

Г. Г. БАТИКЯН, В. С. ПОГОСЯН, Н. К. ХАЧАТРЯН

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У *MATTHIOLA INCANA* R. Br. и *COREOPSIS TINCTORIA* NUTT.

Под действием диметилсульфата, азотистого иприта и кофеина у декоративно-цветочных растений *Matthiola incana* R. Br. и *Coreopsis tinctoria* Nutt. получены мутанты, которые имеют ценные декоративные качества и могут быть использованы для оформления клумб и зеленых бордюров.

Многие формы культурных растений создавались использованием большого числа разнообразных мутаций, выявленных при гибридизации и отборе. На данном этапе широкое распространение получил экспериментальный мутагенез как средство, повышающее генетическое разнообразие исходных форм селекции. Так как мутации генов представляют собой изменения в молекуле ДНК, то становится понятно, что разработка путей направленного мутирования, т.е. получение нужных изменений в определенных генах, будет решаться в основном с помощью использования химических мутагенов, обладающих способностью к дифференциальному воздействию на разные части генетического материала.

Под воздействием химических мутагенов у целого ряда сельскохозяйственных растений получены большие коллекции мутантов. Однако работы по изучению действия химических мутагенов в декоративном цветоводстве начаты сравнительно недавно: охвачены малочисленные формы и почти не изучены *M. incana* и *C. tinctoria*. Между тем, указанные виды могут служить хорошим объектом для решения практических вопросов декоративного цветоводства, а также изучения ряда вопросов мутагенеза у высших растений. Учитывая это обстоятельство, нами ведутся работы по изучению наследственной изменчивости у указанных видов под воздействием диметилсульфата, азотистого иприта и кофеина.

Материал и методика. Исходным материалом служили воздушно-сухие семена трех сортов *M. incana*: Белый (принадлежащий к разновидности var. *hiberna*), Лазурно-голубой и Фиолетовый (var. *appa*) и *C. tinctoria* сорта *red tipu*, принадлежащий к разновидности *papa hort*. После 18 час. обработки семена указанных сортов ставили на промывку в течение часа, затем высушивали и высевали в полутеплые парники. Готовую рассаду переносили в поле. Сорт Белый изучался в условиях оранжереи. В M_2 выделяли мутантные растения, а в последующих поколениях изучали природу возникновения данной мутации. У полученных мутантов проводился также цитогенетический анализ меристематических и материнских клеток пыльцы.

Были использованы следующие концентрации водных растворов испытуемых мутагенов: диметилсульфат (ДМС)—0,01, 0,02, 0,03, 0,04, 0,05%, азотистый иприт (HN_2)—0,001, 0,005 и 0,01%, кофеин (К)—0,3 и 3%.

Результаты и обсуждение. У растений указанных сортов различия в действии мутагенов отмечены в частоте и спектре индуцированных мутаций. Это позволило установить эффективные дозы для каждого вида и сорта, а также выявить реакцию генотипа на действие мутагенов.

Из взятых двух видов наиболее мутабельным оказался *C. tinctoria*, у которого процент мутаций достигает 11—14,9.

По разному реагируют на действие мутагенов и различные сорта одного и того же вида. У *M. incana* максимальная частота мутаций отмечена у сорта Фиолетовый— $5,7 \pm 0,03\%$.

Анализ частоты индуцированных мутаций показал, что наиболее эффективным мутагеном является ДМС. Однако специфическая реакция генотипов у разных сортов того же вида более наглядно проявляется под воздействием HN_2 .

Представляет интерес тот факт, что ДМС при высокой частоте видимых мутаций после воздействия на семена в меристематических клетках корешков вызывает весьма низкий процент хромосомных аберраций—он повышается в следующем поколении (M_2). Между тем HN_2 и К приводят к образованию большого количества хромосомных аберраций—именно после обработки семян. Следовательно, мутаген, вызывающий наименьшее количество структурных изменений хромосом в процессе развития растений, обуславливает возникновение большого числа наследственных изменений.

