

## VÄLISFAKTORITE MÕJUST MUTATSIOONIPROTSESSEDELE

T. ORAV

Seoses järjest kasvava mutatsioonaretuse levikuga on muutunud aktuaalseks mutatsiooniprotsessi suunatavuse küsimus. Sordiaaretuse praktika seisukohast on väga oluline vähendada indutseerivate agensite mõjul tekkinud mutatsioonide seas kahjulike või neutraalsete muutuste erikaalu ning tõsta sellega küll väheste, kuid majanduslikult huvitavate muutuste hulka.

Gustafsson ja Ehrenberg (1959) kirjutavad: «Tuleb aeg, millal oleme võimelised juhtima mutatsiooniprotsessi sel määral, et saame ainult neid mutante, mis on meile vajalikud» (lk. 625). Taoline optimism on tingitud edust, mis viimastel aastakümnetel on saavutatud mutageensete agensite mõju spetsiifika uurimisel. Seda spetsiifikat mõistavadki nimetatud autorid, kuigi ühekiõlgelt, mutatsiooniprotsessi suunamise all. Järjest enam kasvab keemiliste mutageenide erikaal praktilises mutatsioonäretuses, kusjuures kasutusel ja uurimisel on juba sadu erinevaid aineid, millega on saadud küllaltki tõhusaid resultate. Tsiteeritud töös esitatakse andmeid erinevate agensite mutatsioonispektri kohta. Praktiliselt huvipakkuvate vitaalsete mutantide osa on ioniseerivate kiirguste — neutronite, röntgeni- ja gammakiirte — kasutamisel 4—5% muutunud vormide üldarvust, etüleenoksüüdiga töötlemisel kuni 20%. Nii vähendab viimati nimetatud ühendi kasutamine suurel määral selektsionääri töömahtu. Arvestades seda, et mutageenseid agenseid on sadu, saab nende seast valida niisuguseid, mille kasutamisel ühe või teise tunnuse muutumine on eelistatavalt oodatav.

Mutageensete agensite spetsiifilist toimet kui mutatsiooniprotsessi suunavat faktorit peab silmas ka von Wettstein (1957), rääkides mutatsioonide esilekutsumisest kui võimalusest taimede pärilikkuse suunatud muutmiseks.

Teistest teguritest, mis ühel või teisel määral mõjutavad mutatsiooniprotsessi kulgu ja lõppresultaati (mutatsioonispektrit), on seni rohkem uuritud sisemisi faktoreid, eelkõige mõjutatava objekti geneetilist konstitutsiooni, mis väljendub liigilises ja sordilises spetsiifikas. Smithi (1953) andmetel esineb reaktsiooni spetsiifilisus isegi sordisestest liinide raames. Geneetilisele efektile avaldab suurt mõju ka organismi füsioloogilis-funktsionaalne seisund, kuivõrd ontogeneesi eri etappidel organismi kiirgustundlikkus suurel määral erineb, olles puhkavatel seemnetel kümneid kordi väiksem kui kasvavatel taimeosadel. On olemas andmeid mikroelementide sisalduse (Snok, 1957), nälgimisrežiimi (Herskowitz, 1958 — tsit. Нуждин, 1959 järgi) ja teiste füsioloogilist seisundit muutvate, kiiritusele eelnevate faktorite mõju kohta kiirituse resultaadile.

Käesolevas artiklis vaadeldakse lähemalt teise suure faktorite rühma — kiiritusele järgnevate välisingimuste — mõju mutatsioonispektri kujunemisele. Nende faktorite mõju lähem tundmaõppimine aitab kahtlemata kaasa mutatsiooniprotsessi suunatavaks muutmisele mitte ainult statistilises, vaid ka otseses mõttes, nii et me peale organismi mõjutamist ühe või teise mutageense agensiga oleme võimelised selle

organismi kasvatamisel kindlates tingimustes agensi spetsiifilist toimet edasi modifitseerima kindlasuunalise efekti saamiseks. Sel teel on praegu alles esimesi samme astutud.

