

Н. П. БЕГЛАРЯН

ИНДУЦИРОВАННЫЕ РЕНТГЕНОВСКИМИ ЛУЧАМИ И ГК АНОМАЛИИ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ МОРФОГЕНЕЗА И ЭВОЛЮЦИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Работа посвящена результатам изучения аномалий, индуцированных у разных видов высших растений, при сравнительном изучении мутагенной активности рентгеновских лучей и гибберелловой кислоты. Аномалии обнаружены главным образом в вариантах с повторным облучением и обработкой гибберелловой кислотой (ГК) высокими дозами.

Особого внимания заслуживают типы аномалий, индуцированные у представителей семейства Compositae. Многие из них могут служить ценным материалом при изучении ряда вопросов пройденной и прогрессивной эволюции изучаемых видов.

Аномалии у растений отличаются исключительным разнообразием. Для эволюционной морфологии наиболее интересны атактистические уродства.

Аномалии вызываются внешними или внутренними импульсами самой различной природы, как, например, влияние измененных условий существования на ранние стадии развития организма или отдельных органов, нарушение нормального обмена веществ, неправильное распределение ростовых веществ, механические повреждения и т. д. [5, 7, 10, 11].

Многие аномалии имеют генетическую природу (мутации), таковы, например, некоторые случаи фасциации [25].

Изучению тератологических явлений уделено большое внимание, но главным образом оно основано на наблюдениях природных факторов [5—12, 15—20]. Работы экспериментального характера по изучению аномалий немногочисленны. Они в основном посвящены фасциации [17, 21, 26].

В случаях появления аномалий у растений нередко наблюдаются изменения нормального хода развития осевых органов, ведущие к появлению пролификаций. При объяснении причин появления последних выдвигается соображение об омнипотенциальности [13] или полипотенциальности точек роста [14].

Аномальные отклонения, вызванные самыми различными факторами, могут растениями наследоваться, и, следовательно, иметь значение для формирования тех или иных признаков в эволюционном аспекте.

Материал и методика. С 1959 года нами проводится сравнительный анализ физиологического и мутагенного действия ГК и рентгеновских лучей на высшие растения.

В качестве экспериментального материала взяты разные виды (в основном декоративные) из семейств Compositae, Papaveraceae, Convolvulaceae, Caryophyllaceae. Обработка материала проводилась методом предпосевной обработки семян.

Использовались следующие дозы рентгеновских лучей и концентраций ГК: 250—3000 р и 0,01—0,1%. Продолжительность воздействия — 0,5—18 час. На основе изучения физиологических, морфологических, биохимических, анатомических и цитологических особенностей установлены эффективные дозы и концентрации испытуемых факторов для исследуемых видов.

Результаты и обсуждение. Результаты сравнительного изучения выделенных нами многочисленных аналогичных рентгено- и гибберелломутантов у разных видов растений свидетельствуют о мутагенной активности ГК и о ее преимуществе перед рентгеновскими лучами [1—4].

В наших опытах с помощью рентгеновских лучей и ГК индуцировано много интересных типов аномалий: изменение осевых органов соцветий и стебля (фасциации), редукция и расчлененность язычковых цветков, пролификация цветка и цветоложа у соцветий, ветвистость соцветий, махровость цветка и т. д.

Аномалии обнаружены в основном в семенных поколениях, облученных и обработанных ГК растений и главным образом в вариантах с повторным облучением и обработкой ГК, а также при обработке высокими дозами (2000, 3000 р) и концентрациями (0,05, 0,1%).

В семенных поколениях растений с аномальными органами иногда наблюдалась нормализация измененных органов, но в совершенно новом направлении, в результате чего появлялись новые в декоративном отношении эффективные формы, которые в некоторых случаях охватывали целые ветки и даже растения.

Особого внимания заслуживают аномалии, индуцированные у представителей семейства Compositae: *Cosmos bipinnatus* Cav. и *Helianthus annuus* L.

