

Ю. КАЛАМ

О КЛАССИФИКАЦИИ ХЛОРОФИЛЬНЫХ МУТАЦИЙ ЯЧМЕНЯ

В течение многих лет хлорофильные мутации являлись основными объектами изучения теоретических вопросов мутагенеза и, по-видимому, могут служить индикатором генетического действия мутагенов и в будущем. В этом отношении первостепенное значение имеет унифицирование описания хлорофильных мутантов и применения соответствующих терминов, т. е. разработка единой классификации. Ввиду специфических различий в строении и развитии растений различных систематических групп, целесообразно создать системы для отдельных видов или родственных групп растений, хорошо изученных в генетическом смысле и широко применяемых в исследованиях по мутагенезу. Такой подход к проблеме создания единой классификации хлорофильных мутаций определенных видов растений не является новым, и в настоящей статье предпринята попытка дать краткий обзор разных классификаций хлорофильных мутаций на основе литературных данных и составить систему хлорофильных мутаций ячменя. Современная классификация должна служить основой для разработки количественной (числовой) характеристики хлорофильных мутаций, необходимой для применения электронно-вычислительной техники при изучении вопросов мутагенеза. Хотя в биологии использование вычислительной техники только начинается, по мнению Р. С. Ледли (Ledley, 1965) в будущем основными областями применения вычислительных машин станут именно биология и медицина. Так как вычислительные машины оперируют числами или символами, представленными в числовом виде, количественная характеристика биологических явлений необходима для математической обработки данных, в конкретном случае данных о хлорофильных мутациях ячменя. Как отмечает Р. А. Найлэн (Найлэн, 1967), для сравнения мутагенов или способов воздействия на каждое воздействие нужно иметь не менее 500 хлорофильных мутаций. При обработке такого большого количества исходных данных применение электронно-вычислительной техники необходимо.

Х. Нильсоном-Эле в 1913 г. (Nilsson-Ehle, 1913) описаны мутации *alboviridis* и *alboxantha* у ячменя. К. Хальквист (Hallquist, 1924, 1926) изучал мутации *albina*, *xantha*, *lutescens*, *virescens* и пришел к выводу, что существует несколько генов, вызывающих в гомозиготном состоянии одинаковый фенотипический эффект. Х. де Хаан (Haan, 1933) разделил хлорофильные мутации на две группы: хлорофильные мутации, обусловленные генетически и неменделирующие хлорофильные дефекты. Первая группа делится на одноцветные и многоцветные, которые в свою очередь распределяются на девять типов. К группе одноцветных мутаций Х. де Хаан причислил и меняющие цвет в ходе развития (*virescens*, *lutescens*), что является недостатком его классификации. Хотя В. Х. Эйстер (Eyster,

1934) исследовал хлорофильные мутации у *Zea mays*, его система представляет интерес, так как среди десяти групп есть такие, как *striata* и *transvirgata*. Но у В. Х. Эйстера в группе *albina* не белые, а «почти без пигмента растения». Также гетерогенна группа *aurea* (золотисто-желтые, светло-желтые, зеленовато-желтые и даже такие, у которых зеленый цвет переходит в желтый).

Классификацию хлорофильных мутаций у ячменя составил и О. Густафссон (Gustafsson, 1940). Согласно этой классификации хлорофильные мутации делятся на девять групп с восемью подгруппами. По сравнению с Х. де Хааном и В. Х. Эйстером система О. Густафссона более совершенна, но имеет и недостатки, например, в группе *xantha* наблюдаются проростки «с перевесом каротиноидов или без хлорофилла». Такая формулировка показывает, что к группе *xantha* можно причислить как проростки без хлорофилла, так и проростки, содержащие значительное количество хлорофилла.

В настоящее время более распространена классификация Х. Хензеля (Hänsel, 1960, 1967) в оригинальном виде или в модификации Т. Ораву (Орав, 1965; Орав и др., 1970), так как она имеет определенные преимущества перед изложенными выше системами и перед системой Г. Хольма (Holm, 1954). Приведем здесь систему хлорофильных мутаций по Х. Хензелю и Т. Ораву (цит. по Ораву и др., 1970).

I. Сеянец окрашен одинаково или почти одинаково

- а) сеянец белый, вершина листа иногда желтоватая, в холодную погоду нередко красновато-фиолетовая — альбина — *albina*,
- б) сеянец желтый или желтоватый, а также желто-белый — ксанта — *xantha*,
- в) сеянец светло-зеленый, зеленовато-желтый или бледно-зеленый — виридис — *viridis*,
- г) сеянец темно-зеленый — атровиренс — *atrovirens*.

