

О ЧАСТОТЕ ХЛОРОФИЛЬНЫХ МУТАНТОВ В СЕМЬЯХ M_2 У ЯЧМЕНЯ

Р. С. БАБАЯН, А. Т. МКРТЧЯН, А. М. ГАСПАРЯН

Приводятся данные о частоте хлорофильных мутаций в мутантных семьях M_2 и подсемьях M_3 , которая в определенной степени зависит от условий проращивания семян. Дисперсия частоты мутаций носит случайный характер, не выходит за пределы теоретически ожидаемых колебаний и поэтому не может быть критерием для определения числа инициальных клеток, участвующих в образовании колосьев M_1 .

Ключевые слова: ячмень, хлорофильные мутации.

В экспериментальном мутагенезе растений одним из информативных показателей является частота мутантных гомозигот в мутантных семьях или соотношение нормальных и мутантных растений во втором и последующих поколениях. Известно, что частота гомозиготных особей, носящих индуцированные рецессивные мутации, как правило, бывает ниже теоретически ожидаемого уровня. На частоту мутантных гомозигот в мутантных семьях оказывает влияние ряд факторов: соматический и гаметический отборы, выживаемость на разных этапах онтогенеза, влияние генотипа и окружающей среды на проявление мутантного гена и т. д. Еще в 1927 г. Тимофеев-Ресовский ввел термин «пенетрантность» для обозначения частоты или вероятности фенотипического проявления гена [7]. Если в популяции все особи носят данный ген, то пенетрантность определяется по проценту тех особей, у которых он фенотипически проявляется.

В исследованиях по мутагенезу растений важное значение имеет выяснение вопроса о влиянии внутренних и внешних факторов на проявление, отбор и концентрацию мутаций в онтогенезе и в поколениях, относительно чего к настоящему времени имеется много интересных данных. Так, Хензель [14] показал, что частота хлорофильных мутаций зависит от температурных условий проращивания семян M_2 . Аналогичные результаты получил Шапгин-Березовский [9]. В ряде работ показано, что дополнительное воздействие на семена M_2 физиологически активными соединениями способствует повышению частоты хлорофильных мутаций [8, 10, 12]. По данным других авторов [4], обработка семян M_2 после рентгеновского облучения сланцевыми ростовыми веществами или гидразинхлоридом вызывает достоверное повышение частоты хлорофильных и морфологических мутаций у ячменя и пшеницы. Это явление именуется авторами «эффектом выявления». Аналогичные данные получены на сое [5].

В большинстве случаев частота мутантных гомозигот в мутантных семьях второго поколения бывает ниже теоретически ожидаемого уровня (1:3, или 25%). На основании подобных данных Гауль [3, 15], а в дальнейшем и ряд других исследователей [6, 13, 16] пришли к заключе-

нию, что в формировании генеративных органов зерновых, в частности колосьев ячменя, участвует больше одной инициальной клетки.

В настоящей работе обобщены экспериментальные данные о частоте и соотношении хлорофильных мутаций у некоторых сортов и линий культурного ячменя при различных мутагенных воздействиях и выращивании второго поколения в полевых и тепличных условиях.

Материал и методика. В опытах использовались семена некоторых сортов и линий озимого ячменя. M_3 поколение изучено также у сорта ярового ячменя Нуганс 115. Семена обрабатывались 0,015- и 0,02%-ным водными растворами этиленimina (ЭИ) в течение 16—18 ч и азидом натрия (АН)—0,001 М раствор в фосфатном буфере, подкисленный фосфорной кислотой, при pH 3, в течение 3 ч, после предварительного замачивания в воде в течение 16—18 часов. В отдельных опытах семена обрабатывались обоими мутагенами последовательно. Применялись также различные модификации способов обработки. Для выявления мутаций второе поколение высевалось семьями (колосьями M_1), как в полевых, так и тепличных условиях. Учитывались количество посеянных семян в каждой семье, число семей с мутациями, количество мутантных и нормальных проростков в мутантных семьях. Часть мутантных семей M_2 размножалась дальше. Они были посеяны отдельными растениями (подсемьями) для выявления гетерозиготных по мутации растений по ранее описанной методике [1, 2].

