

ТОЙВО ОРАВ, ИВИ ОРАВ

ОБ ИЗМЕНЕНИИ ПЕНЕТРАНТНОСТИ ИНДУЦИРОВАННЫХ ХЛОРОФИЛЬНЫХ МУТАЦИЙ ПРИ ПОМОЩИ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

Имеющиеся в литературе данные, а также результаты наших многолетних опытов (1957—1970) показывают, что значительная часть хлорофильных и, по всей вероятности, других мутаций, не проявляется в потомстве мутантного предка, а остается в невыявленной, скрытой форме. Одной из причин этого явления может быть неполная пенетрантность мутантного признака, т. е. зависимость проявления мутации от условий произрастания растения. В случае хлорофильных мутаций наиболее четко выступает и наиболее полно изучена зависимость реализации гена от температурного режима выращивания растений.

Впервые зависимость проявления хлорофильного фактора от температуры прорастания была установлена К. Хальквистом (Hallquist, 1924) на карликовой линии ячменя, у которой выщеплялись также растения с хлорофильными нарушениями. В условиях прорастания семян при температуре 0...10°C наблюдались летальные формы типа *alboxantha*, при 12...15° — частично зеленые летальные формы, а при 20° — все растения были вполне жизнеспособными и зелеными. К. Хальквист установил не только зависимость проявления мутаций от температуры, но и возможность менять фенотипическое проявление мутантного признака под воздействием условий выращивания. Менялось не только количество хлорофилла, но и жизнеспособность мутантных растений. Степень летальности мутаций оказалась зависимой от условий реализации гена.

Дальнейшие исследования показали, что зависимое проявление мутантного признака широко распространено в природе. Так, Д. Л. Коллинс (Collins, 1937) обнаружил тип альбиносных растений, которые при выращивании при температуре 7° проявляли мутантный признак, а нормальными были при 18°. Н. Ньюбом (Nybohm, 1955) показал, что содержание хлорофилла и каротина у хлорофильных мутантов, как правило, зависит от температуры прорастания. В опытах Х. Гауля (Gaul, 1957) частота хлорофильных мутантов при посеве в условиях неотопливаемой теплицы была значительно выше, чем при более позднем посеве в полевых условиях. В опытах Х. Гензеля (Hänsel, 1960) холодной весной 1955 г. среди 187 000 растений наблюдалось 0,2...0,4% хлорофильных аберантов, в годы с более теплыми веснами (1956, 1957 гг.) их число не превышало 0,01...0,02% (среди 952 000 растений). И, наконец, в наших опытах (Орав, 1963) часть семян γ_2 ячменя сорта 'Харьковский 306' высевалась в поле, а часть — в ящики. В ящиках среди растений, выращенных при комнатной температуре, было обнаружено 0,6% растений с хлорофильными нарушениями, в то время как в более холодных полевых условиях весной 1958 г. их было 1,3%, а весной 1959 г. — 1,1%.

Таким образом, данные всех приведенных работ свидетельствуют о несомненном влиянии температуры на проявление мутировавших генов.

Вторым фактором, действие которого на проявление хлорофильных мутаций отмечено в ряде опытов, являются биологически активные вещества. Их действие показано на большом опытном материале при обработке семян γ_2 ячменя этиленимином (Шангин-Березовский, 1955) и солянокислым гидразином (Шангин-Березовский и др., 1969). В контрольных вариантах, где вышеуказанными веществами обрабатывались семена необлученных растений, мутантных форм доминантного типа обнаружено не было. Оказалось, что наибольшим выявляющим действием обладают не дозы и экспозиции этиленимина, вызывающие значительный мутагенный эффект в следующих поколениях, а очень низкие дозы, близкие к стимулирующим. У солянокислого гидразина эффективными для выявления оказались концентрации 0,004...0,02% (14-часовая обработка) и наиболее эффективной была тоже очень невысокая концентрация (0,004%), близкая к стимулирующей.

Последние факты наводят на мысль, что эффект выявления — явление общебиологическое, свойственное стимуляторам роста растений. Проверка этой гипотезы осуществлялась при помощи сланцевого ростового вещества, синтезированного в Институте химии АН Эстонской ССР профессором А. Фоминой и сотрудниками.