В литературе описано много интересных случаев аномалий в строении сложноцветных. Так, например, Федоров [16] наблюдал случаи видоизменения соцветий у *Calendula officinalis* L., *Fagetes erecta* L., *Senecio orguentus* D. C. и др. сложноцветных. На основе изучения всех этих аномалий он их разделил на три основные группы. Растения, относящиеся к первой группе, имеют зонтиковидные соцветия, возникающие за счет образования боковых цветоносов в пазухах листочков обертки. Во втором случае пролификация выражается в том, что боковые цветоносы появляются не в пазухах листочков обертки, а в зоне расположения язычковых цветков, частично заменяя собою последние. В этом случае основная корзинка лишается большинства язычковых цветков. В третьем случае дополнительные цветоносы появляются в центре общего цветоложа корзинки, заменяя собою трубчатые цветки. Корзинки, венчающие цветоносы, нередко имеют вид букетов. Все эти случаи аномалий расцениваются как боковая (периферическая), а также центральная пролифериация.

Указанные три типа пролифериации соцветия сложноцветных были индуцированы и в наших опытах у *Cosmos bipinnatus* под воздействием

высоких доз (2000, 3000 р) рентгеноблучения и при обработках высокими концентрациями ГК (0,05%, 0,1%). Образование дополнительных соцветий в пределах корзинки наблюдалось как за счет вновь появившихся боковых цветоносов, так и видоизменения трубчатых цветков. Частота появления подобных видоизменений в последующих поколениях повышалась особенно под действием рентгеноблучения. Появлялись также новые, более совершенные, нормализованные, но коренным образом видоизмененные формы. Среди многочисленных, образующихся за счет видоизменения трубчатых цветков недоразвитых соцветий появлялись вполне оформившиеся и даже частично плодоносящие. Это явление в видоизмененных соцветиях распространялось на все дополнительные соцветия внутри корзинки. В результате этого появлялись сложные зонтиковидные соцветия, напоминающие букеты на одном стебле.

Интересен факт установленного нами в M_6 и M_7 распространения этой пролификации на целые побеги, а иногда и на все растение (рис. 1а, б, в).

В ряде случаев аномальные структуры, возникающие у одного вида, оказываются нормой для других видов этого же рода или даже других родов одного и того же семейства. На основании этих фактов возникает вопрос, не имеются ли среди представителей сложноцветных такие растения, соцветие которых вполне (или отчасти) соответствовало бы описанным тератам. Доказано, что такие соцветия действительно имеются [16], например, у некоторых экземпляров *Aster ibericus* Stev., *Aster amellus* L. В качестве совершенно нормальной структуры встречаются соцветия, несущие как основную, так и боковые корзинки, с той разницей, что у этих растений боковые цветоносы находятся в пазухах верхних листьев главного цветоносного побега, а в аномальных случаях они располагаются в пазухах листочков обертки. Как видим, разница не является принципиальной, так как, во-первых, листочки обертки рассматриваются как сближенные у основания и краев общего цветоложа верхушечные листья цветоносного побега, а, во-вторых, при аномалиях происходит сдвиг боковых цветоносов вниз по стеблю, и, таким образом, имеет место полное смыкание листочков обертки с верхушечными стеблевыми листьями. При сравнении аномальных случаев с нормальными соцветиями очевидны отклонения в их структурах. Соцветия указанных типов у некоторых растений возникают не сразу, а формируются постепенно, в течение одного вегетационного периода. Так, например, у садовых форм хризантем в течение одного сезона обычное моноподиальное соцветие—корзинка—сменяется сложным симподиальным агрегатом. Этим свойством пользуются в практике садоводства, удаляя первый цветок и вызывая ускоренное образование «кроновых» побегов и тем самым создавая обильно цветущие экземпляры.

Эти факты позволяют рассматривать описанные нами аномалии в соцветиях *Cosmos bipinnatus* Cav. не как «уродства» в полном смысле этого понятия, а как реверсии к исходному предковому типу более сложных зонтиковидных соцветий под влиянием мутагенных факторов.



