

В. А. АВАКЯН, А. А. МУРАДЯН, П. А. ГАНДИЛЯН

РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ВЕРОЯТНЫХ ДОНОРОВ ПРИМИТИВНЫХ И КУЛЬТУРНЫХ ВИДОВ РОДА TRITICUM L.

Выявлена высокая радиостойчивость тетра- и гексаплоидных пшениц по сравнению с диплоидными. По определенным показателям отдельные представители выходят за рамки вариабельности, признака, характеризующего данную группу плоидности. В определении радиочувствительности, кроме плоидности, важную роль играют и другие эволюционно сложившиеся свойства генотипа.

Среди всех хлебных злаков род *Triticum* выделяется наибольшим полиморфизмом. Виды этого рода по числу хромосом подразделяются на группы: диплоидные ($2n=14$), тетраплоидные ($2n=28$) и гексаплоидные ($2n=42$). Несмотря на критическое отношение отдельных авторов, в настоящее время можно считать общепризнанным, что из двух геномов (AB) тетраплоидных и трех геномов (ABD) гексаплоидных пшениц первый геном (A) произошел от диплоидных видов рода *Triticum* L., а донором третьего генома (D) большинство исследователей признают одну из форм *Aegilops tauschii* Cosson (*A. squarrosa* pop L.). Вопрос о наивероятных донорах геномов A и B в настоящее время сильно дискутируется [1].

До настоящего времени не существует общего мнения о значении уровня плоидности видов в пределах одного рода в радиационном поражении растений. Исходя из этого мы изучали радиочувствительность вероятных доноров примитивных и культурных видов рода *Triticum* L.

Материал и методика. Изучение связи радиостойчивости с процессами пострадиационного восстановления проводили сопоставлением эффектов облучения при ингибировании кофеином и без него. Были взяты виды и сорта пшениц с различным числом хромосом и с различным происхождением геномов. Всего было 11 форм пшениц и три формы эгилопса (они приводятся в табл. 1).

Воздушно-сухие семена указанных видов облучали рентгеновскими лучами в дозе 7 кр. Часть облученных, а также необлученных семян помещали в 0,2% раствор кофеина, а другую—в воду на 18 час. Семена проращивали в чашках Петри в течение семи дней. Показателями радиочувствительности служили всхожесть семян, угнетение роста проростков, длина главного корня, общая длина и количество всех корней.

Результаты и обсуждение. При обработке 0,2%-ым раствором кофеина угнетения как всхожести, так и дальнейшего роста проростков не наблюдалось. Однако воздействие 0,2%-ым раствором снижало энергию прорастания, особенно при пострадиационном применении (табл. 1).

Таблица 1

Прорастание семян разных видов пшеницы и эгилопса
(разница в днях по сравнению с контролем)

Виды и разновидности	2п	Геном	Облучение	Кофеин	Облуче- ние + ко- феин
<i>T. monococcum</i> L. v. <i>hornemanni</i> Clem.	14	А	0	+1	+1
<i>T. boeotium</i> Boiss. v. <i>albidum</i> Thum.	14	А	0	0	+3
<i>T. urartu</i> Thum. v. <i>binartururti</i> Candil.*	14	А	+1	+3	+3
<i>Ae. speltoides</i> Tausch v. <i>speltoides</i>	14	В	0	0	0
<i>Ae. tauschii</i> Cos. ssp. <i>eusquarrosa</i> Elq.	14	Д	0	0	0
<i>Ae. tauschii</i> Cos. ssp. <i>stragulata</i> Elq.	14	Д	+2	+2	+2
<i>T. dicoccoides</i> Koern. v. <i>spontaneo-villosum</i> Flaks b.	28	АВ	+1	+1	+1
<i>T. dicoccum</i> Schuebl. v. <i>rufum</i> Schuebl.	28	АВ	0	+1	+1
<i>T. araratium</i> Jakubz. v. <i>thum</i> Jakubz.	28	АВ	+3	+3	+3
<i>T. durum</i> Desf. v. <i>coerulea</i> Bayle.	28	АВ	0	+3	+3
<i>T. durum</i> Desf. v. <i>hordeiforme</i> Host.	28	АВ	0	+2	+3
<i>T. spelta</i> L. v. <i>astalbispicatum</i> Dorof.	42	АВД	0	+1	+1
<i>T. aestivum</i> L. v. <i>lutescens</i> Al.	42	АВД	0	+1	+1
<i>T. aestivum</i> L. v. <i>delii</i> Koern.	42	АВД	0	+1	+1

* Вопреки взглядам многих исследователей, Джонсон [2] *T. urartu* считает долом генома В.