Pikemat aega on teada, et temperatuur avaldab mõju klorofüllmutantide ilmumisele pärast kiiritamist. Hallquist (1923) näitas üht kindlat odra kääbusmutatsiooni uurides, et selle kääbusliini klorofüllü muutused sõltuvad idanemistemperatuurist. Temperatuuril 0—10° olid taimed helekollased ja hukkusid peatselt; 12—15° juures olid nad osalt rohelised ning samuti eluvõimetud; temperatuuril 20° kasvasid rohelised, täiesti elujõulised taimed. Collinsi katsetes (1937) 7° idanemistemperatuuril täheldati albiinseid taimi, 18° juures neid ei esinenud. Gaul (1957) märkas seemnete idanemisel külmas ruumis tunduvalt kõrgemat klorofüllmutantide sagedust kui idanemise puhul soojemates, põllutingimustes. Klorofüllimutatsioonide sageduse sõltuvust temperatuurist jälgis põllutingimustes Hänzel (1960). Tema katsetes esines 1955. a. külmal kevadel 187 000 taime hulgas 0,2—0,4% klorofüllimutatsioone; soojema kevadega 1956. ja 1957. aastal oli 950 000 taime hulgas ainult 0,01—0,02% klorofüllimutatsioone.

Analoogilist efekti jälgis ka käesoleva artikli autor, külvates doosiga 12 000 r kiiritatud odrasordi 'Harkovi 306' seemnetest osa toatemperatuuril külvikastidesse, osa aga põllutingimustes. Toatingimustes külvatud seemnetest tõusnud 3833 idandil esines 0,6% klorofüllü muutusi, 1958. a. kevadel põllukülvis 1867 idandil 1,3% ja 1959. a. põllukülvis 5573 idandil 1,1%.

Šapiro ja Botšarova katsed (Шапиро, Бочарова, 1960) temperatuuri- ja aeratsioonitingimuste mõju selgitamiseks Co<sup>60</sup>-gammakiirtega kiiritatud odrasordi 'Viner' idanemisperioodil näitasid, et temperatuuri tõstmise 53°-ni ja hapniku läbipuhumine suurendavad tunduvalt kromosoomimuutuste hulka.

Käesoleva artikli autor oma katseseeriates püüdis selgitada erinevate toitumistingimuste mõju eri mutatsioonitüüpide esinemissagedusele. Selleks kiiritati 1957. ja 1958. aastal Co<sup>60</sup>-gammakiirte võrdsete doosidega (12 000 r) odrasordi 'Harkovi 306' kuivi seemneid. Sort kuulub alamliiki *nutans*. Pead on hõredad, ohtelised, õlgkollased. Terised elliptilised, suured, 1000 tera kaal 43—44 g. Ohted on peast pikemad, peene hammastusega. Sordi vegetatsiooniperiood meie tingimustes vältab 74—78 päeva. Kiiritamise füüsikalised tingimused ja esimeses põlvkonnas ilmnenud füsioloogiline efekt on juba varem kirjeldatud (Оправ, 1960).

Kiiritatud seemned külvati nii 1957. kui ka 1958. aastal kahel erineval agrofoonil: 1) viljakal regulaarselt orgaaniliste väetistega väetatud aiamaal (Tallinn, Keemia t. 41 TA EBI katsebaasis), tingliku nimetusega «kõrge agrofoon»; 2) kamar-karbonsaatmaal, mida polnud pikemat aega väetatud ei orgaaniliste ega mineraalväetistega (TA EBI Harku katsebaasis) — «madal agrofoon». Mõlema punkti vahe linnulennult on 6—7 km. 1957. aastal ületas kiiritamata kontrolltaimede saak «kõrgel agrofoonil» «madala agrofooni» saagi ligi 3,5-kordselt. Kõigi variantide teises, kolmandas ja neljandas põlvkonnas määrati geneetilised muutused. Need põlvkonnad kasvasid ühesugustes tingimustes, seetõttu tähistab «madal» või «kõrge» agrofoon nende puhul ühel või teisel nimetatud agrofoonil kasvatatud esimese põlvkonna (X<sub>1</sub>) järglasi.

Erineva toitumisrežiimi ja kasvuaastate kliimaatiliste tingimuste mõju jälgiti kahel kergemini määrataval ja sagedamini esineval mutandirühmal — klorofüllmutantidel ja steriilsetel ning poolsteriilsetel vormidel, mille teket seostatakse kromosoomimurdudega (nn. kromosoommutandid). Nimetatud mutandirühmad moodustavad valdava osa kahjulikest mutantidest. Et variantides oli eri aastatel erinev hulk katsetaimi, siis võrdlemiseks kasutati ühtlustatud näitajat — muutunud taimede arvu iga 1000 katsetaime kohta.

