

10. Магакьян А. К. Растительность Армянской ССР. Ереван, 1941.
11. Научное наследие, 5. Николай Иванович Вавилов (по инициативе наследия 1911—1922 гг.), М., 1980.
12. Поповский Марк. Литературная Армения, 1, 2, 1968.
13. Столетова Е. А. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 2, 3, 1, 1930.
14. Троицкий Н. А. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 5, 1, 1932.
15. Туманян М. Г. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 19, 1, 1928.
16. Туманян М. Г. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 22, 2, 1929.
17. Туманян М. Г. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 24, 2, 1930.
18. Туманян М. Г. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 5, 2, 1934.
19. Федоров Ан. А. Слово участника. В кн.: Рядом с Н. И. Вавиловым, М., 1973.
20. Якубцинер М. М. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 5, 1, 1932.

Поступило 4.IX 1987 г.

Биол. ж. Армения, т. 40, № 11, 895—902, 1987

УДК 581.154:575.24

## ГИБРИДИЗАЦИЯ И РАДИАЦИОННЫЙ МУТАГЕНЕЗ

В. А. АВАКЯН

Институт земледелия Госагропрома Армянской ССР, лаборатория генетического мониторинга, Ереван

Установлена специфическая реакция гибридов пшеницы и кукурузы и их исходных форм к рентгенооблучению. Гибриды значительно превосходят исходные формы по устойчивости и частоте мутаций. Они выделяются также спектром мутационной изменчивости.

Միջուկային և շարժիչ և էպիպլազմային ռեբրդների ազդեցության ներքո ստացված և մուտացիոն փոփոխականության մուտամուտացիոն արդյունքները: Ցույց է արված Օրբելիների և իրենց էպիկետային ձևերի յուրահատուկ ունակցիան ոճնազենաձևապայմանարման նկատմամբ: Հիբրիդները զգալիորեն զերազանցում են էպիկետային ձևերին մուտացիոն փոփոխականության ճանաչականությամբ, նրանք տարբերվում են նաև մուտացիոն փոփոխականության լայն սպեկտրով:

Քննարկվում է բույսերի ռեբրդիզացիայի և սպորացիոն մուտացիոնների զուգակցիան մեթոդը:

Specific reaction of hybrids and their initial forms to ionizing radiation has been established. Hybrids greatly surpass initial forms by the frequency of mutations. They are also distinguished by the spectrum of mutation variability.

Ключевые слова: радиационный мутагенез, гибрид, мутации.

Количественные и качественные различия в формообразовательном процессе при индуцированном мутагенезе растений в значительной степени зависят от генотипических особенностей исходного материала. Это положение выдвинуло проблему, направленную на разработку научных принципов сочетания методов гибридизации и индуцированного мутагенеза. Ее успешное решение должно было базироваться на предварительном изучении радиочувствительности гибридов и  $M_1$ , анализе частот мутаций в  $M_2$  и последующем определении связей между комбинативной и мутационной изменчивостью.

Впервые на высокую частоту спонтанных и индуцированных мутаций гибридных сортов ячменя указал Густафссон [16]. Однако рабо-

ты в этом направлении в дальнейшем велась в основном с константными гибридами, что не могло не ограничить частоту и спектр мутационной изменчивости. Только в некоторых исследованиях были использованы гибридные семена первого и второго поколений [1, 5, 18].

Мы ставили задачу изучить радиочувствительность и мутационную изменчивость гибридов пшеницы, ячменя, кукурузы и табака. В работе приводятся результаты исследований на пшенице и кукурузе.

*Материал и методика.* Облучали семена первого поколения межсортовых гибридов пшеницы и межлинейных гибридов кукурузы, гетерозиготных по маркерным признакам. Чувствительность гибридов и исходных форм к рентгеновским лучам изучали в  $M_1$ . В  $M_1$  выделяли также морфолы и химерные растения и проверяли наследование в  $M_2$ . Цитогенетический анализ структурных изменений хромосом проводили на временных ацетокарминовых препаратах анафазным методом. Выделение мутантов и идентификацию признаков осуществляли в  $F_2M_2$ . Наследование измененного в  $M_2$  признака проверяли в  $M_3$ .