Показатели всхожести семян, роста и выживаемости проростков, длины главного корешка приведены на рис. 1, 2.

Обработка облученных семян кофеином заметно снижала всхожесть семян диплоидных пшениц и эгилопса, что особенно сильно выразилось у спельтовидного и скварозного эгилопса.

Для определения эффекта ингибирования важным показателем оказалась выживаемость. Замечено, что в некоторых случаях совместного применения рентгеновских лучей и кофеина проростки не выходили из coleoptily даже на седьмой день после посева, были деформированы и лишены хлорофилла.

Помимо проростков, угнеталась также корневая система. В конечном итоге у всех видов диплоидных пшениц в результате совместного действия облучения и кофеина к 7-му дню погибли все проростки, вследствие торможения роста корешков. Из видов эгилопса самым устойчивым оказался спельтовидный, который имел низкий процент всхожести. Плохой выживаемостью отличались также из тетраплоидных пшениц полба и араратская двузернянка. Гексаплоидные пшеницы, а также разновидности твердой пшеницы имели высокий процент выживших проростков.

Рентгенооблучение значительно подавляло рост проростков диплоидных пшениц, кроме проростков однозернянки и эгилопсов. Обработка облученных семян кофеином очень сильно подавляла проростки всех диплоидных пшениц и эгилопсов. Так, если у диплоидных пшениц в контроле длина проростков равнялась 12,2, 11,8 и 14,0 см, то в случае пострадиационного воздействия кофеина—1,07, 1,15 и 1,63 см соответственно. Значительное уменьшение длины проростков при совместном

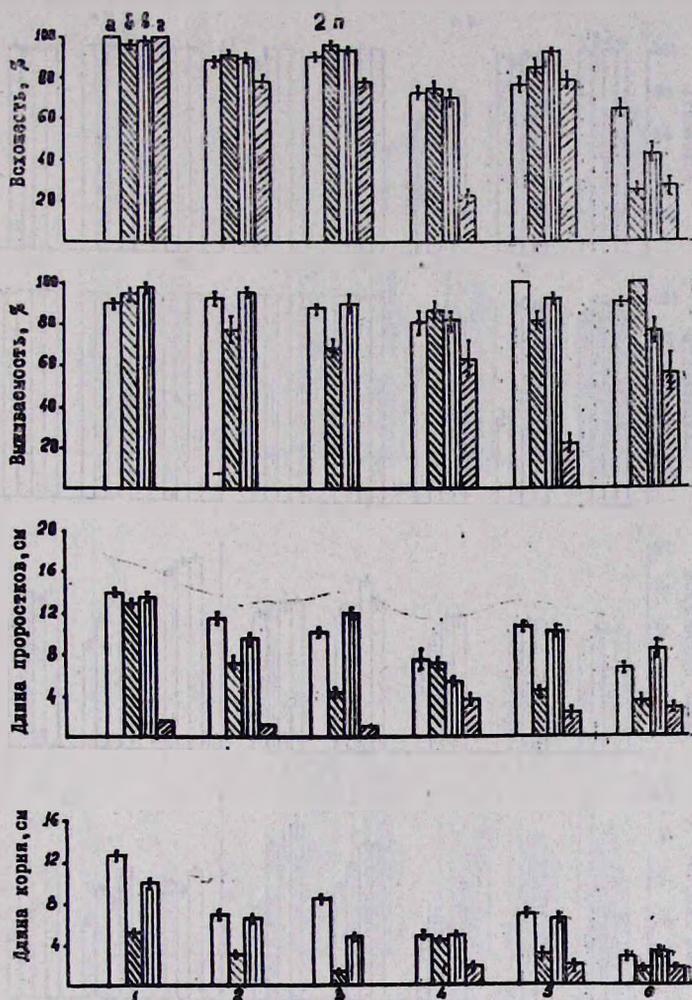


Рис. 1. Влияние рентгенооблучения на диплоидные пшеницы и на эгилопс. Варианты: а—контроль; б—облучение; в—кофеин; г—облучение+кофеин. 1—6—обозначения в табл. 1.