Влияние сланцевого ростового вещества на пенетрантность хлорофильных мутаций

Сланцевое ростовое вещество (СРВ) представляет собой смесь полифункциональных кислот, которые при среднем молекулярном весе 100...1100 имеют эмпирическую формулу $C_{53}H_4O_{22}N_3$ и при этом не содержат ароматических структур (Фомина и др., 1970). СРВ малотоксично, неканцерогенно и в ряде опытов не обладает мутагенным действием. Даже при 0,25%-ной концентрации СРВ, подавляющей рост проростков и примерно в десять раз превышающей стимулирующие концентрации, частота ана- и телофазных аберраций в разных пробах СРВ колебалась от 0,73 до 1,03%, что несущественно превышало их частоту в необработанном контроле (0,55%). Частота аберраций не была выше и при концентрации 0,5%.

В проведенном опыте семена облученных растений двух сортов ярового ячменя — 'Харьковский 306' и 'Домен' — обрабатывались водными растворами СРВ в концентрациях от 0,001 до 0,5% (всего семь концентраций). Первый полив посеянных в ящики семян проводился растворами стимулятора, что значительно упростило проведение опыта, так как при обработке этиленимином и гидразином применялось замачивание семян с последующей промывкой в воде. Определялась частота хлорофильных мутаций (т. е. процент семей с измененными растениями от общего количества посеянных семей). В опыте учитывался также дополнительный фактор азотного фона M_1 — примерно половина растений выращивалась в M_1 в вегетационных сосудах при обильном азотном удобрении, другая половина — в условиях азотного голодания при прочих равных условиях.

У сорта 'Харьковский 306' максимальный эффект выявления в популяции, выращенной в M_1 в условиях обильного азотного удобрения, был равен 140% от необработанного варианта (обработка 0,01%-ной концентрацией СРВ), в популяции, выращенной в M_1 в условиях азотного голодания, эффект оказался еще большим — 218%, с максимумом при концентрации 0,002%. При более высоких концентрациях уровень измен-

чивости падает ниже контроля. У сорта 'Домен' в популяции, выращенной в M_1 в условиях азотного удобрения, наблюдаются два максимума выявления, первый — при концентрации 0,005% (111% от контроля) и второй — при концентрации 0,1% (119%). Сам эффект выявления в этом варианте незначителен, что объясняется исключительно высокой частотой мутирования в этом варианте вообще. Сорт 'Домен' остро реагировал на пострадиационные условия выращивания и уровень изменчивости на азотном фоне в среднем в несколько раз превышал соответствующий уровень в вариантах, выращенных в условиях азотного голодания. Зато в варианте с исходным азотным голоданием реакция на СВБ была на много сильнее. Максимум выявления при концентрациях 0,005—0,01% примерно в два раза выше уровня изменчивости в контроле.

Кроме описанного опыта, действие СВБ изучалось еще в одном многофакторном опыте с тем же сортом ярового ячменя 'Харьковский 306', который участвовал во всех проведенных опытах. В опыте использовались семена различного географического происхождения — эстонского, московского и харьковского. После облучения дозами 6 и 8 кр половина семян каждого варианта обрабатывалась этиленимином (0,01%-ный раствор в течение 4 ч), другая половина замачивалась в водопроводной воде. То же проделывалось с необлученными (контрольными) семенами.

Обработка СВБ, проведенная методом однократного полива после посева семян M_2 раствором концентрацией 0,04%, существенно повышала частоту изменчивости во всех облученных вариантах и в большинстве обработанных в M_1 этиленимином необлученных вариантов, за исключением вариантов эстонского происхождения (табл. 1). Наибольший эффект

Таблица 1

Частота дополнительно выявленных СВБ хлорофильных мутаций в M_2 гамма-облученного и обработанного или необработанного этиленимином ярового ячменя 'Харьковский 306'

Место выращивания поколений до облучения $\frac{M_{-1}}{M_0}$	Срок хранения семян до выращивания M_0	Облученные семена				Необлученные семена			
		обработанные ЭИ		не обработанные		обработанные ЭИ		не обработанные	
		Частота дополнительно выявленных СВБ мутаций, %							
		от общего количества семей	от мутировавших семей	от общего количества семей	от мутировавших семей	от общего количества семей	от мутировавших семей	от общего количества семей	от мутировавших семей
Эстония	1	0,87	9,7	0,71	10,0	0	0	0	0
Эстония	5	0,82	16,0	2,05	23,1	0	0	0	0
Харьков	1	1,86	15,9	1,04	13,9	2,56	57,1	0	0
Москва	5	2,89	29,3	0,45	6,1	0,76	25,0	0	0
Эстония	1	1,94	17,1	1,15	13,2	0,67	20,0	0	0
Харьков	5	0,83	6,9	1,12	15,6	0,67	16,7	0	0

