

Тойво ОРАВ, Иви ОРАВ

УДК 581.154

ЧАСТОТА ХЛОРОФИЛЬНЫХ МУТАЦИЙ У ПОТОМСТВА РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ПОДАВЛЕНИЯ В M_1 ПОСЛЕ ОБРАБОТКИ N-НИТРОЗО-N-МЕТИЛМОЧЕВИНОЙ

Вопрос о зависимости частоты мутирования в M_2 и последующих поколений от физиологических показателей M_1 , кроме теоретического интереса (например, связь морфозов с мутациями), имеет большое практическое значение, так как обнаружение существенных корреляций между генетическими и физиологическими эффектами позволило бы значительно сократить объем селектуемого материала в M_2 , т. е. начинать отбор уже в M_1 .

Попытки такого рода были предприняты в связи с установлением у сои и гороха корреляции между частотой мутаций в M_2 и числом бесхлорофильных пятен на листьях растений M_1 . Дальнейшие исследования, однако, показали (Мальченко, 1968), что эта корреляция не всегда имеет место и в значительной мере зависит от мутагена и сорта. У пшеницы Н. Н. Зоз (1972) получила под действием N-нитрозо-N-этилмочевины в M_1 в зависимости от концентрации 5,1—25% мутантных растений. В то же время частота морфозов у них была очень низкой. Однако, у других культур доминантные мутации оказались крайне редкими.

Г. Н. Шангин-Березовский (Орав и др., 1972; Шангин-Березовский, 1974) показал, что выход мутаций в M_2 может быть связан с повреждающим действием мутагена в M_1 . Им было выдвинуто также предположение, что активное выделение мутаций имеет место в таких вариантах опыта, «... где постмутагенное восстановление сочеталось с повреждающим действием мутагена, причем последнее преобладало» (Шангин-Березовский, 1979). Исходя из этого предположения, он проанализировал большой опытный материал М. И. Питиримовой, полученный после обработки этиленимином ярового ячменя 'Мари'. Однако, поскольку материал этот не был получен с целью проведения специального исследования связи физиологической депрессии и мутационной изменчивости, не было возможности сравнить развитие конкретной семьи M_2 с развитием его родителя в M_1 и анализ был проведен на уровне плюс-минус-балльной оценки по знакам отклонений показателей растений-носителей мутаций от средних показателей вариантов (Шангин-Березовский, 1979).

Авторы настоящего сообщения провели опыт, в котором сухие семена ярового ячменя сорта 'Мийна' обрабатывались растворами химических мутагенов разных концентраций и двух рН (5,0, 7,0). Схема опыта и применение концентрации приведены в табл. 1, откуда видно, что значительно эффективнее других мутагенов по выходу хлорофильных мутаций оказалась НММ. После воздействия НДММ частота мутаций только в одном случае превышала 1%, а количество семей с мутациями в вариантах было меньше 10. После обработки КНСО

Частота хлорофильных мутаций в M_2 в популяциях, полученных от обработки химическими мутагенами в разных условиях