применении рентгенооблучения и кофеина наблюдалось и у тетраплоидов, в том числе у араратской двузернянки и культурной полбы (уменьшение длины проростков у них составило 43,1 и 75,0% соответственно). Некоторое уменьшение длины проростка под влиянием кофеина отмечено у гексаплоидных пшениц.

Длина главного корешка и сумма длины корешков оказались более радиочувствительными признаками, чем длина проростка (рис. 3). У диплоидных пшениц в результате облучения и обработки кофеином полностью деформировалась корневая система. У эгилопсов длина главного корня снижалась с 2,83—7,00 см до 1,78—2,03 см, а общая длина корешков—с 3,90—15,62 до 2,23—4,28 см. Значительное уменьшение длины корешка отмечено у араратской двузернянки и культур-

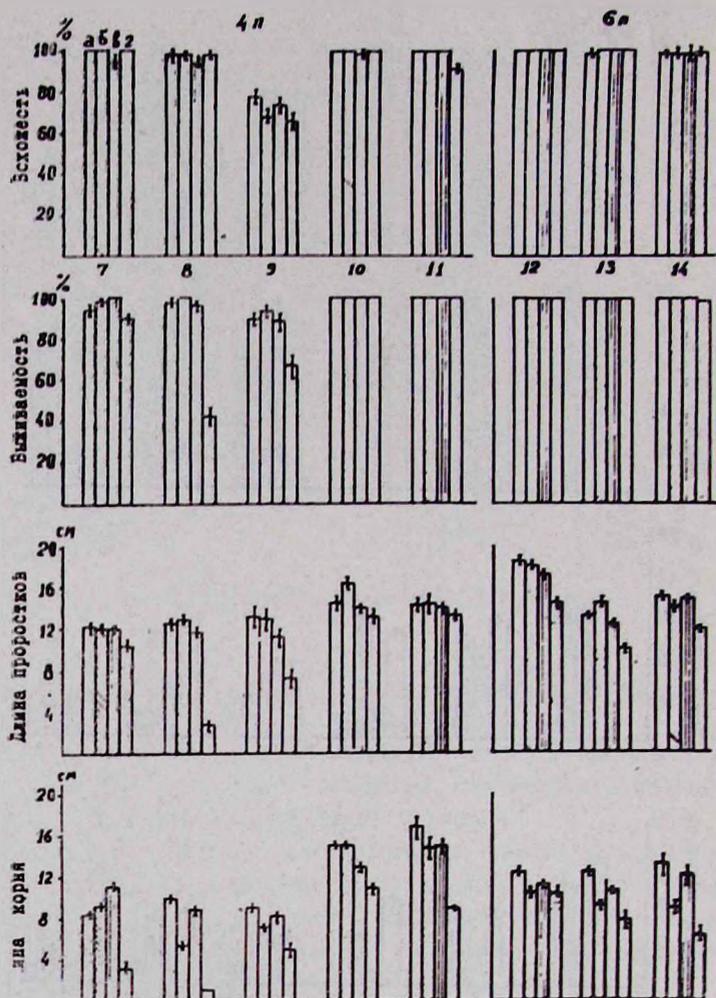


Рис. 2. Влияние рентгенооблучения на тетра- и гексаплоидные пшеницы. Варианты: а—контроль; б—облучение; в—кофеин; г—облучение+кофеин. 7—14—обозначения в табл. 1.

ной полбы, а общей длины корешков, кроме них, и у дикой полбы. тетраплоидных пшениц наибольшую устойчивость в этом отношении проявила твердая пшеница разновидности церулесценс. Из гексаплоидных пшениц наиболее выносливой оказалась спельта, а наиболее чувствительной—мягкая пшеница.

Что касается числа корней разных видов пшеницы и эгилопса, как рентгенооблучение, так и совместное воздействие облучения и кофеина не оказали столь сильного действия как на выживаемость проростков и рост корней. Только у полбы число корешков в контроле составляло 4,91, а при совместном воздействии рентгенооблучения и кофеина—1,57 (рис. 3).