наблюдался в вариантах московского происхождения, где выявленные *de novo* мутации составляли в некоторых случаях больше 2% от общего количества изученных семей (которых было в среднем в каждом варианте 600—800). Дополнительно выявленные мутации в трех вариантах московского материала составляли больше четверти всех обнаруженных

мутаций, а в одном варианте — больше половины. Факт отсутствия мутаций в необлученных и необработанных этиленмином вариантах после обработки СВВ показывает, что эффект выявления принципиально не связан с новым мутагенным воздействием.

Эффект выявления СВВ обладает высокой повторяемостью, о чем свидетельствуют результаты ряда опытов, проведенных авторами с целью получения хлорофильных мутантов для физиологических и биохимических исследований. Среди них заслуживают внимания результаты опытов, в которых обработке подвергались не семена облученных растений, а их потомства. Такой опыт был поставлен в семи повторностях, из которых шесть по количеству как мутаций (семей с изменениями), так и мутантов (измененных растений) достоверно превышают варианты без обработки (колосья тех же семей, которые имелись в обработанных вариантах). В вариантах без обработки СВВ средняя частота хлорофильных мутаций была 1,70% и мутантов 0,43%. Обработка повышает частоту мутаций до 3,60% и мутантов до 0,91%, т. е. частота как мутировавших семей, так и мутантных растений повышается примерно на 110%.

Аналогичность действия температурного фактора и вышеуказанных биологически активных веществ проявляется не только в повышении частоты измененных форм, но и в изменении фенотипа хлорофильной мутации — например, в переходе *albina* в *xantha* или *viridis*, который неоднократно встречался в наших опытах под действием как температурного, так и химического фактора (Орав и др., 1971). Это заставляет предполагать и сходство механизмов явления. На наш взгляд, вероятнее всего, что и влияние низких температур реализуется через вызванные этими температурами изменения в системах эндогенных биологически активных веществ.

О возможной частоте скрытых рецессивных мутаций

Подавляющая масса индуцированных мутаций — рецессивные, и достоверные сообщения о получении индуцированных доминантных мутаций имеются в основном в работах с так наз. супермутагенами (Зоз, 1968). Поэтому при оценке теоретической частоты мутантных гено- и фенотипов в мутировавшей семье в радиобиологических исследованиях без особой ошибки можно исходить из рецессивности. Существенным действующим фактором в этом случае является жизнеспособность мутанта и его фертильность, т. е. выживаемость мутантного фенотипа по сравнению с доминантной гомозиготой и гетерозиготой (для упрощения модели в дальнейшем коэффициент выживаемости R_A генотипа AA приравнивается к единице, что, в случае хлорофильных мутаций, на наш взгляд, не должно вызывать существенной ошибки).

Теоретическая частота мутантных гомозигот в процентах от всех растений при их различной выживаемости до 20-го поколения приведена на рисунке. Полной летальности, которая свойственна всем формам *albina* и многим другим, соответствует кривая 0,0. Рисунок показывает, что даже при 60%-ной выживаемости гомозигот их частота быстро падает и они практически элиминируются из популяции уже до 20-го поколения. Еще быстрее идет элиминация летальных или маложизнеспособных гомозигот.