Результаты и обсуждение. Анализ достаточно большого экспериментального материала (851 мутантных семей, больше 15 тыс. растений) показал, что средняя частота хлорофильных мутаций в мутантных семьях в определенной степени зависит от всхожести посеянных семян (табл. 1). Коэффициент корреляции между этими показателями, по полученным данным, составляет 0,97. Частота мутантных сеянцев как по сортам, так и в среднем существенно ниже теоретически ожидаемого уровня (25%). Отметим, что в полевых условиях средняя всхожесть семян у мутантных семей составляла 60,4%.

Таблица 1
Соотношение мутантных проростков в мутантных семьях M_2 при посеве в поле

| Сорт, мутаген | Количество семей | Количество посеянных семян | Число проросших семян | % проросших | Число мутантов | % мутантов | χ^2 |
|-----------------|------------------|----------------------------|-----------------------|-------------|----------------|------------|----------|
| Арарати 7, ЭИ | 32 | 974 | 551 | 55,6 | 88 | 15,97 | 23,95 |
| Персикум 64, ЭИ | 27 | 455 | 330 | 72,5 | 64 | 19,39 | 5,33 |
| АК—6, ЭИ | 18 | 548 | 314 | 57,3 | 47 | 14,97 | 16,85 |
| Всего | 77 | 1977 | 1195 | 60,4 | 199 | 16,65 | 14,40 |

В табл. 2 приведены данные о соотношении мутантных и нормальных сеянцев в 534-х семьях M_2 из разных сортов при различных способах обработки мутагенами в M_1 . Всхожесть семян в условиях теплицы, по сравнению с полевой, значительно выше и составляет в среднем 82%. Несмотря на достаточно широкую вариабельность по сортам и в зависимости от способа обработки (12,2—28,8%), средняя частота мутантных сеянцев существенно выше, чем в полевых условиях, и составляет 17,36%.

Соотношение мутантных семян у мутантных семей M_2 при посеве в теплице

| Сорт, мутаген | Количество семей | Количество посеянных семян | Число проросших | % проросших | Число мутантов | % мутантов | χ^2 |
|-------------------------------------|------------------|----------------------------|-----------------|-------------|----------------|------------|----------|
| Тибаут, ЭИ, 18 ч + АН | 24 | 246 | 211 | 85,8 | 44 | 20,85 | 1,93 |
| Тибаут, ЭИ, 2 ч + АН | 27 | 318 | 235 | 73,9 | 54 | 22,98 | 0,51 |
| Тибаут, АН + ЭИ, 3 ч | 31 | 376 | 288 | 76,6 | 64 | 22,22 | 1,18 |
| Тибаут, ЭИ, 6 сут | 9 | 169 | 119 | 70,4 | 15 | 12,60 | 9,75 |
| Тибаут, АН, 6 сут | 28 | 371 | 258 | 69,5 | 60 | 23,25 | 0,42 |
| Тибаут, АН 3 сут + ЭИ, 3 сут | 36 | 326 | 257 | 78,8 | 74 | 28,79 | 1,97 |
| Тибаут, ЭИ, 3 сут + АН, 3 сут | 35 | 673 | 560 | 83,2 | 105 | 18,75 | 11,67 |
| Арарати 7, ЭИ | 36 | — | 820 | — | 162 | 19,76 | 12,03 |
| Персикум 64, ЭИ | 15 | — | 195 | — | 56 | 28,72 | 1,44 |
| Персикум 64 × Арарати 7, F_2 , ЭИ | 47 | — | 719 | — | 153 | 21,28 | 5,31 |
| М-160, ЭИ | 8 | — | 303 | — | 37 | 12,21 | 26,43 |
| АК-6, ЭИ | 11 | — | 135 | — | 21 | 15,56 | 6,42 |
| Калер, АН | 54 | 2167 | 1781 | 82,2 | 282 | 15,83 | 79,59 |
| Калер, ЭИ | 24 | — | 683 | — | 123 | 18,08 | 17,80 |
| Завет 3, АН | 67 | — | 2143 | — | 323 | 15,07 | 112,67 |
| Арарати 7, АН | 60 | 1686 | 1396 | 82,8 | 207 | 14,83 | 77,03 |
| Пяллидум местный, АН | 22 | 879 | 807 | 92,8 | 114 | 14,13 | 50,89 |
| Всего | 534 | — | 10910 | 82,0 | 1894 | 17,36 | 339,60 |

Второе поколение указанных в табл. 1 сортов было выращено и в теплице (табл. 2). Средняя частота по этим сортам в поле составляла 16,65, а в теплице—21,35%. Сравнивая соответствующие данные табл. 1 и 2 можно заключить, что с повышением всхожести семян повышается и частота хлорофильных мутаций в мутантных семьях, приближаясь к теоретически ожидаемому уровню.

