короткая соломина, очень плотный колос) имитируют карликовую пшеницу, и поэтому их можно считать системными мутациями. Мягкая пшеница от компактной отличается по гену С: у первой этот ген в рецессивном состоянии, у второй — в доминантном [14]. В наших опытах компактоиды были получены у всех трех гибридов и почти у всех исходных сортов. В последующих поколениях мутанты — компактоиды расщепляются в отношении 3 мутантных растения: 1 растение с феноти-

пом исходного сорта. При скрещивании мутанта с исходными формами в F₁ во всех комбинациях доминирует мутантный признак.

Эректоид. Мутанты этого типа характеризуются короткой, толстой и прочной соломиной, плотным, цилиндрическим колосом и крупным зерном. Некоторые исследователи считают, что мутанты эректоидного типа возникают в результате хромосомных перестроек, в частности локуса С, а также вследствие разрыва хромосом при транслокации [19—21] или связаны с появлением точковых мутаций. Дубинин [2] полагает, что возникновение эректоидных мутантов связано с точковыми мутациями, и только небольшая часть их—с транслокациями и дупликациями.

Скрещивание эректоидных мутантов с исходными сортами и внутри себя показало, что эректоидность имеет моногенную доминантную природу, поскольку все растения F₁ данных комбинаций скрещиваний имели мутантный фенотип. Можно предположить также, что эректоидность обусловлена многими мутантными генами, и все они локализованы в одной хромосоме и передаются сцепленно. Ведь все отдельные признаки, присущие эректоиду, а именно высота соломины, уплотнение колоса, более крупное зерно характеризуются доминантным наследованием.

Преобладающая часть мутантов, представляющая наибольший интерес с селекционной точки зрения, является эректоидами. По данным испытания в контрольном питомнике, эти мутанты превысили исходные сорта на 17,6—39,6% (табл. 3).

Таблица 3

Результаты испытания мутантов в контрольном питомнике

Сорт, гибрид	Тип мутанта	Номер мутанта	Урожай, кг	Процент к контролю
Алты-Агач	—	—	2,73±0,19	100
Алты-Агач×Безостая 1	Эректоид	1/2	3,26±0,12	117,6
Алты-Агач×Безостая 1	Цилиндрический колос	4	3,64±0,17	133,3
Алты-Агач×Безостая 1	Цилиндрический колос	17—145	3,51±0,22	128,6
Алты-Агач×Безостая 1	Скверхед	1—157	3,87±0,18	141,5
Эритролеукон 12	—	—	3,28	100
Эритролеукон 12×Безостая 1	Эректоид	36—1/2	4,58±0,15	139,6
Эритролеукон 12×Безостая 1	Эректоид	36—2/2	4,35±0,17	132,6
Безостая 1	—	—	2,92±0,18	—

Высокая урожайность мутантных линий обеспечивается комплексом хозяйственно-ценных показателей: хорошей зимостойкостью, повышенной продуктивностью, устойчивостью к полеганию и др. Наиболее ценные мутанты из контрольного питомника высеяны при предварительном сортоиспытании на делянках площадью 100 м².

Скверхедность. Особенностью булабовидных форм является расширение и уплотнение верхней части колоса. Большинство полученных нами скверхедов отличалось также толстой соломиной и более продук-

тивным колосом. По данным Филипченко [14], скверхедность обуславливается совместным действием генов *S* и *q*, при этом генотип булаво-видных форм *Sqq*. По мнению Мак Кея [20] скверхеды возникают в результате дупликации или удвоения фактора *q*. Если фактор *q* удвоен один раз, получается полускверхед, а если два раза—возникают скверхеды.

В наших опытах мутанты со скверхедным колосом были выделены у гибридной комбинации Алты-Агач×Безостая 1. Мутант 1—157 имеет толстую невысокую и прочную соломинку, зерно крупное, овальное. По урожайности превысил исходный сорт на 41,5% (табл. 3).

Спельтоидность. Спельтоидные формы отличаются тонкой понижающей соломиной, рыхлым колосом, трудностью обмолота и относительной ломкостью колоса.

Генетическая природа этих мутантов подробно изучена Мак Кеем [23]. Было установлено, что признак спельтоидности проявляется при отсутствии фактора *Q*. Причин возникновения спельтоидов много (делеции, замещение хромосом, генная мутация и др.), и поэтому генетическая природа их может быть различной. Этим и объясняются различные соотношения расщеплений у спельтоидов на мутантные и полумутантные формы. Этот тип мутаций в селекции не представляет особого интереса. Однако и среди спельтоидных мутантов встречаются отдельные формы с хорошим стекловидным зерном и повышенным содержанием белка [7].