II. Сеянец или отдельные его листья окрашены явно неодинаково

- а) пластинки листьев белые, верхушки или основания большинства листьев окрашены в яркий желтый цвет — бело-желтые — *albioxantha*, *xanthoalbina*.
- б) пластинки листьев белые, верхушки или основания у большинства листьев окрашены в зеленый цвет — бело-зеленые — *alboviridis*, *viridoalbina*,
- в) листья окрашены неровными пятнами в зеленый и желтый цвета — желто-зеленые — *xanthoviridis*,
- г) чередуются зеленые и желтые поперечные полосы — поперечно-полосатые — *tigrina*,
- д) чередуются продольные полосы (белые и зеленые, белые и желтые, светло-зеленые и зеленые, желтые и зеленые) — продольно-полосатые — *striata*,
- е) на зеленых пластинках листьев имеются отдельные желтые или белые пятна с нечеткими краями — пятнистые — *maculata*.

III. Сеянец меняет цвет в ходе развития

- а) хлорофильное нарушение переходит в нормальный зеленый цвет — виресценс — *virescens*,
- б) зеленое растение превращается в желтое — лютесценс — *lutescens*.

Приведенную классификацию можно дополнить хлорофильными мутантами, скачкообразно меняющими цвет на определенной стадии развития (например, первый лист нормальный, второй желтый, третий белый), и такими, которые в ходе развития превращаются в белые.

Учитывая ценные стороны вышеупомянутых классификаций и наиболее универсальную классификацию Х. Лампрехта (Lamprecht, 1955, 1960), автор настоящей статьи стремился составить единую систему и дать числовые характеристики и символы хлорофильных мутаций ячменя. В системе приводятся: латинские термины и их соответствия на английском и немецком языках для основных групп и типов; краткая характеристика мутантов, символы и математические характеристики (при вычислении принято: $normal=1,0$).

На рис. 1 и 2 приведено несколько примеров основных хлорофильных мутантов.

Система хлорофильных мутаций у ячменя

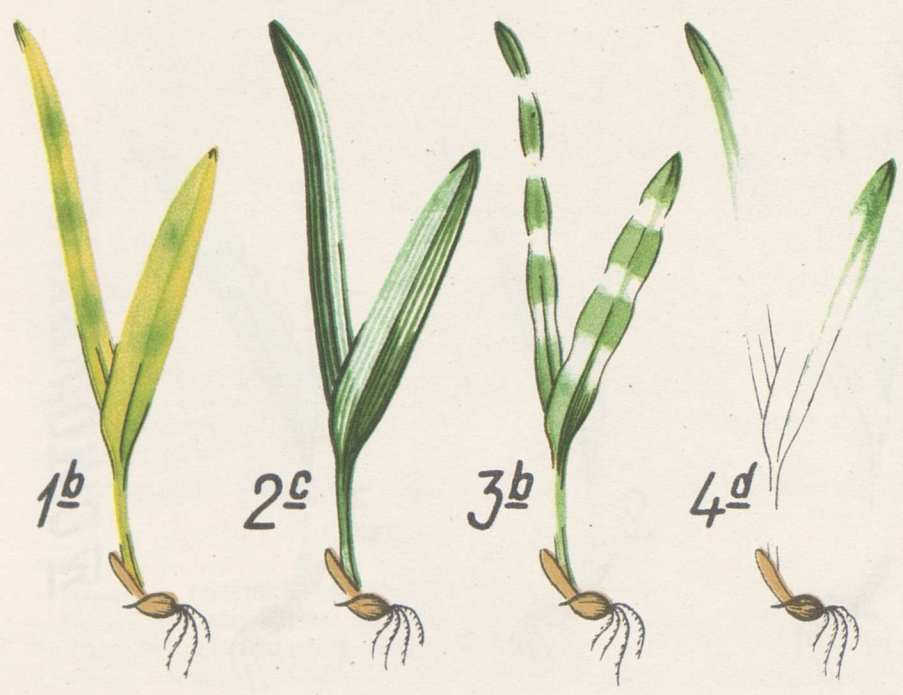
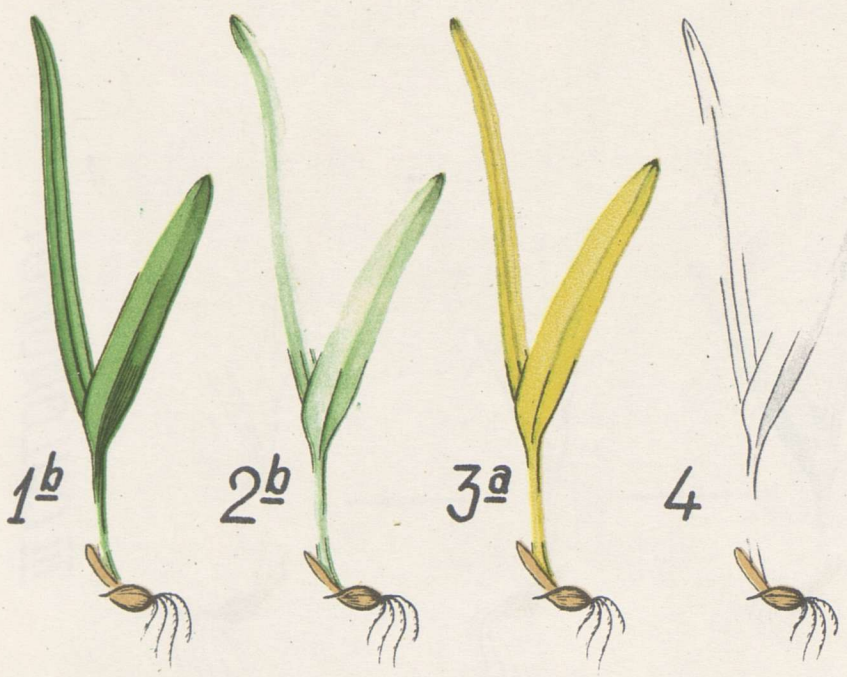
I. *CHLOROHOM* — хлорофилл распределен равномерно, растения окрашены одинаково в течение всего периода жизни