Очевидно, что в M_3 все клетки гетерозиготных растений—носители мутаций, следовательно, соотношение мутантных и нормальных растений должно строго соответствовать ожидаемому—1:3. Но здесь тоже частота мутантных семян в подсемействах проявляется с той же закономерностью, как в семьях M_2 . Соответствующие данные приведены в табл. 3. В M_3 соотношение гетерозиготных по мутации и гомозиготных по нормальному (дикому) типу растений в поколениях мутантных семей M_2 должно быть 2:1, или 63%. Полученные данные в среднем соответствуют этому соотношению, хотя и здесь колебания от среднего достаточно широкие—40,0—90,0%, что и следовало ожидать исходя из малочисленности отдельных выборок (подсемей в семействах M_2).

Средняя частота мутантных семян в поколении гетерозиготных подсемей составляет 22,7%, т. е. еще больше приближается к теоретически ожидаемой, причем здесь этот показатель в отдельных подсемьях колеблется, хотя и не в таких, как в M_2 , но все же в достаточно широких пределах (18,9—28,1%). В этом поколении число инициальных клеток уже не может влиять на соотношение мутантных и нормальных семян, поскольку все клетки растений гетерозиготны по мутации.

Таким образом, чем выше прорастаемость семян в мутантных семьях M_2 и подсемьях M_3 , тем выше средняя частота семян мутантного фенотипа.

Соотношение мутантных проростков у гетерозиготных подсемей M_3 при посеве в теплице и рулонах

| Сорт, мутаген, № мутантной семьи | Число рас- тений в семьях M_2 | Из них ге- терозигот- ных | % гетеро- зигот | Число про- ростков | % пророс- ших | Число му- тантов | % мутан- тов | χ^2 для ге- терозигот | χ^2 для му- тантов |
|-------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------|--------------------|-----------------------|------------------|---------------------|-----------------|-------------------------------|----------------------------|
| М-160, ЭИ, 18 | 19 | 12 | 63,2 | 224 | 93,3 | 50 | 22,32 | 0,08 | 2,22 |
| М-160, ЭИ, 56 | 15 | 13 | 86,7 | 238 | 91,5 | 45 | 18,91 | 2,70 | 8,20 |
| М-160, ЭИ, 84 | 10 | 6 | 61,0 | 86 | 95,5 | 20 | 23,25 | 0,47 | 0,37 |
| Орион, ЭИ | 15 | 6 | 40,0 | 110 | 91,7 | 24 | 21,88 | 0,30 | 1,60 |
| Нутанс 115, ЭИ, 4 | 21 | 13 | 61,9 | 239 | 91,9 | 57 | 23,85 | 0,21 | 1,31 |
| Нутанс 115, ЭИ, 10 | 30 | 11 | 33,3 | 199 | 90,5 | 56 | 28,14 | 12,15 | 0,02 |
| Нутанс 115, ЭИ, 11 | 11 | 5 | 45,5 | 86 | 86,0 | 14 | 16,28 | 0,39 | 6,45 |
| Нутанс 115, ЭИ, 14 | 8 | 4 | 50,0 | 68 | 85,0 | 19 | 27,94 | 2,67 | 0,07 |
| Нутанс 115, ЭИ, 15 | 13 | 9 | 69,2 | 136 | 75,5 | 27 | 19,85 | 0,04 | 2,26 |
| Нутанс 115, ЭИ, 18 | 10 | 9 | 90,0 | 168 | 93,3 | 38 | 22,62 | 2,44 | 0,51 |
| Нутанс 115, ЭИ, 24 | 21 | 17 | 80,9 | 311 | 91,5 | 64 | 20,58 | 1,93 | 3,35 |
| Нутанс 115, ЭИ, 25 | 16 | 9 | 56,2 | 147 | 81,7 | 29 | 19,73 | 1,16 | 2,35 |
| Нутанс 115, ЭИ, 31 | 9 | 6 | 66,7 | 107 | 89,2 | 30 | 28,03 | 9,00 | 0,44 |
| Нутанс 115, ЭИ, 45 | 20 | 13 | 65,0 | 239 | 88,5 | 62 | 26,96 | 0,2 | 0,58 |
| Нутанс 115, ЭИ, 47 | 22 | 14 | 63,6 | 249 | 88,9 | 55 | 22,09 | 0,69 | 1,05 |
| Всего | 240 | 147 | 61,25 | 2598 | 89,3 | 590 | 22,71 | 3,17 | 7,27 |