Цилиндрический колос. Мутанты этого типа имеют уплотненный колос. У них увеличено число колосков, а иногда и число цветков в колоске. Ширина колоса одинакова по всей длине. Эти мутанты, как правило, константны, и их появление связано с генными мутациями.

Мутанты с цилиндрическим колосом были индуцированы у гибридной комбинации Алты-Агач×Безостая 1. Превышение веса зерна у них по сравнению с исходным сортом составляет 28,6—33,3%, в связи с чем некоторые мутантные линии этого типа представляют селекционный интерес и испытываются нами при предварительном сортоиспытании.

Для индуцированного мутагенеза у гибридов пшеницы характерно, что мутантные признаки, выделенные на гетерозиготных гибридных растениях в последующих поколениях при расщеплении гибрида, как правило, сохраняются на всех фенотипах—как на гомозиготных (доминантных и рецессивных), так и на гетерозиготных.

Таким образом, получение мутантных форм на гибридных растениях, расширяя спектр мутационной изменчивости, в значительной степени увеличивает возможность отбора.

Лаборатория индуцированного мутагенеза
растений АН АрмССР

Поступило 7.11 1972 г.

Վ. Ա. ԱՎԱԳՅԱՆ
ՑՈՐԵՆԻ ՀԻՔՐԻԳՆԵՐԻ ՓՈՐՉԱՌԱԿԱՆ ՄՈՒՏԱԳԵՆԵՑԸ

III. ՄՈՒՏԱՑԻԱՆԵՐԻ ՍՏԱՑՄԱՆ ՀԱՃԱԽԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆԸ ՑՈՐԵՆԻ ՀԻՔՐԻԳՆԵՐԻ F_2M_2 ՍԵՐՆԴՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու լ մ

Ուսումնասիրվել է ռենտգենյան ճառագայթների ազդեցությունը փափուկ ցորենի միջսորտային հիբրիդների և ծնողական ձևերի վրա՝ ճառագայթահարման երկրորդ սերնդում:

Հիբրիդային և ոչ հիբրիդային սորտերի խաչաձևումից ստացված առաջին սերնդի սերմերի ճառագայթահարումը հանգեցնում է երկրորդ սերնդում մուտացիաների հաճախականության բարձրացման ելակետային սորտերի համեմատությամբ: Հիբրիդների մոտ մուտացիոն փոփոխականության սպեկտրը ավելի լայն է:

Մուտացիաների ստացումը հիբրիդային բույսերի մոտ լայնացնելով մուտացիոն փոփոխականության սպեկտրը նպաստում է արժեքավոր ելանյութի ստեղծմանը հետագա ընտրության և հիբրիդիզացիայի համար:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авакян В. А. Биологический журнал Армении, XXIII, 5, 1970.
2. Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. М., 1967.
3. Зоз Н. Н. и др. ДАН СССР, 114, 4, 1957.
4. Кисело Ф. Международный сельскохозяйственный журнал, 2, 112, 1964.
5. Короткова А. П. Генетика, 8, 30, 1966.
6. Короткова А. П. Генетика, V, 10, 1969.
7. Можаяева В. С. Радиобиология, 1, 4, 1961.
8. Можаяева В. С. Селекция и семеноводство, 3, 43, 1963.
9. Можаяева В. С. Сб. Радиация и селекция растений. 69, М., 1965.
10. Майстренко О. И., Пальченко Г. М. Сб. Влияние ионизирующих излучений на наследственность, М., 1965.
11. Сюй Чень-мань, Хвостова В. В. Радиобиология, 2, 926, 1962.
12. Теодорадзе С. Г. Природа, 4, 101, 1961.
13. Халил А. А. Автореферат канд. дисс. М., 1963.
14. Филлипченко Ю. А. Генетика мягких пшениц. М.—Л., 1934.
15. Шепелев В. М. Сб. Радиация и селекция растений. 101, М., 1965.
16. Шкварников П. К. Сб. Радиация и селекция растений. 17, М., 1965.
17. Яшина И. М., Курсанова Э. В. Сб. Экспериментальный мутагенез животных, растений и микроорганизмов. 11, М., 1965.
18. Gustafsson A. Hereditas, 33, 1, 1947.
19. Gustafsson A. Acta Agric. Scand. 4, 361, 1954.
20. Hagberg A. Hereditas, 36, 161, 1953.
21. Mac Key J. Genetics and plant breeding, 141, 1956.
22. Mac Key J. Acta Agric. Scand, 4, 549, 1954.
23. Mac Key J. Hereditas, 40, 65, 1954.
24. Mac Key J. Brookhaven sympos. in Biol., 9, 141, 1956.