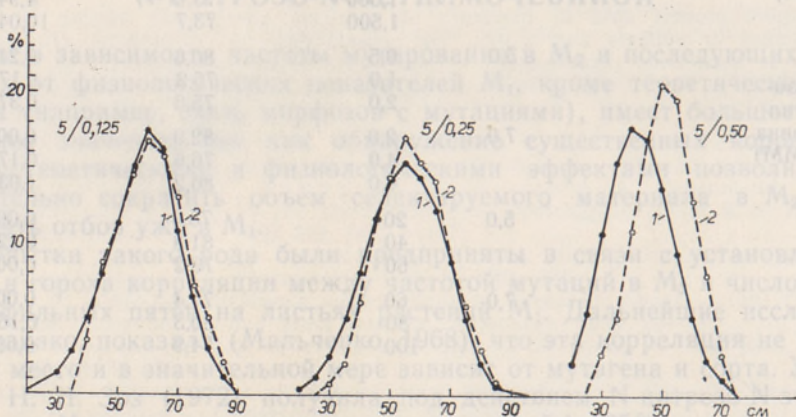
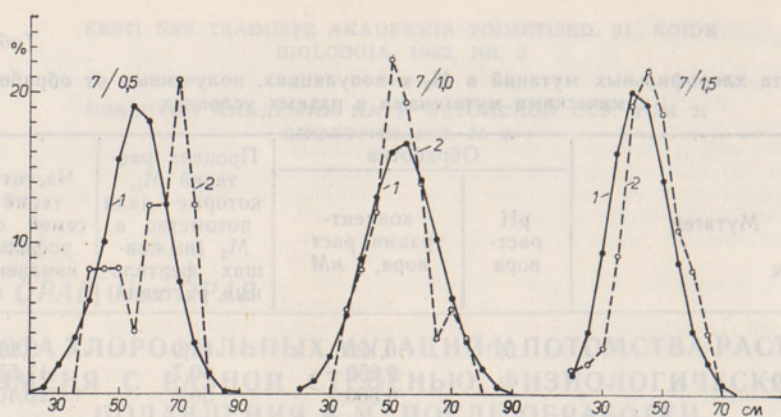
Мутаген	Обработка		Процент растений M_1 , которые дали потомство в M_2 (выживших фертильных растений)	Частота мутаций (% семей с хлорофильными изменениями)
	pH раствора	концентрация раствора, мМ		
N-нитрозо-N-метилмочевина (НММ)	5,0	0,125	84,9	3,86
		0,250	80,7	11,55
		0,500	50,7	10,40
	7,0	0,500	85,0	0,76
		1,000	73,0	4,94
		1,500	73,7	10,04
N-нитрозо-N-диметилмочевина (НДММ)	5,0	0,5	80,6	0,21
		1,0	75,3	0,17
		2,0	75,6	0,37
	7,0	2,0	82,9	0,00
		4,0	76,6	0,17
		6,0	86,2	1,03
KNCO (цианат калия)	5,0	20	75,0	0,00
		40	81,3	0,12
		60	79,2	0,00
	7,0	60	77,4	0,00
		80	80,3	0,16
		100	74,9	0,60

встречались только отдельные мутации. Таким образом, более детально анализу имело смысл подвергать только варианты с обработкой НММ. Итогам этого анализа и посвящено настоящее сообщение.

У всех растений M_1 определяли следующие признаки: высоту растения (см), длину колоса (без остей) и остей (см), количество продуктивных стеблей. По значению изученных признаков растения распределялись по классам. Классовым промежутком (интервалом) для высоты растений было принято 5 см, для длины колоса — 1 см, для количества стеблей — естественные варианты (единицы). Длина остей как показатель, неоднозначно связанный с постмутагенной депрессией, в настоящем сообщении не рассматривается.

В M_2 регистрировали семьи, в которых встречались хлорофильные мутации, и определяли их распределение по классам количественных признаков M_1 . Сравнение на первом этапе проводили графически. Пример такого сравнения по высоте растений приведен на рисунке. Наблюдаются две тенденции: во-первых, отсутствие хлорофильных мутаций в потомстве крайних левых классов (самых низкорослых в M_1) в пяти вариантах из шести, в двух случаях «пустыми» остаются три левых варианта (=15 см высоты растений); во-вторых, распределение семей с мутациями сдвинуто вправо по сравнению с распределением у всей популяции. Аналогичная картина наблюдается и на графиках распределения по длине колоса (которая, как известно, коррелирует с высотой растений) и количеству продуктивных стеблей.

Достоверность эффекта можно определить разными математическими критериями. Мы проверили достоверность отклонения распределений вправо и сравнили между собой средние показатели изученных признаков всей популяции и средние тех растений M_1 , в потомстве которых встречались хлорофильные мутации. В качестве критерия



Распределение растений всей популяции (1) и носителей хлорофильных мутаций (2) по классам высоты растений M_1 (%). Цифры обозначают рН и концентрацию раствора обработки.

достоверности применялся критерий t . Результаты статистического анализа по трем признакам приведены в табл. 2.