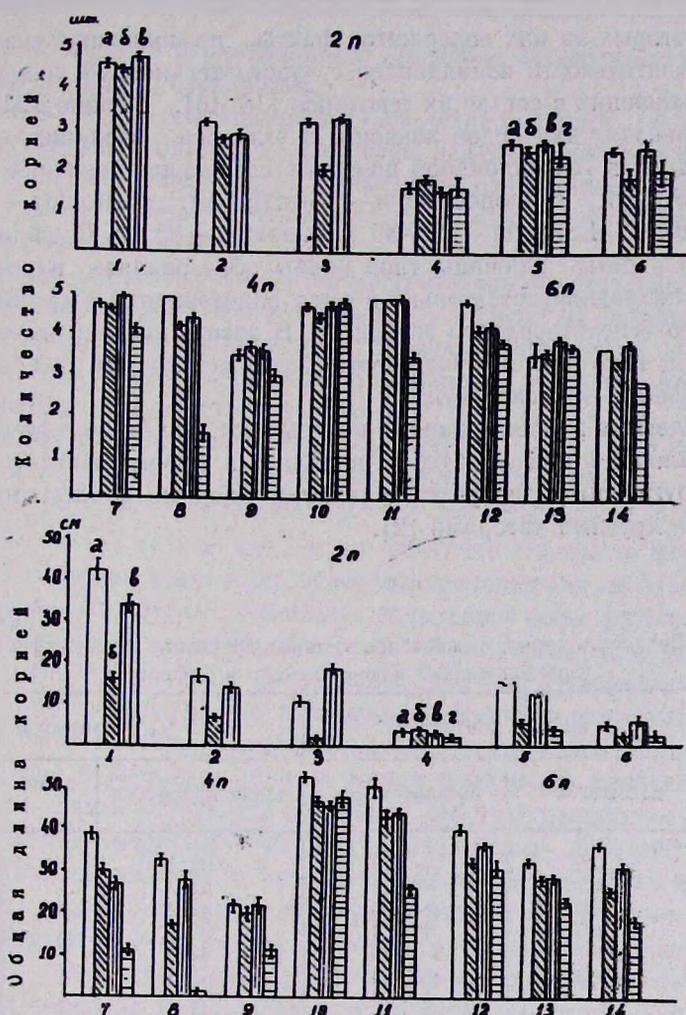


Рис. 3. Влияние рентгенооблучения на пшеницы разной плоидности и эгилос. Варианты: а—контроль; б—облучение; в—кофеин; г—облучение+кофеин. 1—14—обозначения в табл. 1.

Сравнительное изучение начальных ростовых процессов у растений разноплоидных пшениц и у эгилоса, выращенных из облученных семян, показало, что эти формы значительно отличаются по своей радиочувствительности. Наши опыты выявили высокую радиостойкость гексаплоидных и тетраплоидных пшениц и эгилоса. Высокая устойчивость к облучению полиплоидных видов в пределах одного рода была доказана на примере пшеницы, ячменя, ржи, гречихи и других культур [3—7], при этом стимуляция была сильной у полиплоидных видов [8—9].

Однако в последние годы опубликовано много работ о радиочувствительности растений разной плоидности, заключающих в себе известные противоречия [10—14].

В некоторых из них содержатся факты, позволяющие связывать радиочувствительность полиплоидов с чувствительностью хромосомных наборов, входящих в состав их генотивов [15, 16]. Фуджи и Матсумура [16] приводят для видов пшеницы и эгилопса, входящих в состав тетраплоидной и гексаплоидной пшениц, следующие значения летальных доз (LD_{100}): *T. monococcum* — 15—20; *Ae. speltoides* — 30; *Ae. tauschii* — 20; *T. dicoccum* — 25—30 и *T. spelta* — 35 кр. Отсюда видно, что тетраплоидные пшеницы типа полбы образовались в результате скрещивания радиочувствительного вида однопзернянки и сравнительно устойчивого спельтовидного эгилопса. В возникновении гексаплоидных пшениц типа спельты участвовал более устойчивый вид — полба и чувствительный — эгилопс Тауша.