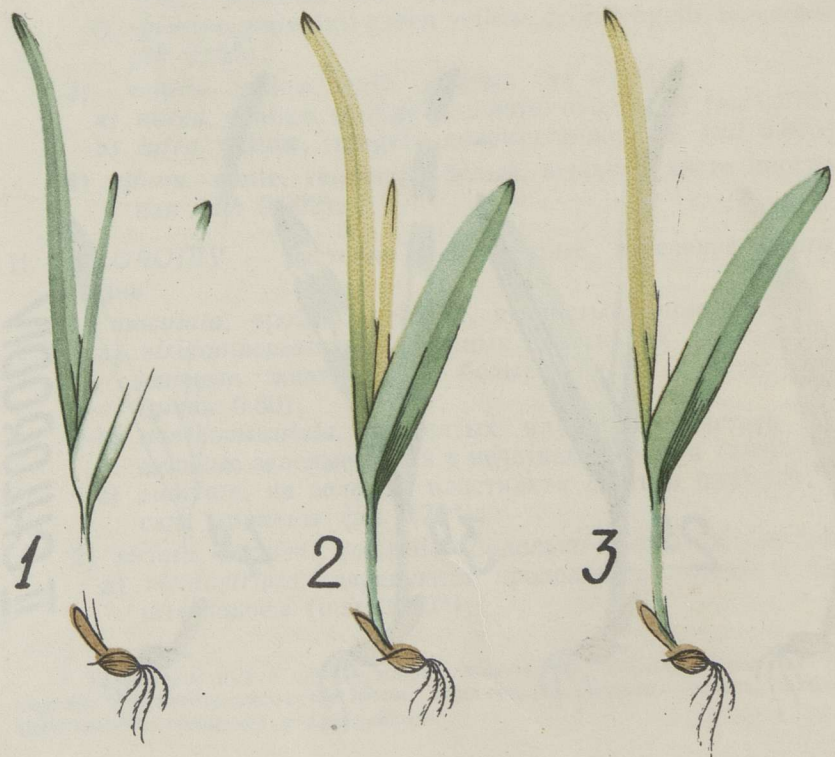
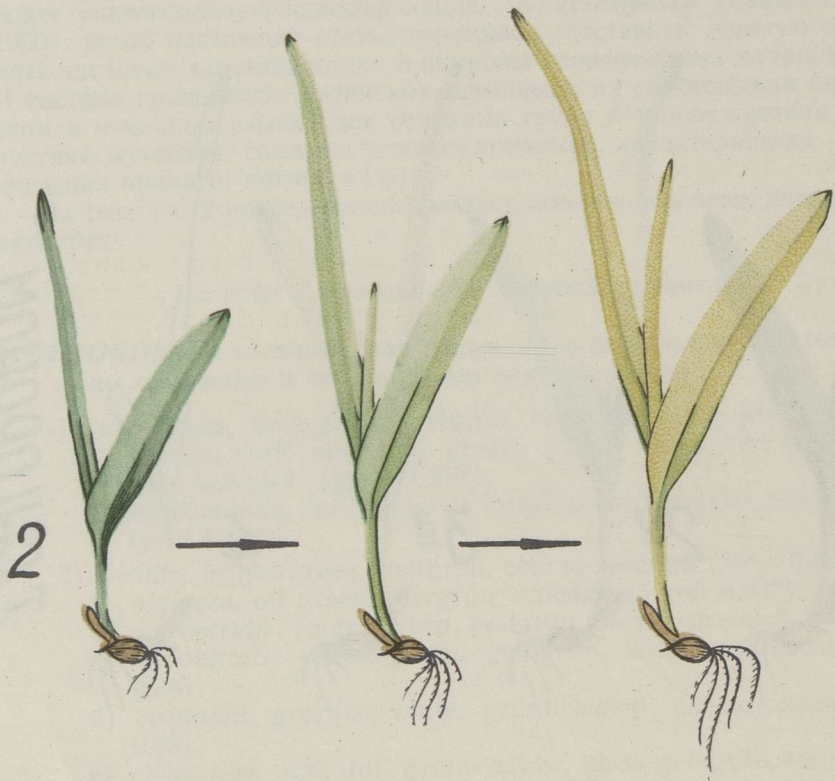
- 1) *atrovirens*, dark-green, tiefgrün, темно-зеленый (*atro* ~ 1,23),
 - a) *glauca*, dark american green, dunkel blaugrün, темный синевато-зеленый (*glau* 1,28*),
 - b) *viridissimus*, dark-green or forest-green, tiefgrün, темно-зеленый (*virid* 1,19*);
- 2) *viridis*, bright-green, hellgrün, светло-зеленый (*vir* ~ 0,40),
 - a) *olivacea*, oil green, olivgrün, оливковый (*oli* 0,63*),
 - b) *claroviridis*, bright-green, hellgrün, светло-зеленый (*clavi* 0,45),
 - c) *flavoviridis*, yellow-green, gelbgrün, желтовато-зеленый (*flavi* 0,38),
 - d) *viridalba*, greenish-white, grünlichweiß, бледно-зеленый (*viral* 0,08),
 - e) *chlorotica*, light dull green-yellow, blass gelbgrün, бледный желтовато-зеленый (*chi* 0,05),
 - f) *chlorina*, pale dull green-yellow, grünlichgelb, зеленовато-желтый (*ch* 0,025);
- 3) *xantha*, yellow, gelb, желтый (*xa* ~ 0,01),
 - a) *aurea*, orange, goldgelb, золотисто-желтый (*au* 0,015),
 - b) *lutea*, yellow, reingelb, соломенно-желтый (*lut* 0,003);
- 4) *albina*, white, reinweiß, белый, вершина листа иногда фиолетовая (*alb* 0,002).