Сравнение средних всей популяции и растений-носителей мутаций показывает, что в некоторых вариантах между ними имеются весьма значительные различия, достигающие по высоте растений 6—7 см, по длине колоса 1 см и по количеству продуктивных стеблей 0,8 единицы (табл. 2). Однако в варианте с рН 7,0 и концентрацией 0,5 мМ, где различия оказались наибольшими по абсолютной величине, они были недостоверными из-за малого количества выделенных мутаций. Зато в вариантах наиболее сильного воздействия НММ (рН 5+0,5 мМ и рН 7,0+1,5 мМ) сдвиг средних был существеннее по всем изученным признакам, а по высоте растений в варианте с рН 5 и концентрацией мутагена 0,25 мМ (табл. 2).

Хотя мы склонны объяснить отсутствие хлорофильных мутаций в крайних низких вариантах избирательным элиминированием носителей менее жизнеспособных мутаций, результаты опыта не говорят однозначно в пользу этой гипотезы: достоверный эффект наблюдается как в варианте с наибольшим элиминированием поврежденных растений (рН 5+0,5 мМ; фертильных растений чуть более 50%, см. табл. 1), так и в варианте, где фертильных растений в M_1 было на 20% больше (рН 7+1,5 мМ). Однако, эти варианты имеют одну общую черту: если в других вариантах примерно 20% растений просто погибает, то вари-

Таблица 2

Сравнение средних показателей количественных признаков обработанной мутагеном популяции M_1 и растений, в потомстве которых в M_2 были обнаружены хлорофильные мутации (ХМ)

рН раст-вора	Концентрация раст-вора, мг/л	Высота растений, см				Длина колоса, см				Количество продуктивных стеблей			
		Общее число семей в M_2	Среднее всей популяции в M_1	Число семей в M_2 с ХМ	Среднее исходных растений с ХМ	Общее число семей в M_2	Среднее всей популяции в M_1	Число семей в M_2 с ХМ	Среднее исходных растений с ХМ	Общее число семей в M_2	Среднее всей популяции в M_1	Число семей в M_2 с ХМ	Среднее исходных растений с ХМ
5,0	0,125	1255	60,3±0,46	62	62,4±1,86	1376	5,7±0,06	67	5,8±0,29	1690	2,0±0,05	69	2,4±0,35
	0,250	1274	56,5±0,44	174	58,7±1,08	1297	5,4±0,06	183	5,6±0,15	1602	2,2±0,06	185	2,4±0,18
	0,500	1225	46,5±0,42	139	53,9±1,14	1304	4,7±0,06	149	5,6±0,17	1326	2,1±0,06	149	2,7±0,25
7,0	0,500	1508	57,9±0,36	12	63,8±4,03	1623	5,4±0,05	13	6,4±0,58	1836	1,9±0,05	13	2,7±0,63
	1,000	1401	51,9±0,41	73	51,8±1,45	1480	5,1±0,06	79	5,2±0,21	1552	1,9±0,05	79	1,9±0,16
	1,500	1359	47,3±0,37	158	51,0±0,92	1397	4,6±0,06	163	5,0±0,15	1436	1,8±0,04	165	2,2±0,12
Контроль (вода)		632	56,8±0,9			720	5,4±0,06			838	1,9±0,05		

Примечание. Средние значения растений-носителей хлорофильных мутаций, значимо ($p < 0,05$) отличающиеся от средних всей популяции, подчеркнуты.

антам с наибольшим сдвигом средних показателей у носителей хлорофильных мутаций свойственна значительная стерильность выживших до уборки растений — 20,6% в первом случае и 7,1% во втором. В других вариантах (другие мутагены, более слабые воздействия НММ) стерильность растений M_1 находилась в пределах нескольких процентов.

Напомним, что иное (но не альтернативное) объяснение не совпадающему с неизменной популяцией распределению растений-носителей мутаций дано Г. Н. Шангиным-Березовским (1979, с. 364). Как уже было сказано, по его предположению активное выявление мутаций должно иметь место в тех вариантах опыта (в нашем случае и в их классах), в которых постмутагенное восстановление сочетается с повреждающим действием мутагена (такое объяснение исходит из идеи становления мутации в результате нетождественной репарации).