Приведенные в табл. 2 данные показывают, что разные формы пшеницы и эгилопса в пределах одной плоидности значительно отличаются друг от друга по радиочувствительности. Сходные результаты были получены и другими авторами [2].

Таблица 2
Всхожесть семян, выживаемость, длина проростка и корешка
у разнплоидных видов пшеницы и эгилопса

Геном	Разница с контролем		% к контролю	
	всхожесть	выживаемость	длина проростка	длина главного корня
А*	— 4,0	+ 4,0	92,1	40,0
А	+ 8,7	—25,8	62,7	49,1
А	+ 5,5	—26,5	42,2	19,0
В	+ 0,5	+ 6,3	96,0	96,4
Д	+ 9,7	—19,5	42,0	41,4
Д	—40,0	+ 9,4	51,5	65,4
АВ	0	+ 3,9	99,2	110,8
АВ	0	+ 2,0	104,1	58,0
АВ	—11,6	+ 4,4	98,4	81,2
АВ	0	0	113,2	100,0
АВ	0	0	101,4	88,2
АВД	0	0	96,7	84,5
АВД	+ 2,0	0	120,9	74,9
АВД	— 0,7	0	92,6	67,4

* Обозначения в табл. 1.

Поэтому существующее в литературе объяснение близкой радиочувствительности тетра- и гексаплоидных пшениц только на основании их плоидности [18] не соответствует полученным данным. Несмотря на одинаковую плоидность различных тетраплоидных, так и гексаплоидных форм, они могут отличаться по радиочувствительности. Следовательно, высокая устойчивость полиплоидов обусловлена не только плоидностью, но и гибридно-гетерозиготной природой их, эволюционно сложившейся под влиянием факторов среды. Поэтому по радиочувствительности некоторых показателей отдельные представители таксона

выходят за пределы variability признака, характеризующего в целом данную группу пloidности.

По показателю высоты проростков тетраплоидные пшеницы, особенно культурные формы, в отношении радиочувствительности близки к гексаплоидным пшеницам, а культурная однозернянка по этому же показателю не уступает некоторым представителям тетраплоидных и гексаплоидных пшениц.

Следует отметить, что радиочувствительность отдельных форм в значительной степени зависит также от степени их окультуривания. Так, по показателям выживаемости и высоты проростков дикие представители диплоидов значительно отличаются от культурной однозернянки повышенной чувствительностью.

По показателям всхожести, выживаемости, длины проростка и корешков наибольшей устойчивостью характеризуются из диплоидных пшениц культурная однозернянка, а из эгилопсов—спельтовидный.

Обращает на себя внимание тот факт, что отдельные формы в пределах одного вида могут быть более чувствительными по одним признакам и менее—по другим. Угнетение начального роста растений не всегда коррелирует с их выживаемостью. Механизмы устойчивости разных органов и признаков, по-видимому, разные. Например, рост корней угнетается больше, чем проростков. Причина может быть в том, что клеточные деления в корешках начинаются раньше, чем в проростках, поэтому в корешках раньше может проявиться инактивация ферментных систем в результате облучения. Об этом свидетельствует большее угнетение корешков при пострadiационном действии кофеина. Кроме того, распределение мутагенных клеток в различных меристемах зародыша неодинаково, их значительно больше в меристеме корешка, чем в верхушечной меристеме. Меристема корней к мутагенному воздействию значительно чувствительнее верхушечной меристемы. Навашин и Герасимова [19], впервые описавшие это явление, предполагают, что клетки обоих меристем различаются физиологически, так как в процессе эволюции отбор действовал в направлении повышенной устойчивости надземных частей, которые труднее регенерируют, чем корни, и находятся в более изменчивых и неблагоприятных условиях среды. Отсюда следует, что оценку чувствительности растений к действию мутагенных факторов необходимо проводить не одним критерием, а совокупностью многих показателей.