Широкая вариабельность соотношений мутантных и нормальных семян в разных семьях наводит на мысль о неодинаковом числе инициальных, или «генетически эффективных», клеток, дающих начало колосьям в M_1 (семьям M_2). Действительно, указанное соотношение колеблется в достаточно широких пределах, причем такая вариабельность проявляется больше в полевых условиях, чем в тепличных, и меньше всего в подсемьях M_3 . Но при этом пределы изменчивости почти всегда одинаковые—от 5 до 50% и больше мутантных семян. Тем не менее эти колебания не выходят за пределы доверительных интервалов. Об этом свидетельствуют данные табл. 4, в которой каждые 100 мутантных семей M_2 , выращенных в поле и теплице, а также подсемей M_3 , выращенных в теплице и в рулонах, распределены по частоте мутантных семян (в процентах от проросших). Как видно из этих данных, указанное распределение отмеченных трех групп имеет одинаковый характер.

Таблица 4

Распределение семей по частоте мутантных семян в зависимости от условий выращивания и поколения, %

| Поколение и условия выращивания | % мутантных проростков | | | | | | | | |
|------------------------------------|------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-----|
| | <10 | 10,1— 15 | 15,1— 20 | 20,1— 25 | 25,1— 30 | 30,1— 35 | 35,1— 40 | 40,1— 50 | >50 |
| M_2 в поле | 28 | 28 | 21 | 10 | 9 | 9 | 1 | 3 | 1 |
| M_2 в теплице | 17 | 22 | 15 | 16 | 3 | 6 | 5 | 13 | 3 |
| M_3 в теплице | 16 | 12 | 22 | 20 | 13 | 7 | 6 | 3 | 1 |

Если колебания в M_2 можно объяснить допущением об участии больше одной клетки в формировании колосьев M_1 , то это исключается в

отношении подсемей M_3 . Кроме того, с этой точки зрения совершенно необъяснимы колебания за пределы 25%. Следовательно, они являются случайными. Так, доверительные границы для выборок $n=20, 30$ или 50 (число семян в семьях-колосьях) при среднем показателе 25% и высоком (0,99) уровне значимости находится в пределах 4—51, 10—52 и 11—43%, что на самом деле имеет место.

Таким образом, анализ достаточно большого количества данных о соотношении мутантных и нормальных сеянцев в семьях M_2 и M_3 свидетельствует о сравнительно низкой жизнеспособности (в фазе семян и проростков) гомозиготных по хлорофильным мутациям семян. Это, по-видимому, и обуславливает возможность изменения частоты проявления мутаций в M_2 дополнительными воздействиями. Базой для таких изменений являются различия в реакциях к данному фактору у мутантных и нормальных семян и растений. При помощи таких воздействий в M_2 , по всей вероятности, можно дополнительно выявить мутантные семьи, а также повысить частоту мутантных сеянцев в семьях-носителях. Верхний предел такого повышения, несомненно, будет теоретически ожидаемым уровнем—1:3, или 25% мутантных сеянцев.

Из-за малочисленности семян в семьях M_2 (колосьях M_1) невозможно на основании соотношения мутантных и нормальных сеянцев определить число инициальных, или, как их часто называют, генетически эффективных клеток, участвующих в образовании генеративных органов (колосьев). Кроме того, на частоту и соотношение хлорофильных мутаций, как ранее было отмечено одним из авторов настоящей статьи [15], может повлиять характер двойного (ядерного и пластидного) контроля образования и функционирования хлоропластов.

Научно-исследовательский институт земледелия
МСХ Армянской ССР, Эчмиадзин

Поступило 23.VII 1982 г.