Выяснение сущности описываемого в настоящей статье явления важно как с теоретической, так и с практической точки зрения. Если мы имеем дело с элиминированием в более депрессивных вариантах (классах) растений-носителей хлорофильных мутаций, то этот эффект должен проявляться только у мутаций с пониженной жизнеспособностью. Если же это связано с равновесием восстановления — повреждения, то разработка поднятой нами проблемы может иметь весьма существенное практическое значение для рационализации селекционного процесса с применением индуцированных мутаций. Для решения проблемы следует провести специальное исследование, с одной стороны, с изучением поведения мутаций с несниженной жизнеспособностью, а с другой, с изучением потомства облученных растений, в котором, можно полагать, процессы повреждения-восстановления будут иметь несколько иной, мы бы сказали, более критический характер.

ЛИТЕРАТУРА

- Зоз Н. Н. Некоторые закономерности действия химических мутагенов на растения. — В кн.: Индуцированный мутагенез у растений. Таллин, 1972, 263—269.
- Мальченко В. В. О значении генотипа и мутагенного фактора в экспериментальном мутагенезе сои. — В кн.: Специфичность химического мутагенеза. М., 1968, 223—228.
- Орав Т., Шангин-Березовский Г., Орав И. Радиационный мутагенез и модифицирующие его условия. Таллин, 1972.
- Шангин-Березовский Г. Н. Дифференциальный эффект мутагенов в ранних поколениях опыта. — В кн.: Успехи химического мутагенеза в селекции. М., 1974, 305—309.
- Шангин-Березовский Г. Н. Сопряжение влияния мутагена на развитие M_1 и выход мутаций в M_2 . — Генетика, 1979, 15, 364—366.

*Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР*

Поступила в редакцию
10/VII 1981

KLOROFÜLLMUTATSIOONIDE SAGEDUS N-NITROSO-N-METÜÜLKARBAMIIDIGA TÖÖDELDUD, ERINEVA FÜSIOLOOGILISE DEPRESSIOONIASTMEGA ODRATAIMEDE JÄRGLASTEL

Suviadorasordi 'Miina' seemneid töödeldi keemilise mutageeni N-nitroso-N-metüülkarbaamiidi lahusega kolmes eri kontsentratsioonis (pH 5 ja 7). Koristamisel mõõdeti esimese põlvkonna taimede (M_1) kõrgus ja pea pikkus ning määrati produktiivvõrsete arv. Nende näitajate järgi jaotati taimed klassidesse. Iga sellise klassi taimede järeltulijate (M_2) määrati eraldi klorofüllmutatsioonid. Selgus, et klassides, kuhu kuulusid kõige lühema kõrre ja peaga taimed, klorofüllmutatsioone praktiliselt ei esinenud. Kvantitatiivsete tunnuste keskväertuste võrdlemine populatsioonil tervikuna ja nendel M_1 -taimedel, mille järglastel esines mutatsioon, näitas, et teisel juhul clid kõigi uuritud tunnuste variatsioonid reeglipäraselt märksa suuremad, kusjuures suurema mutatsioonisagedusega variantides olid need erinevused statistiliselt usaldusväärsed.

Katsetulemused ei võimalda täie kindlusega öelda, kas täheldatud efekt sõltub klorofüllmutatsioone kandvate taimede elimineerimisest esimeses põlvkonnas või on legu mitteidentse reparatsiooniga kaasneva ilminguga.

ON THE FREQUENCY OF CHLOROPHYLL MUTATIONS IN THE OFFSPRING OF M_1 PLANTS WITH A DIFFERENT DEGREE OF PHYSIOLOGICAL DAMAGE AFTER TREATMENT WITH N-NITROSO-N-METHYLUREA

The seeds of the summer barley variety 'Miina' were treated with a solution of N-nitroso-N-methylurea at pH 5 and 7 and in three different concentrations. The plant height and ear length of the mature plants of the M_1 generation were measured and the number of productive tillers was estimated. The plants were distributed into groups by these indices. In the M_2 generation the chlorophyll mutations of each group were counted. It appeared that in the groups with the smallest plant height and ear length there were no chlorophyll mutations. The comparison of the mean values of the quantitative features of the whole population and those of the M_1 generation plants having mutations in the M_2 generation showed that in the latter case the mean values of all features studied were considerably higher. In the variants with a higher frequency of mutations the differences were statistically sufficient.