Облучение проводили рентгеновским аппаратом РУМ-11 (напряжение на трубке 185 кВт, сила тока 15 мА, мощность дозы 400 р/мин) в дозах: пшеница—50, 100, 150 и 200 Гр и кукуруза—10, 30, 100 и 150 Гр.

Анализ радиорезистентности проводили путем определения депрессии в развитии признаков растений. Депрессию определяли путем вычисления процентного отношения различия между облученными и контрольными вариантами к необлученному контролю.

*Результаты и обсуждение.* Результаты анализа показывают, что в среднем во всех гибридных комбинациях имело место снижение высоты растений после облучения дозой 150 Гр на 1,0—13,8, а у исходных сортов на 5,4—29,8% (табл. 1). Аналогичные данные получены при изу-

Таблица 1. Радиационная депрессия у гибридов пшеницы (150 Гр)

Гибриды и родительские формы	Депрессия, %			
	высота растений, см	продуктивность кущение	длина колоса, см	число зерен
Эритролеукоп 12	29,8	35,6	14,7	16,4
Эритролеукоп 12 × Арташати 42	9,3	20,7	5,7	6,7
Арташати 42	16,9	30,8	13,2	2,8
Эритролеукоп 12 × Украинка	12,8	9,7	12,1	10,3
Украинка	7,6	0,0	6,4	7,4
Армянка × Украинка	1,0	10,6	7,8	10,1
Армянка	5,4	4,3	0,0	0,0
Украинка × Безостая 1	18,6	0,0	0,0	1,0
Безостая 1	20,8	46,1	8,5	16,5
Алты-Атач × Безостая 1	13,8	43,2	3,5	6,5
Алты-Атач	20,6	23,5	8,9	0,0

чению продуктивной кустистости. Радиоустойчивость гибридов и исходных сортов по признакам длины колоса и числа зерен оказалась очень высокой. Однако и по этим признакам гибриды выгодно отличались от исходных форм. Такая же закономерность выявлена в отношении массы зерна с колоса. Некоторое отклонение от этой закономерности обнаружено при сравнении радиоустойчивости гибридов с обеими родительскими формами: некоторые гибриды обладали более выраженной устойчивостью только по сравнению с менее устойчивой родительской формой.

Полученные результаты показывают, что в процессе развития растений в зависимости от анализируемого признака устойчивость к действию радиации среди гибридов и их исходных форм может изменяться. Отсюда следует, что при сравнительном изучении радиочувствительности гибридов необходимо проводить анализ не только по признакам начального роста и развития, но и по показателям общей продуктивности растений.

При воздействии на гибридные семена пшеницы рентгеновскими лучами в  $F_1M_1$  нередко возникают растения с рецессивными признаками — белоколосые, остистые, испушенные, что не обнаружено в контроле. Частота мутаций с рецессивным признаком в  $M_1$  и отдельных вариантах достигало 4%. Для гибридов  $F_1M_1$  характерно также появление химерных растений.

Результаты изучения цитогенетического действия рентгеновских лучей (100 Гр) на гибриды и сорта пшеницы выявили специфичность реакции разных генотипов растений, выражающейся в частоте и спектре aberrаций хромосом (рис. 1). Сравнение среднего числа aberrаций

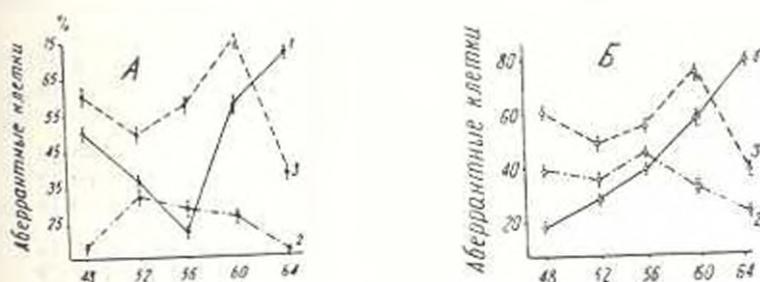


Рис. 1. Кривые «время—эффект» у гибридов и исходных сортов пшеницы. А. 1—Алты-Агач, 2—Алты-Агач×Безостая 1; 3—Безостая 1; Б. 1—Эритролеукоп 12, 2—Эритролеукоп 12×Безостая 1, 3—Безостая 1.