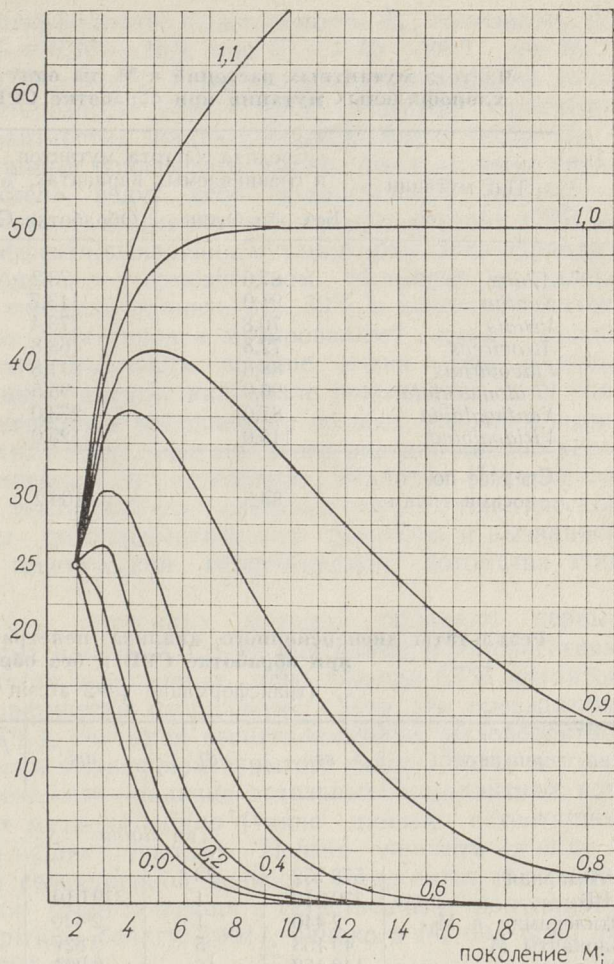
График также показывает, что изучение частот рецессивных хлорофильных мутантов в поколениях M_3 — M_4 , в которых эти мутации наиболее интенсивно изучаются, дает мало ценной информации в популяционно-генетическом отношении, так как падение их частоты в ранних поколениях начинается лишь у летальных или почти летальных форм, у

форм же со средней, но пониженной по сравнению с «нормальным» фенотипом выживаемостью, в этих поколениях частота мутантов даже повышается.

Сравнение пенетрантности мутаций по типам хлорофильных нарушений при обработке СРВ и без обработки проводилось только для таких типов мутаций, в которых сравниваемые мутации имелись в нескольких вариантах. Всего таких типов накопилось 8 (табл. 2), при этом по использованной системе Ю. Калама (1970) часть из них является сборными типами (*xantha*, *viridis*, *atrovirens*), остальные же «чистыми». Большое количество (в пределах сотни и более) сравниваемых мутантных линий имелось в типах *albina*, *viridis*, *atrovirens* и *flavoviridis*, в которых повышение количества мутантов на мутацию было в пределах 100% или более. Заметного эффекта обработка СРВ не дала по типам *viridomaculata* и *viridoalbina*, притом не только в среднем, но и по вариантам. Трудно объяснить причину этого явления, поскольку объем материала по этим мутациям пока ограничен.

Во всех вариантах опыта по происхождению и срокам хранения семян до облучения (схему опыта см. табл. 1) имелись мутации двух типов — *albina* и *viridis*. Был проведен дисперсионный анализ на изменчивость пенетрантности этих типов с применением СРВ и без него (частоты мутантов на мутацию предварительно были трансформированы), результаты которого приведены в табл. 3. Эти результаты показывают, что единственным фактором, оказывающим существенное влияние на проявление мутаций данных типов в M_3 , является предпосевная обработка семян раствором СРВ. У типа *viridis* довольно большое взаимодействие наблюдается между действием СРВ и вариантами M_1 (происхождение, хранение). Другие взаимодействия в обоих случаях незначительны.

Каким образом подойти к решению поставленного вопроса, т. е.



Теоретическая частота рецессивных хлорофильных мутантов с разным коэффициентом выживаемости у самоопыляющихся растений в поколениях после мутагенного воздействия. Цифры на кривых — значения коэффициента выживаемости (R_a), на вертикали — частота мутантов в семьях с мутациями.

Таблица 2

Частота мутантных растений в M_3 на одну мутацию по типам хлорофильных мутаций при обработке СРВ и без обработки

Тип мутации	Средняя частота мутантов в сравниваемых вариантах, ‰		Повышенные частоты, %
	Без обработки	Обработка СРВ	
<i>Albina</i>	87,6	173,2	97,7
<i>Xantha</i>	91,0	113,7	24,9
<i>Viridis</i>	70,8	173,4	144,9
<i>Atrovirens</i>	72,3	163,8	126,6
<i>Flavoviridis</i>	88,6	211,8	139,1
<i>Viridomaculata</i>	96,0	95,5	-0,5
<i>Xanthoalbina</i>	87,0	273,0	213,8
<i>Viridoalbina</i>	115,0	125,0	8,7
Среднее по восьми типам	88,5	166,2	87,7