Несмотря на указанные различия в реакции взятых мутагенов у исследованных видов декоративно-цветочных растений изменения, возникшие под воздействием этих мутагенов, в пределах одного вида фенотипически сходны.

Мутагены — ДМС и HN_2 относятся к группе алкилирующих соединений, при применении которых в ДНК происходят изменения типа алкилирования фосфатных групп, образования 7-алкилгуанина и 3-алкиладеина [3, 4], а К относится к группе ингибиторов синтеза ДНК и взаимодействует с участками однонитевой ДНК, связываясь полностью или локально с денатурированной ДНК [2, 6]. Следовательно, фенотипически сходные изменения, по-видимому, обуславливаются либо мутированием одних и тех же локусов в ДНК, либо разных локусов, ответственных за один и тот же признак.

Растения, развивающиеся из обработанных мутагенами семян, подвержены значительной изменчивости, выражающейся прежде всего в существенном изменении ростовых процессов. Изменения, полученные нами в процессе онтогенеза можно подразделить на следующие группы: резкие мутации, выражающиеся в основном в изменении габитуса растения, формы и окраски лепестков цветка и семенной кожуры; нерезкие, затрагивающие продолжительность вегетационного периода, изменения размера цветка и другие качественные признаки.

Среди резких мутаций у *C. tinctoria* определенную ценность в декоративном отношении представляет получение растений с густоразветвленными, компактными кустами, отнесенных нами к типу шаровидно-

карликовых мутантов (рис. 1). Высота таких мутантных растений достигает 15—25 см, между тем растения исходной формы имеют 45—60 см высоты. Компактность куста возникает за счет укорачивания междоузлий стеблей. Такой куст похож на шар, усыпанный со всех сторон соцветиями. Этот тип мутаций отмечается при действии 0,01 и 0,04% концентрацией ДМС, 0,001% HN_2 и 3% раствором кофенна. Изучение поведения этих мутантов в ряде поколений позволило установить их гетерози-



Рис. 1. Шаровидно-карликовый мутант.

готную природу, так как в последующих поколениях они дают расщепление как по исходному, так и мутантному типу. Так при действии ДМС большая часть растений (77—87%) имеет мутантный фенотип и только 11—12% обладают исходным фенотипом (таблица). Такое расщепление наблюдается и у мутантов, полученных под воздействием HN_2 и К. Однако в этом случае в расщепляющихся семьях мутантных растений обнаружен и сопутствующий признак—удлинение вегетационного периода на 25—35 дней. Количество таких растений составляет 6,4—9,5%. Вследствие этого, морфологические признаки выявляются в сочетании с измененными физиологическими процессами, протекающими в период развития растений. Низкорослость, ветвление и удлинение вегетации у мутантов в последующих поколениях наследуются вместе.

Цитогенетический анализ шаровидно-карликовых мутантов показал, что количество структурных изменений хромосом в меристематических и спорогенных клетках незначительно (табл.). Следовательно, фенотипически сходное проявление данной мутации, вызванное воздействием ДМС, HN_2 и К, в основном обусловлено генными мутациями, а сопут-

Анализ шаровидно-карликовых мутантов

Таблица

Мутаген и концентрация, %	% растений в расщепляющихся мутантных семьях M_3 по фенотипам			% хромосомных нарушений у мутантных растений M_3	
	мутантный		исходный	в меристематических клетках	в спорогенной ткани
	без сопутствующего признака	с сопутствующим признаком			
ДМС—0,01	87,5±3,6	—	12,5±3,6	1,0±0,1	2,1±0,2
ДМС—0,04	77,7±4,3	—	11,1±3,8	1,3±0,2	3,3±0,3
HN_2 —0,001	66,6±4,6	9,5±2,6	23,8±4,5	1,3±0,1	2,0±0,1
К—3	51,5±3,7	6,4±2,5	42,5±4,7	1,2±0,1	3,0±0,3
Контроль	—	—	100	0,45±0,2	2,8±0,2

ствующие изменения (сильное ветвление, удлинение вегетации), по-видимому, являются результатом плейотропного действия мутировавшего гена.