хромосом, вычисленного по данным всех фиксаций, показало, что анафаз с перестройками хромосом у гибрида Алты-Агач×Безостая 1 было в два раза, а у гибрида Эритролеукоп 12×Безостая 1 в 1,5 раза меньше, чем у исходных сортов. Следует отметить также различия между гибридами и сортами в проценте клеток с aberrациями хромосом в первый срок фиксации. Пик максимума aberrаций хромосом для всех трех исходных сортов, как показывает кривая «время—эффект», приходится на конец первого митоза. У гибридов же он отмечается в середине митоза, затем резко падает в конечной стадии первого митоза.

При действии радиации в хромосомах возникают потенциальные изменения, которые могут реализовываться в истинные разрывы или же восстанавливаться [4]. Очевидно, в наших опытах у сортов в поздние сроки фиксации эти потенциальные изменения реализуются в истинные разрывы в большей степени, чем у гибридов. У гибридов же, кроме того, что в эти сроки фиксации меньше анафаз с перестройками, в дальнейшем интенсивнее протекают восстановительные процессы, в результате чего в последние сроки фиксации уменьшается число анафаз с перестройками.

На межсортовых гибридах мутагенный эффект рентгеновских лучей выше, чем на исходных сортах, однако уровень изменчивости у разных гибридных комбинаций различен. Гибриды, полученные из сортов с высокой мутационной изменчивостью, дают высокий процент мутаций и наоборот (табл. 2).

Т а б л и ц а 2. Частота мутаций в  $M_2$

Гибриды и родительские формы	Доза, кр	Процент семян с мутантами	Процент мутантов
Эритролеука 12	К	—	—
	10	3.4±1.5	0.52±0.17
	15	5.0±2.0	1.14±0.28
	20	4.5±2.0	1.16±0.30
Эритролеука 12 Белозлая 1	К	1.1±0.7	0.13±0.09
	10	11.0±2.4	3.54±0.43
	15	12.4±2.0	3.52±0.45
	20	16.5±3.1	3.30±0.48
Белозлая 1	К	—	—
	10	2.7±1.3	0.74±0.19
	15	3.1±1.4	1.26±0.26
	20	4.4±1.7	1.10±0.26
Украинка	К	—	—
	10	2.2±1.1	0.40±0.10
	15	2.9±1.2	0.66±0.12
	20	3.0±1.3	0.64±0.13
Украинка Арзамат 12	К	2.6±1.2	0.18±0.10
	10	10.9±2.3	3.04±0.29
	15	16.3±2.7	4.08±0.34
	20	14.2±2.7	4.67±0.41
Арзамат 12	К	0.71±0.2	0.06±0.05
	10	7.7±2.2	1.74±0.21
	15	9.6±2.4	2.22±0.24
	20	8.3±2.3	1.34±0.18

У гибридных комбинаций частота мутаций часто превышает сумму частот изменчивости у облученных родителей и необлученных гибридов. У гибридов выявлена прямая зависимость между числом мутаций и дозой облучения: чем выше доза облучения, тем выше процент измененных растений. У них шире и спектр мутационной изменчивости. Сильно уклоняющиеся формы, так называемые резкие мутанты, чаще возникали также у гибридных форм.

Морфологические различия у сортов и гибридов, обусловленные их генотипом, существенно влияют на специфичность мутационной изменчивости. Чем ближе друг к другу по генотипу сорта и гибриды, тем более сходны их спектры. Этим подтверждается закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, открытый Н. И. Вавиловым [3].

Характерной особенностью индуцированного мутагенеза у гибридов является то, что мутантные признаки, выявленные у гетерозиготных растений в  $M_2$  при расщеплении, как правило, сохраняются у всех фенотипов—как гомозиготных, так и гетерозиготных, что приводит к еще большему расширению спектра мутаций.