Üksikute faktorite osatähtsuse väljaselgitamiseks geneetilise muutlikkuse kujunemisel tehti dispersioonanalüüs mõlema uuritud mutandirühma ja mutantide üldarvu suhtes. Analüüsiti kolme põhifaktorit — kiiritamine, kasvuaastad ja agrofoon —

vastavalt Weberi (1957) ja Nalimovi (Налимов, 1960) kirjeldatud metoodikale. Uurimisele võeti  $X_2$ ,  $X_3$  ja  $X_4$  põlvkonna materjalid. Vastavad tulemused esitatakse tabelites 1—3.

Klorofüllmutantidele (tab. 1) ei avaldanud agrofooni erinevus mingil määral olulist mõju üheski põlvkonnas. See on täiesti mõistetav, sest klorofüllihäired kujunevad välja juba seemne idanemise varajastel etappidel, kui taim toitub veel oma endospermi ainetest. Seetõttu on tõenäoline, et klorofüllihäirete kujunemisel mulla-toitumistingimused mõju ei avalda. Oluliseks dispersiooni põhjustavaks faktoriks kõigis uuritud põlvkondades oli kiiritamine.

Kromosoommutantidele (tab. 2) avaldas agrofoon suhteliselt suuremat mõju  $X_2$  põlvkonnas, hiljem on agrofooni mõju minimaalne. Analoogilist esinemust kohtab ka mutantide üldarvu puhul (tab. 3). Siin on arvestatud ka vähema esinemissagedusega mutandi tüübid, mistõttu agrofooni mõju esineb hilisemateski põlvkondades ( $X_4$ ), kuigi vähemal määral kui teiste põhifaktorite oma.

Väga iseloomulik on aastate erinevuse mõju mutantide muutlikkusele. Kõigil uuritud tüüpidel avaldas aastate erinevus  $X_2$ -s tunduvalt nõrgemat mõju kui teised põhifaktorid. Järgmistes põlvkondades aga tugevneb selle faktori mõju tunduvalt. Ilmselt on siin tegemist kliimaatilisest ja võib-olla ka muudest komponentidest tingitud erinevustega mutatsioonpopulatsiooni kujunemise protsessides. Ka koosmõjudest (*interaction*) on tugevaim aastad/kiiritus, eriti hilisemates põlvkondades, kus tema tõenäolisus ulatub 1% tasemele. Teistest koosmõjudest on *F*-testiga tõestatud 5% tasemel ainult agrofoon/kiiritus  $X_2$  mutantide üldarvus, mis viitab sellele, et agrofoon avaldab mõju mutatsiooniprotsessile, kuna aastate erinevuste mõju väljendub hilisemates populatsiooni kujunemise protsessides.

Käesolevas artiklis esitatud andmed välistingimuste mõju kohta mutantide esinemissagedusele kinnitavad vaadet, et ioniseerivad kiirgused ei toimi otseselt kromosoomidesse, nagu arvati varem, vaid muudavad primaarselt raku füsioloogilisi protsesse. Selle vaate kasuks räägivad arvukad andmed hapniku efekti, samuti ka kiirguskahjustuste keemilise, foto- ja termoreaktiivsiooni kohta, millest üksikasjaliku ülevaate annab Nuždin (Нуждин, 1959).

Kui tunnustame ioniseerivate kiirguste ja teiste mutageenide efekti kaudset kulgu, nende mõju pärilikkusele raku ainevahetusprotsesside muutumise kaudu, siis jõuame järeldusele, et kiirguste või keemiliste mutageenide mõjul tekkinud muutlikkus on protsess, millel on ajaline ulatus (Auerbach, 1951). Sellega seoses tõuseb uus võimalus aktiivselt sekkuda nendesse protsessidesse ja muuta mutatsiooni käiku.

Muutuste ajalise kestuse selgitamiseks püstitab Swanson (Свэнсон, 1955) potentsiaalsete muutuste teooria. Potentsiaalseteks muutusteks nimetab ta nõrgemate kahjustustega kohti kromosoomides, mis sõltuvalt nendest või teistest rakusisestest tingimustest on võimelised kas taastuma või tekitama täielikult väljakujunenud kahjustuse.