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа пенетрантности мутаций M_3 при обработке СРВ и без обработки
(трансформация $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{p}$)

Тип изменчивости	ss	df	ms	F фактическое	F табличное	
					0,05	0,01
Тип <i>albina</i>						
Суммарная	578 752	23				
СРВ	379 010	1	379 010	40,93	4,49	8,53
Этиленимин в M_1	2 440	1	2 440	0,26	4,49	8,53
Варианты M_1	49 133	5	9 827	1,06	2,85	4,44
Остаточная	148 169	16	9 261			
Тип <i>viridis</i>						
Суммарная	1 381 918	23				
СРВ	556 322	1	556 322	14,85	4,84	9,85
Этиленимин в M_1	9 923	1	9 923	0,26	4,84	9,85
Варианты M_1	88 565	5	17 713	0,47	3,20	5,32
Взаимодействие: СРВ/варианты	314 942	5	62 988	1,68	3,20	5,32
Остаточная	412 166	11	37 470			

оценить возможную частоту «скрытого фонда» мутаций? По всей вероятности, нет никаких оснований считать, что СРВ выявляет весь фонд изменений, потому что для подобного утверждения следовало бы исходить из неспецифичности реакции мутаций на дополнительное химическое воздействие, или, другими словами, из однотипности нормы реакции разных типов мутаций и разных мутировавших генов одного и того же типа хлорофильного нарушения на действие СРВ, чего в действительности быть не может.

В изученном поколении (M_3) теоретически ожидаются следующие частоты рецессивных мутантов в мутировавшей семье (рисунок): при пол-

ной летальности, т. е. коэффициенте выживаемости R_x , гомозиготы 0,0 составляют 16,7%, при $R_x = 0,20$ — 21,9, при $R_x = 0,40$ — 26,5, при $R_x = 0,60$ — 30,1, при $R_x = 0,80$ — 34,2% и при выживаемости, равной доминантной гомозиготе и гетерозиготе ($R_x = 1,00$) — 37,5%. Сравнение реальных величин пенетрантности, наблюдаемых в опыте (табл. 2), с этими ожидаемыми величинами показывает, что значительно ниже своих «генетических возможностей» ведут себя мутанты типа *viridoalbina* и, в частности *viridomaculata*, т. е. именно те типы, у которых СРВ не показало существенного эффекта выявления мутаций. Эти типы обладают пониженной жизнеспособностью в гомозиготном состоянии, но далеко не летальны. Таким образом, если принять 20—30% в качестве возможной частоты встречаемости этих типов в мутировавшей семье, можно прийти к выводу, что их пенетрантность вообще низка и при помощи дополнительных выявляющих воздействий мало повышается, т. е. указанные типы обладают неполным проявлением во всех условиях выращивания. Как было отмечено выше, причину этого явления трудно установить, но некоторые имеющиеся в литературе аналогии (Hagemann, Scholz, 1962) наводят на мысль о более сложных случаях генетической детерминации с участием цитоплазматических факторов и вызванной подобными причинами генетической гетерогенности потомства этих мутаций.

Наибольшим количеством изученных мутаций обладают первые четыре типа из приведенных в табл. 2. Среди них *albina* в гомозиготном состоянии летальна, а частота выявленных при помощи СРВ мутантов несколько превышает теоретически ожидаемую. Хотя это превышение недостаточно (17,3 и 16,7%), учитывая вышеизложенное, маловероятно, что мы имеем дело с полным выявлением скрытого фонда. Более вероятно, что общую картину искажает наличие отдельных доминантных или неполностью доминантных мутаций *albina* (такие данные встречались как в литературе, так и в наших опытах). Нельзя упустить из виду и возможность повышенной селекционной ценности гетерозигот по хлорофильным леталям, которая была показана в естественных популяциях *Dactylis glomerata* L. (Apirion, Zohary, 1961), однако в M_3 она вряд ли может играть существенную роль.