ԳԱՐՈՒ Մ₂ ԸՆՏԱՆԻՔՆԵՐՈՒՄ ՔԼՈՐՈՖԻԼԱՅԻՆ ՄՈՒՏԱՆՏՆԵՐԻ ՀԱՃԱԽԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ռ. Ս. ԲԱՐԱՅԱՆ, Ա. Թ. ՄԿՐՏՉՅԱՆ, Ա. Մ. ԿԱՍՊԱՐՅԱՆ

Հոդվածում բերված են տվյալներ U_2 քլորոֆիլային մուտանտ ընտանիքներում, ինչպես նաև ըստ մուտացիաների հետերոզիգոտ U_3 ենթաընտանիքներում, մուտանտ և նորմալ բույսերի քանակական հարաբերակցությունների վերաբերյալ:

Տարբեր պայմաններում (դաշտային, ջերմոցային, լաբորատոր) աճեցված ընտանիքների մուտացիաների հաճախականությունը տարբեր է: Մուտացիաների տատանումները կրում են զուտ պատահական բնույթ և չեն գերազանցում տատանումների տեսականորեն հնարավոր սահմանները: Հետևաբար, մուտանտ ընտանիքներում մուտանտ և նորմալ ծիլերի փոխհարաբերությունը չի կարող լինել վստահելի չափանիշ U_3 -ում հասկերի կազմավորմանը մասնակցած սկզբնական կամ ինիցիալ բջիջների քանակի համար: Այդպիսի հետևությունը հաստատվում է նաև համեմատական սահմաններում U_2 և U_3 ընտանիքներում մուտանտ և նորմալ ծիլերի հարաբերակցությունների տատանման տվյալներով:

ON THE FREQUENCY OF CHLOROPHYLL MUTANTS IN M_2 FAMILIES OF BARLEY

R. S. BABAYAN, A. T. MKRTCHIAN, A. M. GASPARIAN

It has been shown that the frequency of chlorophyll mutations in families M_2 and M_3 changes in dependence of the growing conditions (field, warm-house, laboratory). The ratio of normal and mutant seedlings greatly fluctuates and cannot be a criterion for the quantity of initial cells which have taken part in the formation of spikes of M_1 . The frequency of mutations displays similar changes in families M_2 and M_3 . It has casual nature and does not exceed theoretically possible limits of fluctuation.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабаян Р. С., Айрапетян Р. Б., Саакян М. А. Генетика, 12, 2, 154, 1976.
2. Бабаян Р. С., Айрапетян Р. Б., Саакян М. А. Генетика, 13, 6, 973, 1977.
3. Гауль Х. Агробиология, 5, 775, 1965.
4. Прийлинн О., Шнайдер Т., Орав Т. Исследования по химическому мутагенезу у с/х растений. Таллин, 1976.
5. Сичкар В. И. Генетика, 17, 12, 2185, 1981.
6. Тарасенко Н. Д. Экспериментальная наследственная изменчивость у растений. Новосибирск, 1980.
7. Чекалин Н. М. Сб. Практика химического мутагенеза. 138, М., 1971.
8. Шангин-Березовский Г. Н. Тр. Ин-та генетики, 32, 81, М., 1965.
9. Шангин-Березовский Г. Н. Сб. Мутационная селекция. 289, М., 1968.
10. Шангин-Березовский Г. Н. Сб. Адаптация и рекомбиногенез у культурных растений. Тез. докл., 48, Кишинев, 1979.
11. Шангин-Березовский Г. Н., Орав Т. А. Сб. Химический мутагенез и создание селекционного материала. 134, М., 1972.
12. Шевченко В. В., Гриних Л. И. Химерность у растений. М., 1981.
13. Hansel H. Zeitsehr. fur Vererb., 91, 3, 358, 1960.
14. Gaul H. Flora, 147, 207, 1959.
15. Li S. L., Redei G. P. Radiat. Bot., 9, 2, 125, 1969.
16. Tlomejev-Resovsky N. V. Genetics, 12, 128, 1927.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVI, № 5, 1983

УДК 595.7.082

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ПОДХОД К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ПОТРЕБНОСТИ НАСЕКОМЫХ В ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ ПРИ ИСКУССТВЕННОМ РАЗВЕДЕНИИ

Г. Г. ХАЧАТРЯН, Г. Х. АЗАРЯН

Определены оптимальная плотность воспитания гусениц гроздевой листовертки, при которой на их выращивание расходуется минимальное количество питательной среды, и количество питательной среды, потребляемой гусеницами непосредственно в качестве пищи. Показано, что минимальное количество питательной среды, необходимое для нормального развития гусениц, намного больше того, которое они используют в качестве пищи.

Ключевые слова: гроздевая листовертка, насекомые.