Таким образом, по всхожести семян, выживаемости растений и ростовым процессам радиочувствительность групп пшениц с разной пloidностью и эгилопса располагается в убывающем порядке от гексадо диплоидов, при условии усреднения данных показателей в пределах каждой группы. Если же рассматривать значения показателей по отдельным представителям, входящим в эти группы, то чувствительность их в большинстве случаев выходит за пределы среднего показателя по группе. Пloidность является одним из основных, но не единственным фактором, определяющим реакцию растений на облучение. В опреде-

лепни чувствительности играют важную роль и другие факторы генотипа, эволюционно сложившиеся под влиянием условий произрастания.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР, Армянский сельскохозяйственный институт Поступило 30.IV 1976 г.

Վ. Ա. ԱՎԱԳՅԱՆ, Ա. Հ. ՄՈՒՐԱԴՅԱՆ, Պ. Ա. ՂԱՆԻԿՅԱՆ

TRITICUM L. ՅՆՂԻ ՊՐԻՄԻՏԻՎ ԵՎ ԿՈՒԼՏՈՒՐԱԿԱՆ
ՏԵՍԱԿՆՆՐԻ ՀԱՎԱՆԱԿԱՆ ԳՈՆՈՐՆՆՐԻ ՌԱԿՆՈՋԳԻՍՆՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Տարբեր քրոմոսոմային հավաք ունեցող ցորենների և էդիլոպաների ռադիոզդայնության համեմատական ուսումնասիրությունը բացահայտել է տետրա- և հեքսապլոիդ ցորենների և էդիլոպաների, ինչպես նաև՝ դիպլոիդ ցորենների և էդիլոպաների բարձր պայնությունը սերմերի ծլունակության և աճման պրոցեսների ընթացքում:

էդիլոպաներից ավելի կայուն է *Ac. speltoides*-ը, որը ըստ երևույթին, նպաստում է տետրա- և հեքսապլոիդ ցորենների ռադիոկայունության բարձրացմանը: Դրա օգտին է խոսում տետրա- և հեքսապլոիդ ցորենների միջև ռադիոպայնության աննշան տարբերությունները: Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ միևնույն պլոիդության սահմաններում տարբեր տեսակի ցորեններ տարբերվում են իրենց ռադիոզդայնությամբ: Հետևաբար, պլոիպլոիդների բարձր կայունությունը պայմանավորված է ոչ միայն պլոիդությամբ, այլ նաև նրանց հիբրիդո-հետերոզիգոտային թնույթով, ձևավորված էվոլյուցիայի ընթացքում արտաքին պայմանների ազդեցությամբ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. 7, 1971.
2. Johnson B. L. Can. J. Genet. Cytol., 17, 1975.
3. Бреславец Л. П. ДАН СССР, 120, 2, 1958.
4. Мансурова В. В., Сахаров В. В., Хвостова В. В. Бот. журн., 43, 7, 1953.
5. Сахаров В. В. Сб. Полиплоидия у растений, 5, 52, 1962.
6. Sparrow A. H., Sparrow R. N., Thompson K. H. Bot. suppl. 5, 1011, 1961.
7. Sparrow A. H., Underbrink A. G., Sparrow R. C. Radial Res., 32, 4, 915, 1967.
8. Изможеров Н. А., Изможерова Е. П. Сб. Полиплоидия и селекция, М.—Л., 1965.
9. Palenzona D. L. Proc., IAEA, Int. Conf. Karlsruhe, Vienna, 1961.
10. Володин В. Г. Сб. Экспериментальный мутагенез, Минск, 50, 1967.
11. Matsumura S. T., Fujii T., Kondo. Wheat Information service, 7, 1971.
12. Matsumura S. T., Mitsuja N. Genetics Japan, 10, 142, 1959.
13. Natarajan A. T., Sikka S. M., Swaminathan M. S. Int. Conf. PUAE, 27, Geneva. Proc. 11, 1958.
14. Sarte M. IAEA, Vienna, 103, 1961.
15. Преображенская Е. И. ДАН СССР, 177, 1, 243, 1967.
16. Fujii T., Matsumura S. Genetics Japan, 10, 143, 1959.
17. Валева С. А., Гаина Л. В. Сб. Индуцированный мутагенез растений, Таллин, 32, 1972.
18. Орав Т. А., Шангин-Березовский Г. Н., Орав И. С. Радиационный мутагенез и модифицирующие его условия. Таллин, 1972.
19. Навашин М. С., Герасимова Е. Н. Биологический журнал, 4, 4, 1935.