Наиболее широкий спектр мутаций у *C. tinctoria* отмечается под воздействием ДМС в отношении изменения формы цветков в соцветиях. Например, отмечено явление срастания краев язычковых цветков и превращение их в трубочку (рис. 2б). Или же, утрата язычковых цветков в соцветиях, при которой теряется вся декоративная ценность и увеличивается диаметр трубчатых цветков (рис. 2в).

Появляются и растения с видоизмененными трубчатыми цветками, тычинки которых превращаются в узкие лепестки (рис. 2г). Эта трансформация тычинок, имеющая большое значение для эволюционной морфологии, является причиной возникновения форм с махровыми цветками и присуща представителям других родов того же семейства. У представителей сложноцветных такие изменения принято считать аномалиями. В ряде случаев аномальные структуры, возникающие у данного сорта, оказываются нормой для других сортов этого же вида или других видов и родов одного и того же семейства (астры, хризантемы). Такая аномалия является прогрессивным морфозом и особенно ценится в декоративном цветоводстве. Эти глубокие изменения еще раз свидетельствуют о значении мутаций в процессе эволюции культурных растений.

Одним из распространенных мутаций является изменение окраски цветков, что обусловлено возникновением ряда мутаций, имеющих как генное, так и хромосомное происхождение. Это подтверждается и данными наших опытов—у растений *M. incana* ДМС приводит к изменению окраски лепестков. Последнее нагляднее выражено у сортов Белый и Фиолетовый.

При 0,01 и 0,03% концентрациях ДМС у сорта Белый появляются растения с бледно-лиловой окраской. Частота проявления данной мутации достигает $1,31 \pm 0,15\%$. У таких мутантов в последующих поколениях бледно-лиловая окраска доминирует. Однако в пределах одного семей-