а



б



в

Рис. 1. Видоизменение элементов корзинок у *Cosmos bipinnatus* Cav.
 а) Наверху в центре—нормальное соцветие контроля. В I и II рядах—образование дополнительных соцветий в пределах одной корзинки как за счет вновь появившихся боковых цветоносов, так и видоизменения трубчатых цветков б) Наверху в центре—нормальное соцветие контроля. В I и II рядах—видоизмененные с многочисленными дополнительными недоразвитыми соцветиями корзинки. В III ряду—видоизменившиеся соцветия с нормализованными, иногда плодовитыми дополнительными соцветиями.
 в) Растение *Cosmos bipinnatus* Cav. с видоизмененными сложными зонтиковидными соцветиями.

Таким образом, описанные аномалии представляют собой случаи атакизма.

Более часто встречающимся отклонением под действием рентгеновских лучей в M_2 а под действием ГК главным образом в семенных поколениях при повторных обработках является утрата язычковых цветков в соцветиях. Такие соцветия, особенно с полностью редуцированными язычковыми цветками, приобретали новые формы и в большинстве случаев плодоносили.

У *Cosmos bipinnatus* Cav. обнаружены также случаи срастания двух краев язычковых цветков и превращения их в трубчатые. Это явление также можно отнести к атакизму, поскольку язычковые цветки произошли от трубчатых (рис. 2а, б).

Небезынтересно также явление видоизменения отдельных частей соцветия у *Cosmos bipinnatus* Cav. в зеленую массу, больше напоминающую зеленые листочки.

Наблюдается двухъярусная пролификация соцветий у *Cosmos bipinnatus* Cav. (рис. 3), у которого под воздействием ГК в M_4 обнаружено редкое явление для данного вида: фасциация стебли. Видоизменение соцветий и случаи фасциации стебля под воздействием





6

Рис. 2. Видоизменение язычковых цветков в соцветиях *Cosmos bipinnatus* Cav. а) Утрата язычковых цветков. Наверху в центре—контроль. б) Случай превращения язычкового цветка в трубчатый под воздействием рентгеновских лучей (1500 р).



Рис. 3. Двухъярусная пролификация и видоизменение соцветия у *Cosmos bipinnatus* Cav. в зеленую массу.

рентгеновских лучей встречались и у подсолнечника. Наблюдались случаи фасциации стебля с разветвлением верхушек. Обнаружено соцветие с видоизмененным околоцветником и расчлененными язычковыми цветками одновременно с фасцированным стеблем. У этого аномального соцветия рудиментарные кроющие листья превратились в обыкновенные листья подсолнечника (рис. 4а, б, в). Эти случаи являются атавистическими пре-

вращениями рудиментарных частей соцветия (особенно чашечки) сложноцветных. Несмотря на то, что чашелистики произошли не из современных листьев, а из листьев ацентрального типа, все же они приобретают характерные признаки современных листьев, хотя и более или менее видоизмененных и рудиментарных. Интересны также случаи видоизменения листьев у *Cosmos bipinnatus* Cav. Двоякоперистые ажурные листья сильно изменяются, собираются на верхушках в виде пучков и напоминают сложные соцветия (рис. 5).

Для эволюционной морфологии растений имеет значение не только регрессивный метаморфоз (атавистические уродства), но и метаморфоз прогрессивный. Таковы, например, случаи превращения тычинок в лепестки. Эта трансформация приобретает большое значение для выяснения происхождения венчика (лепестки имеют тычиночное происхождение). Такие превращения являются основой для возникновения форм с махровыми цветками. Под действием используемых нами мутагенов у *Cosmos bipinnatus* наблюдались также отклонения в сторону махровости.