С целью изучения влияния рентгенооблучения гибридных семян первого поколения на особенности поведения гибридов второго поколения проводился анализ расщепления признаков в  $F_2M_2$ . Родительские формы различались между собой наиболее четко наследующимися и хорошо изученными признаками—остистостью, опушенностью и окраской колоса. Для статистической оценки отклонения от ожидаемого расщепления применяли метод  $\chi^2$ . Установлено, что мутагенная и рекомбинантная обработки гибридов  $F_1$  приводят к смещению доминирования признаков в  $F_2M_2$ , в основном в сторону накопления форм с рецессивными признаками (табл. 3). Так, у гибридной комбинации Эритролеука 12 × Арташати 42 и Украинка × Арташати 42 в вариантах с облучением увеличилось количество неопушенных растений (табл. 3).

Таблица 3. Характер расщепления признаков у гибридов пшеницы в  $F_2M_2$

Гибридные комбинации	Доза, Гр	Число растений	Опушенность колоса			$\chi^2$
			опушенность	неопушенность	отношение	
Эритролеука 12 × Арташати 42	К	804	606	198	1 0:1	0,06
	100	948	626	322	1 9:1	46,70
	150	944	687	257	2 7:1	10,80
	200	820	557	263	2 1:1	17,0
Украинка × Арташати 42	К	1044	770	274	2 8:1	0,83
	100	1085	765	320	2 4:1	11,70
	150	771	548	223	2 4:1	6,20
	200	901	617	284	2 5:1	5,0

При  $N = 1$  "  $r = 0,05 \chi^2 = 3,8$   
 $p = 0,01 \chi^2 = 6,6$

Достоверное увеличение форм с рецессивными признаками отмечено и по окраске колоса, остистости и др. Расщепление по каждому альтернативному признаку не укладывается в рамки менделевского. В литературе описано смещение доминирования признаков у гибридов при обработке мутагенами [5, 9].

Изучение радиочувствительности межлинейных гибридов и исходных форм кукурузы выявило значительные различия между ними как в радиочувствительности, так и в частоте мутаций. Наиболее радиочувствительными, судя по торможению ростовых процессов и частоте аберраций хромосом, оказались гибридные формы (рис. 2). Однако как простые гибриды, так и инцухт-линии по степени радиочувствительности и мутабельности значительно отличаются друг от друга. Четкой зависимости между радиочувствительностью и степенью гетерозиготности и гетерозисности не выявлено. Так, простые межлинейные гибриды, имеющие практически равноценную сложность генотипов и проявляющие одинаковый эффект гетерозиса, имели различную радиочувствительность. Степень проявления ее у гибридов обусловлена устойчивостью инцухт-линий.

По частоте мутаций гибриды и индукт-линии кукурузы значительно различаются между собой (табл. 4). Наибольшее число мутаций выявлено у простых и двойных (ВИР-42, ВИР-25) гибридов. Значительные различия наблюдались и между отдельными линиями. Так,

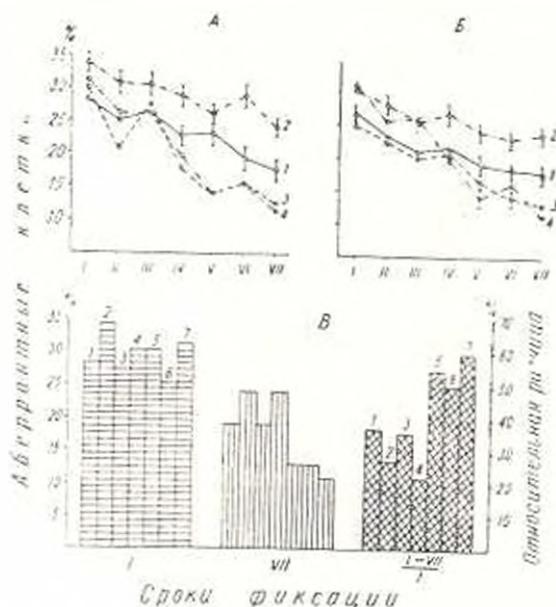


Рис. 2. Кривые «время эффект» у межлинейных гибридов и исходных форм кукурузы. А: 1—линия 44, 2—38, 3—гибрид Слава; 4—ВИР-42; Б: 1—линия 40, 2—13, 3—гибрид Светоч, 4—ВИР-42; В. Относительная разница в аберациях хромосом между I и VII сроками фиксации: 1—линия 44, 2—38, 3—40, 4—13, 5—гибрид Слава, 6—Светоч, 7—ВИР-42.