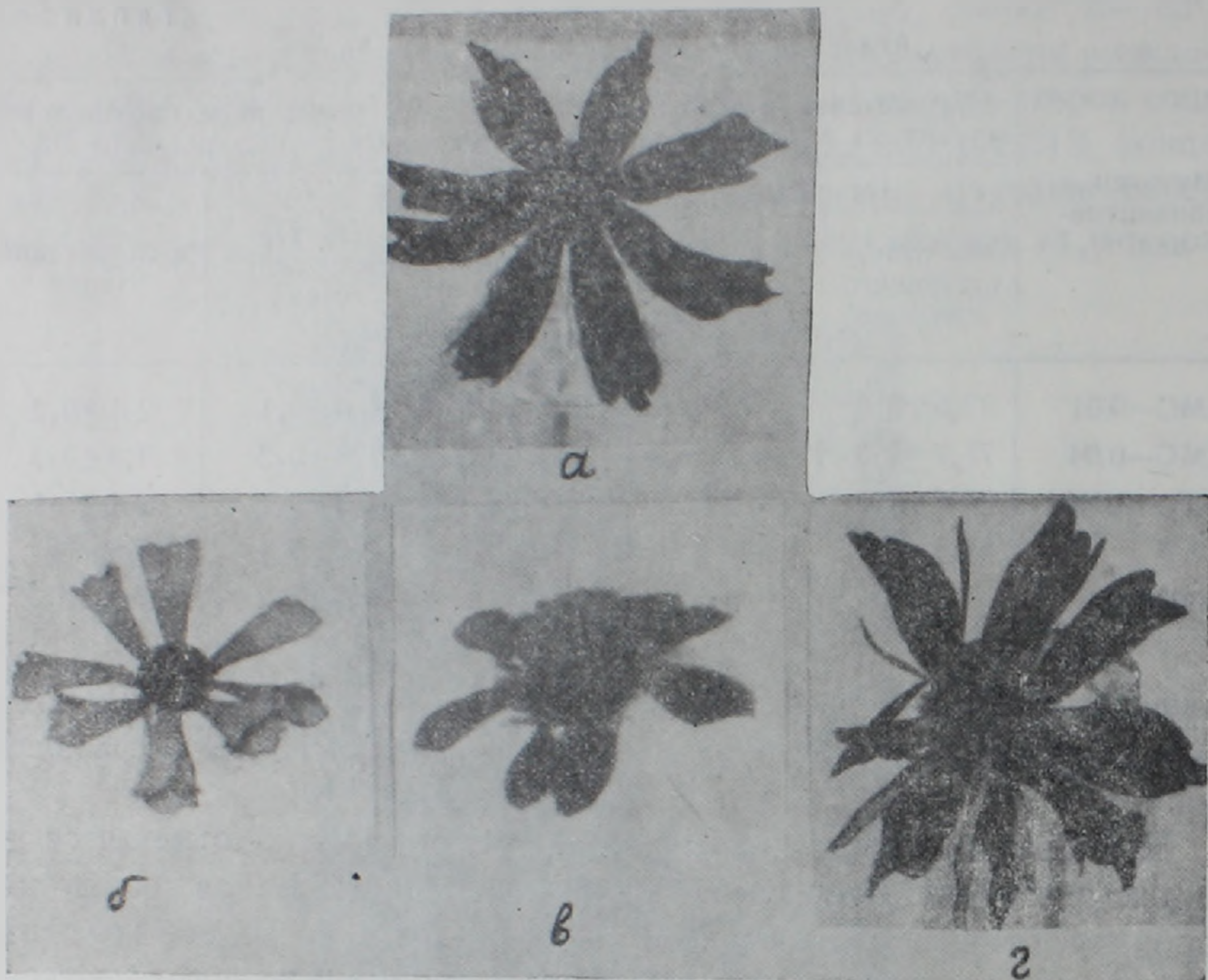


Рис. 2. Изменение формы цветков в соцветиях *C. tinctoria*. а—контроль, б—превращение язычковых цветков в трубочку, в—утрата язычковых цветков, г—соцветия с видоизмененными трубчатыми цветками.

ства отмечены растения с окраской как исходной, так и новых форм: розовой, малиновой.

Помимо этого, у сорта Белый при действии 0,04% ДМС отмечается растения и со светло-сиреневой окраской лепестков, частота которых достигает $1,66 \pm 0,03\%$. При этом в последующих поколениях спектр возникновения новых расщепляющихся окрасок наиболее разнообразен: коричневая, розовая, темно-сиреневая и светло-фиолетовая. Цитогенетический анализ показал, что у мутантов с бледно-лиловой и светло-сиреневой окраской лепестков в меристематических и спорогенных клетках возникают многочисленные хромосомные нарушения, число которых превосходит те изменения, которые возникают непосредственно после действия мутагена. Указанный тип мутаций является, видимо, результатом aberrаций хромосом и гетерозиготен по перестройке. Об этом свидетельствует высокий процент мостов в I и в некоторых случаях во II анафазе мейотического деления материнских клеток пыльцы. Известно, что в I анафазе образование мостов является следствием возникновения гетерозиготной инверсии при перекресте [1], а при определенных типах инверсий и перекреста мосты могут появляться и во второй анафазе мейоза. Следовательно, такое разнообразие окраски цветков, полученное в последующих

поколениях у расщепляющихся мутантов, надо полагать, является следствием образования перекреста хромосом с гетерозиготной инверсией.

Известно, что растения *M. inсапа* образуют два типа цветков: простые и махровые, притом растения с простыми цветками, дающие семена, гетерозиготны; последние бывают двух типов S^+/s^+ и Sl/s^+ , где l рецессивная леталь, тесно сцепленная с S . Оба типа дают расщепление. Однако если в мейозе происходит перекрест участка Sl , то меняется природа расщепления [5]. По-видимому, гетерозиготность пыльцы и перекрест участков хромосом в мейозе, присущие данному виду, привели к такому разнообразному расщеплению мутантных форм, которое наблюдается у бледно-лиловых и светло-сиреневых мутантов.