Сильная махровость цветков за счет видоизменения тычинок под действием ГК наблюдалась у двух видов: *Paraver rhoeas* L. и *Dianthus chinensis* L. Появившиеся таким путем сильно махровые формы, которые очень эффективны в декоративном отношении, к сожалению, не всегда завязывали достаточное количество семян, а иногда бывали стерильными.

У *Paraver rhoeas* L. в наших опытах обнаружено другое, заслуживающее внимание отклонение от нормы под действием ГК после трехлетнего хранения семян в M_3 в M_4 : удлинение тычиночных нитей, благодаря которому обеспечивалось самоопыление у этого перекрестноопыляюще-





б



Рис. 4. Явление фасциации стебля: а) фасциация стебля у *Cosmos bipinnatus* Cav. под влиянием ГК. б, в) рентгенмутанты подсолнечника сорта Саратовский карлик. (б—с фасцированным стеблем и утроенной верхушкой, в—с видоизмененным околоцветником и соцветием с расчлененными язычковыми цветками и фасцированным стеблем)

гося вида. Такие видоизмененные цветки под изолятором завязывали семена. Это явление, по-видимому, результат увеличения количества ростовых веществ (очевидно, гиббереллоподобных) в тычинках.



Рис. 5 Видоизменение листьев у *Cosmos bipinnatus* Cav. под воздействием ГК. 1 — контроль.

Результаты некоторых исследований [6, 22, 24] свидетельствуют о том, что при удалении пыльников тычиночные нити лишаются гормонов, необходимых для их роста, а поскольку ГК частично заменяет действие пыльников, то, очевидно, часть этих гормонов представляет собой гиббереллоподобные вещества. Эти исследования доказывают, что ГК вызывает формирование пыльников и нормальной пыльцы даже у безтычиночного мутанта томата. Такие растения оказываются способными к самоопылению.

Как видим, глубокие изменения, происшедшие в обменных процессах и наследственности организма под воздействием рентгеновских лучей и ГК, послужили также причиной нарушения нормального морфогенеза и появления ряда интересных аномальных форм. Частота появления аномалий выше при воздействии рентгеновскими лучами.

Сравнительный анализ индуцированных рентгеновскими лучами и ГК аномалий показал, что в случае с ГК в большинстве своем они не стерильны, а плодovиты. Многие из индуцированных аномалий могут служить ценным материалом при изучении ряда вопросов эволюции изучаемых видов и дают основание предполагать, что прогрессивные изменения в строении цветков и соцветий могут идти в направлении видоизменения некоторых их элементов.

Эти аномалии не исключают также возможности их практического использования, особенно в декоративном цветоводстве, так как даже нежелательные для сельскохозяйственных культур изменения у декоративных видов могут оказаться эффективными и интересными.

Таким образом, экспериментальная тератология является той областью, которая ставит перед исследователями не только вопросы эволюционного, филогенетического истолкования структур, но и проблемы онтогенетики—морфогенеза.

Ереванский государственный университет,
кафедра генетики и цитологии

Поступило 17.IV 1975 г.

Ն. Պ. ԲԵԳԼԱՐՅԱՆ

ՌԵՆՏԳԵՆՆԱՆ ՃԱՌԱԳԱՅԹՆԵՐՈՎ ԵՎ ՀԻՔԵՐԵԼԱԹԹՎՈՎ ՄԱԿԱԾՎԱԾ
ԱՆՈՄԱԼԻԱՆԵՐԸ ԵՎ ՆՐԱՆՑ ՆՇԱՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ ԲԱՐՁՐԱԿԱՐԳ
ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՄՈՐՖՈԳԵՆԵԶԻ ԵՎ ԷՎՈԼՅՈՒՑԻԱՅԻ ՀԱՄԱՐ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Աշխատանքը նվիրված է ռենտգենյան ճառագայթների և հիբերելաթթվի մուտագենն ակտիվության համեմատական ուսումնասիրության պրոցեսում բարձրակարգ մի շարք բուսատեսակների մոտ մակաժված անոմալիաների ուսումնասիրության արդյունքներին:

Անոմալիաներ հայտնաբերվել են գլխավորապես փորձարկված գործոնների բարձր դոզաներով (2000, 3000), կրկնակի ճառագայթահարված և հիբերելաթթվով (0,05, 0,1%) մշակված տարբերակների սերմնային սերունդներում:

Ուշադրության արժանի են Compositae ընտանիքի ներկայացուցիչների՝ *Cosmos bipinnatus* Cav. և *Helianthus annuus* L. մոտ մակաժված անոմալիաների հետաքրքիր տիպերը: Այդ տիպերից են՝ ծաղկափթույթյան առանցքային օրգանների և ցողունի ձևափոխությունը, լեզվակավոր ծաղիկների մասնատվածությունը և ռեդուկցիան, ծաղկափթույթյան, ծաղկի և ծաղկակալի պրոլիֆիկացիան, ծաղկափթույթյան ճյուղավորումը, ծաղիկների բազմապսակաթերթիկությունը, ծաղկափթույթյան առանձին մասերի՝ կանաչ մասսայի վերածումը և այլն:

Ռենտգենյան ճառագայթների և հիբերելինի օգնությամբ մակաժված համանման անոմալիաների համեմատական վերլուծությունը ցույց է տվել, որ հիբերելաթթվով մակաժված անոմալիաներ մեծ մասամբ աչքի են ընկնում ստերիլության բացակայությամբ: Նրանք բոլորը, նույնիսկ ամենաալանդակները, եղել են պտղատու:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бегларян Н. П. Генетика, 6, 9, 1970.
 2. Бегларян Н. П. Цитология и генетика, 6, 1970.
 3. Бегларян Н. П., Аветисян А. В. Цитология и генетика, 3, 1971.
 4. Бегларян Н. П., Аветисян А. В. Биологический журнал Армении, 27, 6, 1974.
 5. Зубов А. А. Бот. журн., 50, 2, 237—240, 1965.
 6. Керсфова М. К., Кисловская Л. В. Уч. зап. (Кабардино-балкарск. ун-т), вып. 23, 137—139, 1966.
 7. Коновалов И. Н. ДАН СССР, 16, 4, 1949.
- Биологический журнал Армении, XXVIII, № 9—2

8. Лебедева Т. И. Бот. журн. 48, 4, 526—536, 1963.
9. Малютин Н. И. Бот. журн., 46, 11, 1969, 1961.
10. Рыжков В. Л. Сб. презид. АН СССР акад. К. Л. Комарову, 1939.
11. Синнот Э. Морфология растений. М.—Л., 1963.
12. Слизик Л. Н. Бот. журн., 49, 9, 1292—1293, 1964.
13. Тахтаджян А. Л. Тр. Ер. Гос. ун-та, 21, 1943.
14. Тутаюк В. Х. Эмбриология махровости покрытосеменных. Изд. Бот ин-та им. В. М. Комарова АН СССР, 1949.
15. Федоров А. А. Сов. Ботаника, 15, 2, 61—74, 1947.
16. Федоров А. А. Бот. журн., 35, 2, 148—161, 1950.
17. Федоров А. А. Бот. журн., 41, 10, 1474—1478, 1956.
18. Федоров А. А. Бот. журн., 43, 2, 290—293, 1958.
19. Шافеев Н. Т. Бот. журн., 46, 4, 579—580, 1961.
20. Harrlson I. H. Phytomorph., 4, 1—3, 1952. †
21. Hus H. Am. Nat. 42. 81—97, 1906.
22. Gryson Richard I., Tepfer Stanford S. Amer. J. Bot. 54, 8, 971—976, 1967.
23. Masters M. T. Pflansen teratologie Leipsig, 1969.
24. Phatak S. C., Wiltwer. S. H. a. o. Nature, 209, 5023, 635, 1966.
25. White D. E. Bot. Rev. 14 (6), 319—358, 1948.
26. White D. E. Ind. Abst. und verer 16, 49—185, 1916.