II. *CHLORODIV* — растения многоцветные в течение всего периода жизни

- 1) *maculata*, spotted, gefleckt, пятнистый (*mac* ~ 0,30),
 - a) *viridomaculata*, на зеленых пластинках листьев имеются отдельные желтые или белые пятна с нечеткими краями (*vimac* 0,60),
 - b) *xanthomaculata*, на желтых пластинках листьев имеются отдельные зеленые пятна с нечеткими краями (*xamac* 0,16),
 - c) *punctata*, на зеленых пластинках листьев имеются некротические крапины (*pu* 0,70*);
- 2) *striata*, striped, gestreift, продольно-полосатый (*str* ~ 0,25),
 - a) *viridostriata*, чередуются продольные зеленые и бледно-зеленые полосы (*vistr* 0,70*),

* Характеристика в случае малого количества исходных данных. Ввиду малой частоты соответствующих мутантов в опыте, их следует считать приближенными и требующими уточнения в дальнейшем.





- b) *viridoxanthostriata*, чередуются продольные зеленые и желтые полосы (*vixastr* 0,25*),
- c) *viridoalbostriata*, чередуются продольные зеленые и белые полосы (*vialstr* 0,15*),
- d) *xanthostriata*, чередуются продольные желтые и белые полосы (*xastr* 0,005*);
- 3) *tigrina*, transversely striped, quergestreift, поперечно-полосатые (*tig* ~ 0,10),
- a) *xanthotigrina*, чередуются зеленые и желтые поперечные полосы (*xatig* 0,15*),
- b) *albotigrina*, чередуются зеленые и белые поперечные полосы (*altig* 0,05*);
- 4) *apicalis*, apex of leaves deviating coloured, Spitze der Blätter abweichend gefärbt, верхушки и основания листьев окрашены явно неодинаково (*ap* ~ 0,13),
- a) *xanthoviridis*, пластинка зеленая, верхушка желтая (*xavi* 0,55),
- b) *alboviridis*, пластинка зеленая, верхушка белая (*alvi* 0,35),
- c) *viridoxantha*, пластинка желтая, верхушка зеленая (*vixa* 0,07),
- d) *viridoalbina*, пластинка белая, верхушка зеленая (*vial* 0,04),
- e) *alboxantha*, пластинка желтая, верхушка белая (*alxa* 0,008),
- f) *xanthoalbina*, пластинка белая, верхушка желтая (*xaal* 0,004).

III. CHLOROMUT — растения меняют цвет плавно в ходе развития

- 1) *virescens*, хлорофильное нарушение переходит в нормальный зеленый цвет (*virs* 0,87),
- 2) *lutescens*, зеленое растение превращается в желтое (*luts* 0,20),
- 3) *albescens*, зеленое растение превращается в белое (*albs* 0,10*).

IV. CHLOROFRACT — растения меняют цвет скачкообразно на определенной стадии развития

- 1) *viridoterminalis*, первые листья с хлорофильными нарушениями, начиная со второго или третьего — зеленые (*virt* 0,65*),
- 2) *xanthoterminalis*, первые листья зеленые, со второго или третьего — желтые (*xat* 0,07*);
- 3) *albinaterminalis*, первые листья зеленые, со второго или третьего — белые (*alt* 0,05*).

В случае необходимости в более обобщенной системе можно соединить все типы в подгруппы и оперировать только подгруппами.

Обсуждение и выводы

Для количественной (числовой) характеристики мутантов, включенных в вышеприведенную классификацию, были взяты следующие исходные показатели:

- 1) отношение содержания хлорофилла в мутантах к содержанию хлорофилла в нормальных растениях;
- 2) отношение длительности жизни мутантов к длительности жизни нормальных растений.

Вычисление числовой характеристики (K) можно произвести по формуле:

$$K = C_{mut}/C_{norm} \cdot t_{mut}/t_{norm}, \quad (1)$$

где

- C_{mut} — содержание хлорофилла в мутантах;
- C_{norm} — содержание хлорофилла в контрольных растениях;
- t_{mut} — длительность жизни мутантов;
- t_{norm} — длительность вегетационного периода контрольных растений.

Например, в полевых опытах 1968 г. (Калам, 1969; Калам, 1970; Орав и др., 1970) в γ_2 -поколении наблюдалось 685 мутантов типа *albina*. Отношение содержания хлорофилла $C_{mut}/C_{norm} = 0,015$. Содержание хлорофилла в опытах определялось при помощи спектрофотометра СФ-10 (Годнев, 1963). Отношение длительности жизни $t_{mut}/t_{norm} = 0,153$. В итоге:

$$K_{alb} = 0,002285 \approx 0,002.$$

Мутантов типа *viridissimus* наблюдалось семь. Отношение хлорофилла $C_{mut}/C_{norm} = 1,19$ и отношение длительности жизни $t_{mut}/t_{norm} = 1,00$. Получим:

$$K_{vrid} = 1,19^*.$$

Наблюдаются случаи, когда частоты хлорофильных мутаций в разных вариантах опыта почти одинаковы (разница не существенна) и ширина спектра хлорофильных мутаций (количество типов) тоже одинакова. В таком случае для выяснения разности между спектрами можно использовать приведенные в системе числовые характеристики по формуле:

$$N = \Sigma aK, \quad (2)$$

где a — частота встречаемости типа.

Например, в полевых опытах 1968 г. (Орав и др., 1970), в вариантах γ_2 -поколения, где после облучения семена обрабатывались растворами $CuSO_4$ и $MgSO_4$, частота хлорофильных мутаций была соответственно 10,0 и 10,7%, при этом в обоих вариантах количество типов равнялось шести. При вычислении N по формуле (2) получим:

$$N_{Cu} = 0,090 \text{ и } N_{Mg} = 0,248.$$

Показатель N можно назвать витальностью спектра и результаты второго примера следует понимать следующим образом: мутанты в варианте Mg обладают большей витальностью, чем в варианте Cu . Таким образом, при помощи показателя N можно более четко различать спектры между собой.