Интересно отметить, что с изменением окраски цветков у указанных мутантов наблюдается и изменение окраски семенной кожуры. Окраска цветков растений и, особенно семян, является одним из наиболее ярко выраженных признаков, позволяющим разграничивать морфологические формы. Однако весьма интересен факт одновременного проявления изменения окраски цветков и семян, наблюдавшегося при действии ДМС. Так например: семенная кожура у растений с бледно-лиловой окраской имеет светло-коричневую, а со светло-сиреневыми цветками—темно-серую окраску. Такое взаимосвязанное изменение окраски цветков и семенной кожуры передается последующим поколениям.

Среди мутаций, касающихся изменений окраски цветка, своеобразный вид придает соцветиям пятнистость лепестков, которая проявляется у *M. inсапа* под воздействием ДМС и HN_2 . На лепестках сорта Фиолетовый образуются белые пятна (рис. 3). Этот тип изменения представляет



Рис. 3. Пятнистые лепестки у *M. inсапа*. а—контроль, б—лепестки с белыми пятнами.

определенный интерес своей декоративностью и является редким явлением, не наблюдавшимся в природе у этого вида.

Помимо резких мутаций, алкилирующие мутагены приводят к образованию и нерезких изменений, затрагивающих те или иные количественные признаки. Следует отметить, что нерезкие мутации в основном возникают под воздействием HN_2 , а ДМС приводит к образованию большого количества резких мутаций.

Таким образом, изучение индуцированных мутаций показало, что под воздействием ДМС, HN_2 и К у декоративно-цветочных растений *M. incana* и *C. tinctoria* можно изменить многие признаки. При этом, большинство полученных мутантов, вероятно, имеют природу точковых мутаций, а весь комплекс измененных признаков, по-видимому, обусловлен плейотропным действием мутантного гена. Меньшее число мутантов является результатом хромосомных aberrаций, при которых особенно сильно проявляется расщепление мутантных признаков.

Ереванский государственный университет,
проблемная лаборатория цитологии

Поступило 24.VII 1975 г.

Հ. Գ. ԲԱՏԻԿՅԱՆ, Վ. Ս. ՊՈԴՈՍՅԱՆ, Ն. Կ. ԽԱԶԱՏՐՅԱՆ

ԺԱՌԱՆԴԱԿԱՆ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ
MATTHIOLA INCANA R. Br. և *COREOPSIS TINCTORIA* NUTT. ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ու մ

Դիմեթիլսուլֆատի, ազոտական իպրիտի և կոֆեինի ադդեցուծյամբ դեկորատիվ ծաղկաբույսերից *Matthiola incana*-ի և *Coreopsis tinctoria*-ի մոտ ստացվել են մի շարք մուտանտ ձևեր, որոնք կարող են լայն կիրառում գտնել դեկորատիվ ծաղկաբուծության մեջ: Դրանց թվին են պատկանում պրն-դաձև գաճաճները և ծաղկի ձևի փոփոխությունները *Coreopsis tinctoria*-ի մոտ, ինչպես և պսակաթերթիկների տարբեր գունավորությունը և բծավորությունը *Matthiola incana*-ի մոտ: Ստացված մուտանտների մեծ մասը, հավանաբար, հանդիսանում է դենային մուտացիաների հետևանք, թվով քիչ մուտանտներ արդյունք են քրոմոսոմային վերակառուցումների առաջացմանը, որի դեպքում հետագա սերունդներում ճեղքավորման երևույթը դրսևորվում է ավելի ակնհայտորեն:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Хвостова В. В. В сб. Генетические основы селекции растений, 224, 1971.
2. Doman M., Barton B., Porte A., Reatl A. M. J. Rad. Biol., 17, 4, 395, 1970.
3. Kriek E., Emmelok P. Biochim et biophys, 91, 1, 59, 1964.
4. Lawley P. D., Brookes P. Biochem., 7, 89, 127, 1963.
5. Lennert Jonson B. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 64, 503, 1954.
6. Ts'o P. O. P. and Lu P. Proc. Nat. acad. Sci., USA, 51, 17, 1964.