Меньший эффект дает СРВ по мутациям типа *xantha*. Интересно отметить, что при различиях в реакции на СРВ частоты мутантов на мутацию у большинства типов мутаций очень близки — пенетрантность всех мутаций находится в пределах 7—9% (за исключением не поддающихся выявлению *viridomaculata* и *viridoalbina*). В M_2 подобное явление у ячменя отмечено Вальтером (Walther, 1969), который показал, что количество мутантов на одну мутацию у разных типов хлорофильных нарушений близко и мало зависит от сорта, дозы и погодных условий, однако значительно зависит от типа облучения — при γ -облучении по вариантам 2,2...3,2, а при облучении тепловыми нейтронами — 1,7...2,3 (средние показатели соответственно 2,5 и 2,0).

У более витальных типов мутаций *viridis*, *atrovirens*, *flavoviridis* и *xanthoalbina* эффект СРВ высок и приближается к теоретически ожидаемому пределу, при этом также не исключена возможность частичной или полной доминантности некоторых мутировавших генов.

В итоге можно сказать, что полученные данные показывают, что у шести типов мутаций из восьми изученных СРВ выявляет значительную (во всяком случае большую) часть скрытого фонда мутантов в семьях с мутациями, а у мутаций типа *albina*, по-видимому, реализация фонда мутантов близка к полной.

Выводы

1. Предпосевная обработка семян растений M_1 или последующих поколений после мутагенного воздействия раствором СРВ значительно увеличивает выход хлорофильных мутантов в семьях с мутациями.

2. Действие СРВ, выявляющее скрытые наследственные изменения, аналогично действию низких температур при прорастании, а также действию низких концентраций этиленмина и солянокислого гидразина.

3. Повышение пенетрантности хлорофильных мутаций под действием СРВ неодинаково у разных типов мутаций — она повышается вдвое и больше у типов *albina*, *viridis*, *atrovirens*, *flavoviridis* и *xanthoalbina*, а у более редких типов *viridomaculata* и *viridoalbina* эффект отсутствует. При исходной частоте мутантов в мутировавшей семье 7—9%, их частота после обработки СРВ в вышеуказанных пяти типах достигает значений, близких к ожидаемым частотам рецессивного гена, летального в гомозиготном состоянии или с пониженной выживаемостью.

ЛИТЕРАТУРА

- Зоз Н. Н., 1968. Методика использования химических мутагенов в селекции сельскохозяйственных культур. В сб.: Мутационная селекция: 217—230.
- Калам Ю., 1970. О классификации хлорофильных мутаций ячменя. Изв. АН ЭССР. Биол. **19** (2): 172—177.
- Орав Т., 1963. Влияние гамма-облучения семян на морфогенез и наследственность ячменя. Автореф. дисс. канд. биол. н. Таллин.
- Орав Т., Шангин-Березовский Г., Орав И., 1971. Радиационный мутагенез и модифицирующие его условия. Таллин (в печати).
- Фомина А., Дегтерева З., Вески Р., Побуль Л., 1970. Стимулятор роста растений из керогена эстонского сланца-кукерсита (СРВ). В сб.: Теоретические основы действия физиологически активных веществ и эффективность удобрений их содержащих: 242—246. Днепропетровск.
- Шангин-Березовский Г. Н., 1965. Частота и спектр хлорофильных мутаций после обработки этиленмином семян второго поколения γ -облученного ячменя. Изв. АН СССР, сер. биол. (6): 859—870.
- Шангин-Березовский Г. Н., Орав Т., Орав И., 1969. Влияние предпосевной обработки семян M_2 γ -облученного ячменя солянокислым гидразином на частоту и спектр хлорофильных мутаций. Изв. АН ЭССР. Биол. **18** (1): 29—39.
- Apirion D., Zohary D., 1961. Chlorophyll lethal in natural populations of the orchard grass (*Dactylis glomerata* L.). A case of balanced polymorphism in plants. *Genetics* **46** (4): 393—399.
- 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_2 , Colchicin und Hitze auf Gerste. *Z. Pflanzenzücht.* **38**: 397—429.
- Hagemann R., Scholz F., 1962. Ein Fall geninduzierter Mutationen des Plasmotypus bei Gerste. *Züchter* **32** (2): 50—59.
- Hallquist C., 1924. Chlorophyllmutanten bei Gerste. *Hereditas* **5** (1): 49—83.
- Hänsel H., 1960. Beobachtungen über albinotische und virescente Chlorophyllaberranten und deren Nachkommen bei Gerste (*Hordeum vulgare* convar. *distichon*). *Z. für Vererbungslehre* **91**: 358—372.
- Nybohm N., 1955. The pigment characteristics of chlorophyll mutations in barley. *Hereditas* **41**: 483—498.
- Walther F., 1969. Effectiveness of mutagenic treatments with ionizing radiation in barley. In: *Induced Mutat. Plants*: 261—270. Vienna.