линия 44 была весьма лабильной, а 38—очень стабильной. Линии 38 и 43 в  $M_1$  были сильно угнетены, а в  $M_2$  дали мало измененных форм и, наоборот, у линии 44 наблюдалось значительное число новообразований.

Таблица 4. Частота мутаций у межлинейных гибридов кукурузы и их исходных линий, 100 Гр

Линии и гибриды	Процент подлинный с мутантами	Процент мутантов	Линии и гибриды	Процент подлинный с мутантами	Процент мутантов
Линии			Линии		
ВИР-44	18,0	$3,07 \pm 0,30$	ВИР-26	13,3	$2,46 \pm 0,35$
ВИР-38	13,3	$1,30 \pm 0,21$	ВИР-27	15,0	$1,68 \pm 0,30$
ВИР-40	12,2	$1,71 \pm 0,24$	ВИР-28	17,5	$1,30 \pm 0,32$
ВИР-43	8,8	$0,95 \pm 0,11$	ВИР-29	15,7	$2,73 \pm 0,34$
Гибриды			Гибриды		
Слава	23,0	$3,24 \pm 0,37$	Искра	21,4	$3,21 \pm 0,37$
Светоч	20,1	$2,37 \pm 0,25$	Идеал	23,3	$3,19 \pm 0,33$
ВИР-42	24,1	$3,58 \pm 0,31$	ВИР-25	25,0	$3,59 \pm 0,36$

Из приведенных данных видно, что гибриды более устойчивы к действию рентгеновских лучей в  $M_1$  и более мутабельны в  $M_2$ . В результате гибридизации в новом генотипе суммируются факторы, определяю-

шие уровень и характер мутационной изменчивости. Гибриды в силу меньшей первичной поражаемости и интенсивности восстановления клеток от повреждения способны переносить более высокие дозы облучения, чем исходные формы. Рядом авторов предпринята попытка связать радиоустойчивость с их приспособительными свойствами [11], с выраженной гетерозиготностью [18], с гетерозисными свойствами гибридов [13], с гетерозисом радиоустойчивости [15], с доминированием резистентности к облучению [9, 10].

К факторам, оказывающим значительное модифицирующее действие на результативность мутагенов, относятся генотипические особенности организмов. Гетерозиготные организмы вследствие большой лабильности генетической основы отличаются более высокой частотой мутаций [14, 16]. Косвенным подтверждением этого может служить высокая частота мутаций у гексаплоидных пшениц, обусловленная отчасти конъюгацией частично гомологичных хромосом разных геномов [2]. Последняя может усилить частоту перестроек хромосом, а также генных мутаций при облучении. Подобным же образом можно усилить мутационную изменчивость и вероятность рекомбинаций путем облучения гибридных семян [6, 7, 12].

Смещение доминирования признаков у гибридов в  $M_1$  и  $M_2$  под влиянием облучения можно интерпретировать с позиции смены доминирования на основе изменения функции гена гетерозиготных организмов, т. е. считать результатом временного супрессирования доминантных аллелей. О правоте такой интерпретации говорит тот факт, что выявленные в  $F_2M_1$  растения с рецессивным признаком в  $M_2$  дают расщепление. Можно полагать, что при облучении гибридных семян идет избирательная элиминация гамет с доминантными аллелями. Не исключена также возможность индуцирования в гибридном организме дополнительного рекомбинационного обмена между гомологичными хромосомами [5].

Можно заключить, что воздействие на гибриды  $F_2$  приводит к изменению состава популяции  $F_2$  за счет нарушения сегрегации и индуцирования дополнительных кроссоверных обменов.