Meie katseandmete põhjal on kiiritatud seemnetest kasvatatud taimede toitumistingimused faktoriks, mis mõjub potentsiaalsete muutuste realiseerimisele. See mõju on jälgitav vähemalt järgmises põlvkonnas. Hilisemates põlvkondades aga hakavad mutatsioonpopulatsiooni kujunemisele mõjuma pikemaajalised faktorid, nagu aastate kliimaatiliste tingimuste erinevused, mis varjutavad varasemate mõjutuste avaldumist. Klorofüllimuutuste puhul aga on olulisemaks faktoriks taimede idanemistemperatuur.

### Järeldused

1. Järgnevate põlvkondade kasvutingimustel on oluline tähtsus ioniseeriva kiirgusega esile kutsutud muutlikkuse realiseerimisel. Kasvutingimustega mõjutamine avab täiendava võimaluse mutatsiooniprotsesside suunamiseks.

Tabel 1

## Klorofüllmutantide arvu hajuvuse sõltuvus toimefaktoritest

Põlvkond	X <sub>2</sub>			X <sub>3</sub>			X <sub>4</sub>		
	σ <sup>2</sup>	VA	F	σ <sup>2</sup>	VA	F	σ <sup>2</sup>	VA	F
Totaalne	308,5	7		69,3	7		512,8	7	
Aastad	1,9	1	0,2	4,5	1	1,3	222,6	1	51,8**
Kiiritus	267,9	1	33,5***	49,0	1	14,0**	154,9	1	36,0**
Agrofoon	6,6	1	0,8	2,7	1	0,8	20,5	1	4,8
Koosmõjud:									
Aastad/kiiritus	*			*			56,2	1	13,1
Agrofoon/kiiritus	*			*			*		
Agrofoon/aastad	*			*			50,0	1	11,6
Jääk	32,1	4		13,1	4		8,6	2	

Tabel 2

## Kromosoommutantide arvu hajuvuse sõltuvus toimefaktoritest

Põlvkond	X <sub>2</sub>			X <sub>3</sub>			X <sub>4</sub>		
	σ <sup>2</sup>	VA	F	σ <sup>2</sup>	VA	F	σ <sup>2</sup>	VA	F
Totaalne	3177,5	7		1272	7		545,9	7	
Aastad	544,5	1	3,4	378	1	22,6**	187,2	1	24,0**
Kiiritus	968,0	1	6,1	630	1	37,7***	175,7	1	22,5***
Agrofoon	612,5	1	3,9	3	1	0,2	5,6	1	0,7
Koosmõjud:									
Aastad/kiiritus	*			211	1	12,6**	154,0	1	19,7**
Agrofoon/kiiritus	578,0	1	3,7	*			*		
Agrofoon/aastad	*			*			*		
Jääk	474,5	3		50	3		23,4	3	

Tabel 3

## Mutantide üldarvu hajuvuse sõltuvus toimefaktoritest

Põlvkond	X <sub>2</sub>			X <sub>3</sub>			X <sub>4</sub>		
	σ <sup>2</sup>	VA	F	σ <sup>2</sup>	VA	F	σ <sup>2</sup>	VA	F
Totaalne	7194	7		2105	7		5456	7	
Aastad	16	1	0,2	578	1	49,4***	3160	1	1053***
Kiiritus	4325	1	46,0***	1200	1	102,6***	1275	1	425***
Agrofoon	1058	1	11,3**	4	1	0,4	136	1	45**
Koosmõjud:									
Aastad/kiiritus	*			288	1	24,6**	742	1	247***
Agrofoon/kiiritus	1512	1	16,1**	*			*		
Agrofoon/aastad	*			*			137	1	46**
Jääk	283	3		35	3		6	2	

\* Koosmõju väike, hajuvus liidetud jäägiga.

\*\* F-testiga tõestatud 5% tasemel.

\*\*\* F-testiga tõestatud 1% tasemel.

2. Klorofüllimutatsioonide füsioloogilistest iseärasustest tingituna ei avalda toimumistingimused nimetatud mutatsioonide kujunemisele otsest mõju. Küll aga mõjub klorofüllimutatsioonide esinemissagedusele seemnete idanemistemperatuur.