TOIVO ORAV, IVI ORAV

INDUTSEERITUD KLOROFÜLLMUTATSIOONIDE PENETRANTSUSE MUUTMISEST BIOLOOGILISELT AKTIIVSETE AINETEGA

Resümee

Eelmiste katsete tulemused kinnitasid, et kiiritatud taimede seemnete külveelne töötlemine etüleenimiini või soolhappehüdrasiini nõrgakontsentratsiooniliste lahustega suurendab oluliselt klorofüllmutantide esiletulekut nendest seemnetest kasvanud põlvkonnas. Kuna kasutatud doosid olid lähedased stimuleerivatele, püstitati tööhüpotees, et ilmuti-eft on omane kõigile biostimulaatoritele. Hüpoteesi kontrollimiseks kasuti M_2 või M_3 põlvkonna seemneid pärast külvi ENSV TA Keemia Instituudis põlevkivist sünteetisid kasvustimulaatoriga (CPB), mis keemiliselt kujutab endast polüfunktsionaalsete hapete segu molekulaaluga 100—1100 ja empiirilise valemiga $C_{53}H_4O_{22}N_3$.

Katsed näitasid, et mutantide sagedus muteerunud liinides suurenes enamikul kasvustimulaatoriga töödeldud klorofüllmutatsioonitüüpidel (*albina*, *viridis*, *atrovirens*, *flavoviridis* ja *xanthoalbina*) kahekordseks või isegi rohkem. Tunduvalt nõrgem oli efekt tüübil *xantha* ning puudus harvem esinevatel tüüpidel *viridoalbina* ja *viridomaculata*. Klorofüllmutatsioonide penetrantsuse järsk tõus kasvustimulaatori toimel esines kõigis katsetes. See näitab, et ilmutiefektile on omane kõrge korratavus.

Kasvustimulaatori mõjul toimunud mutantide esinemissageduse suurenemise võrdlemine teoreetiliste ooteväärtustega, mis on olemas erinevate üleelamiskoefitsientidega retsessiivse monofaktoriaalse mudeli kohta (joonis 1), näitas, et kasvustimulaator tõi esile valdava osa peiteliste pärilike muutuste fondist, kusjuures tüübi *albina* puhul oli mutantide sagedus lähedane ooteväärtusele.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Toimetusse saabunud
26. VI 1970

TOIVO ORAV, IVI ORAV

ON THE INCREASE OF THE PENETRANCE OF INDUCED CHLOROPHYLL MUTATIONS BY USING BIOLOGICALLY ACTIVE SUBSTANCES

Summary

In our previous experiments it was demonstrated that a presowing treatment of irradiated M_2 barley seeds with low concentrations of ethyleneimine or hydrochloric hydrazine brings about a significant increase in the output of chlorophyll mutants in the generation grown from the treated seeds. As the doses applied in these experiments were close to the stimulating ones, a working hypothesis was advanced that the revealing effect is peculiar to all biological stimulators. In the present study the hypothesis was proved by presowing soaking or postsowing watering of M_2 or M_3 seeds with aqueous solutions of the oil-shale growth stimulator (CPB) synthesized at the Institute of Chemistry of the Academy of Sciences of the Estonian SSR. This stimulator is a complex mixture of polyfunctional acids with a molecular weight of 100...1100 and empirical formula $C_{53}H_4O_{22}N_3$.

The experiments demonstrated that under the treatment with CPB in most examined types of chlorophyll mutations (*albina*, *viridis*, *atrovirens*, *flavoviridis* and *xanthoalbina*) the frequency of mutated plants in the mutant strains was twice or more increased. Somewhat weaker was the revealing effect of CPB in the strains of the *xantha* type. No effect was obtained in the more rare types *viridoalbina* and *viridomaculata*.

A comparison of mutant frequencies increased under the action of CPB with theoretical values of frequencies of recessive monofactorial mutations in mutant strains of M_3 with different survival indexes indicates that under the action of CPB a great part of latent mutants is revealed. In the *albina* type the frequency of mutants was close to the theoretical maximum value.

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

Received
June 26, 1970