ЛИТЕРАТУРА

- Годнев Т. Н., 1963. Хлорофилл, его строение и образование в растении. Минск.
- Калам Ю., 1970. О возможности применения метода корреляционных плеяд в радиобиологических исследованиях. Изв. АН ЭССР. Биол. (в печати).
- Найлэн Р. А., 1967. Природа индуцированных мутаций у высших растений. Генетика (3) : 3—22.
- Орав Т., 1965. О влиянии условий среды на радиационные хлорофильные нарушения. В сб.: Влияние гамма-облучения на организмы : 5—19. Таллин.
- Орав Т., Шангин-Березовский Г., Орав И., 1970. Радиационный мутагенез и модифицирующие его условия. Таллин (в печати).
- Eyster W. H., 1934. Genetics of *Zea mays*. Biblogr. Genet. 11 : 186—392.
- Gustafsson Å., 1940. The mutation system of the chlorophyll apparatus. Lunds univ. årsskr. 36 (11) : 1—40.
- de Haan H., 1933. Inheritance of chlorophyll deficiencies. Bibliot. Genet. 10 : 357—416.
- Hallquist C., 1924. Chlorophyllmutanten bei Gerste. Hereditas 5 (1) : 49—83.
- Hallquist C., 1926. Koppelingen och syntetische Lethalitet bei den Chlorophyllfaktoren der Gerste. Hereditas 8 : 229—254.
- Hänsel H., 1960. Beobachtungen über albinotische und virescente Chlorophyllaberranten und deren Nachkommen bei Gerste (*Hordeum vulgare* convar. distichon). Z. für Vererbungslehre 91 : 358—372.
- Hänsel H., 1967. Model for a theoretical estimate of optimal mutation rates per M_1 -nucleus with a view to selecting beneficial mutations in different M -generations. Abhandl. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin. Kl. med. Wiss. 2 : 79—87.
- Holm G., 1945. Chlorophyll mutations in barley. Acta agric. scand. 4 (3) : 457—471.
- Kalam J., 1969. Kahevalentsete metallide soolade lahustega odraseemnete kiiritusjärgese tötlemise mõjust kiirguskahjustuse kujunemisele γ_1 -põlvkonnas. ENSV TA Toimet., Biol. 19 (1) : 25—33.

- Lamprecht H., 1955. Die Vererbung der Chlorophyllmutante *albina-terminalis* von Pisum sowie Allgemeines zum Verhalten von Chlorophyll- und anderen Genen. Agri hort. genet. 13 : 103—114.
- Lamprecht H., 1960. Über Blattfarben von Phanerogamen. Agri hort. genet. 18 : 135—168.
- Ledley R. S., 1965. Use of Computers in Biology and Medicine. McGraw-Hill, New York.
- Nilsson-Ehle H., 1913. Einige Beobachtungen über erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft bei den Getreidearten. Z. ind. Abst. u. Vererbsl. (9) : 289—300.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
8/VIII 1969

J. KALAM

ODRA KLOROFÜLLMUTATSIOONIDE KLASSIFIKATSIOONIST

Resüme

Antakse lühike kirjandusel põhinev ülevaade erinevatest klorofüllmutatsioonide klassifikatsioonidest.

Esitatakse odra klorofüllmutatsioonide originaalne süsteem, mis koosneb 4 grupist ja 14 alagrupist, samuti põhiliste mutatsioonitüüpide ladinakeelsed terminid, viimaste inglise- ja saksa keelsed vasted ning numbrilised karakteristikud.

Klorofüllmutatsioonide spektrite vaheliste erinevuste matemaatiliseks iseloomustamiseks soovitatakse kasutada spektri vitaalsuse mõistet.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Ekspérimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetusse
8. VIII 1969

J. KALAM

ON THE CLASSIFICATION OF CHLOROPHYLL MUTATIONS IN BARLEY

Summary

In this paper, an attempt is made to review different existing classifications of chlorophyll mutations in plants.

An original system of chlorophyll mutations in barley is presented, consisting of 4 groups and 14 subgroups.

For the main types of chlorophyll mutations, Latin terms, English and German equivalents as well as their numerical characteristics are presented.

In order to characterize differences between various spectra of chlorophyll mutations, a new mathematical parameter — "vitality of spectrum" — is recommended.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Experimental Biology

Received
Aug. 8, 1969