## KIRJANDUS

- Auerbach C., 1951. Problems in chemical mutagenesis. Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol., 16, 199—213.
- Collins J. L., 1937. A low temperature type of albinism in barley. J. Heredity, 18, 331—334.
- Gaul H., 1957. Die Wirkung von Röntgenstrahlen in Verbindung mit CO<sub>2</sub>, Colchicin und Hitze auf Gerste. Z. Pflanzenzücht., 38, 397—421.
- Gustafsson A., Ehrenberg L., 1959. New Scientist, 5, 122, 624—625.
- Hallquist C., 1923. Gametenelimination bei der Spaltung einer zwerghaften und chlorophylldefekten Gerstensippe. Hereditas (Lund), 4, 191—205.
- Hänsel H., 1960. Beobachtungen über albinotische und virescente Chlorophyll-aberranten und deren Nachkommen bei Gerste (*Hordeum vulgare* convar. distichon). Z. Vererbungslehre, 91, 358—372.
- Smith H. H., 1953. Radiation in the production of useful mutations. Bot. Rev., 24, 1.
- Snok J., 1957. Relationship of boron nutrition to radiosensitivity of sunflower plants. Plant Physiol., 32:6, 648—658.
- Weber E., 1957. Grundriss der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. Jena.
- Wettstein D. von, 1957. Mutations and the intentional reconstruction of crop plants. Hereditas, 43:2.
- Налимов В. В., 1960. Применение математической статистики при анализе вещества. М.
- Нуждин Н. И., 1959. Ламарк, Дарвин и современная биология. Агробиология. 6:120, 803—831.
- Орав Т. А., 1960. Влияние  $\gamma$ -лучей Co-60 на рост и развитие некоторых злаковых. Тр. Ин-та экспериментальной биологии АН ЭССР, I, 156—170. Таллин.
- Свэнсон К., 1955. Влияние напряжения кислорода на образование разрывов хромосом под действием ионизирующих излучений. На русск. яз. в сб.: Вопросы радиобиологии, ИЛ. М., 1956.
- Шапиро Н. И., Бочарова Е. М., 1960. О двух видах радиационного последствия, выявляемых у семян ячменя. Докл. АН СССР, 133, 2.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetusele  
19. II 1962

## О ВЛИЯНИИ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПРОЦЕССЫ МУТАГЕНЕЗА

Т. Орав

Резюме

В 1957 и 1958 гг. семена ячменя сорта 'Харьковский 306', облученные  $\gamma$ -лучами (доза 12 000 г), высевались на различных агрофонах. Потомство от полученных растений выращивали в одинаковых условиях в 1958—1961 гг., определяя общее количество мутантов и число хлорофильных и хромосомных мутантов во втором-четвертом поколениях, причем каждое поколение выращивали в течение двух последующих лет.

Методом дисперсионного анализа определяли влияние различных факторов («облучение», «агрофон» и «годы») на изменчивость количества мутантов. Было установлено, что различия агрофона не влияют на количество хлорофильных мутантов, но влияют на общее количество мутантов и количество хромосомных

мутантов в  $X_2$ . В более поздних поколениях влияние агрофона как бы сглаживалось, и более существенное значение приобретали различия по годам выращивания, влияющие, по-видимому, на процессы образования мутационной популяции.

Параллельный посев  $X_2$ , полученного от облученных семян, в посевных ящиках и полевых условиях показал, что существенное влияние на количество хлорофильных нарушений оказывает температурный фактор.

*Институт экспериментальной биологии  
Академии наук Эстонской ССР*

Поступила в редакцию  
19. II 1962

## ON THE INFLUENCE OF ENVIRONMENT CONDITIONS ON FREQUENCY OF MUTANTS

T. Orav

### *Summary*

In 1957 and 1958 the gamma-irradiated seeds (dose 12,000 r) of 'Kharkov 306' variety of barley were sown at different agricultural conditions. The  $X_2$ — $X_4$  generations of these plants were grown under equal conditions in two different years and the sum of mutants and the number of chlorophyll and chromosomal mutants was determined.

By means of analysis of variance, the influence of different factors ("irradiation", "agricultural conditions", "years") on the number of mutants has been estimated. It has been demonstrated that the frequency of chlorophyll mutants is not dependent on the agricultural conditions, but the influence of the latter proves to be considerable on the total number of mutants and the number of chromosomal mutants in the  $X_2$ . In the later generations there is a decrease in the influence of agricultural conditions, and the differences between the conditions of years acquire greater importance influencing the formation of mutant population.

By simultaneous germinating experiments with the  $X_2$  in sowing boxes at room temperature and in field conditions, it has been shown that the number of chlorophyll mutants is significantly dependent on the temperature factor.

*Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,  
Institute of Experimental Biology*

Received  
Febr. 19th, 1962