Показано усиление естественного мутационного процесса у гибридных организмов [17]. В литературе имеются данные о наличии прямой зависимости между спонтанной и индуцированной мутабельностью [8]. Индуцированный мутационный процесс, накладываясь на естественный, усиливает его проявление, повышая таким образом мутационную изменчивость гетерозигот. Меньшая физиологическая повреждаемость гибридных форм в  $M_1$  обеспечивает высокую мутабельность в  $M_2$  в результате лабильности локуса.

Сочетание методов гибридизации и мутагенеза, расширяя диапазон мутационной и комбинативной изменчивости, приводит к усилению формообразовательных процессов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Авакян В. А. Мат-лы научн. сессии Армянского общ-ва генетиков и селекционеров, 15, Ереван, 1967.

2. Авакян В. А., Мирадян А. А. В сб.: Экспериментальный мутагенез, 4, 8—16, Ереван, 1978.
3. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.—Л., 1935.
4. Дубинин Н. И., Лубитина Л. Г. ДАН СССР, 139, 3, 652—655, 1970.
5. Жуменко А. А., Выборов Д. А., Король А. Б., Андриццико В. К. В сб.: Мутагенез при действии физических факторов, 148—162, М., 1980.
6. Казаченко Н. Р., Маклюх В. Т. В сб.: Адаптация и рекомбинация у культурных растений, 26, Кишинев, 1979.
7. Кулиев Р. А. Сельскохозяйственная биология, 3, 34—40, 1983.
8. Молви В. И. В сб.: Экспериментальный мутагенез у см. растений и его использование в селекции, 79—83, М., 1966.
9. Плянев В. М., Орлюк А. П. В сб.: Теория химического мутагенеза 141—146, М., 1971.
10. Реммельс Х. Я. Изв. АН СССР, сер. биол., 14, 4, 477—484, 1965.
11. Сарян М. Р. ДАН СССР, 116, 6, 1026, 1957.
12. Семерджи С. И., Гулян А. А., Саакян А. Г. Биолог. ж. Армении, 37, 7, 1984.
13. Турбин Н. В., Володин В. Г., Савченко А. И. В сб.: Экспериментальный мутагенез, 109—115, Минск, 1967.
14. Шкварников П. К. Цитология и генетика, 2, 18—35, 1966.
15. Davies D. R. Heredity, 17, 1, 63, 1962.
16. Gustafsson A. Hereditas, 33, 1—100, 1947.
17. Harland S. C. J. genetics, 34, 1, 153, 1937.
18. Keppler E., Siegest W. Der Luchter, 35, 1—2, 50—56, 1953.

Поступило 8.X 1986 г.

Биолог. ж. Армении, т. 40, № 11, 902—910, 1987

УДК 631.61:575.127.2

## ХАРАКТЕР ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ ГИБРИДОВ САМОСОВМЕСТИМЫХ ВИДОВ *LYCOPERSICON ESCULENTUM* И *L. PIMPINELLI-OLIUM* С САМОНЕСОВМЕСТИМЫМ *L. HIRsutum*

А. М. АГАДЖАНИН

НИИ земледелия НИО по производству семян Госагропрома  
Армянской ССР, Эчмиадзин

Изучены последовательные поколения (до  $F_{10}$ ) и замещенные безкроссы гибридов самосовместимых видов *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* с самонесовместимым *L. hirsutum*. Обнаружено существенное отклонение от менделевских схем расщепления. В ряду поколений гибридов практически без расщепления происходит постепенное вытеснение генома самосовместимых видов и замещение его генетическим материалом самонесовместимого вида. Рассмотрен механизм этого явления и образования аллоплазматических гибридов.

Ստուգված են ինքնամատուցելի *Lycopersicon Esculentum* և *L. pimpinellifolium* տեսակների և ինքնանամատուցելի *L. hirsutum* խաչամեծան հետևանքով ստացված խրիդների ճաշարդակոն սերունդները (մինչև  $F_{10}$ ) և բեկրոսները: Հաշանարելված են կահան շեղումներ մեկդեյենյան ճեղքաժորման օրենքներից: Հաշարդղող սերունդներում տեղի է ունենում ինքնամատուցելի տեսակի գենոմների դոմոս մղում և երանց փոխարինում ինքնանամատուցելի տե-