

УДК 575.23 : 633.11 : 547.495.4

Майму ТОХВЕР

## ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗМЕНЕНИЙ У ПШЕНИЦЫ ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ХИМИЧЕСКИМИ МУТАГЕНАМИ

Перспективность использования методов химического мутагенеза в практической селекции, а также в изучении изменчивости и наследуемости отдельных признаков у растений в настоящее время не вызывает сомнений. Основы этого метода заложены исследованиями Института химической физики АН СССР в начале 60-х гг. За более чем двадцатилетний период при помощи химических мутагенов получено свыше 120 сортов растений, в том числе 30 сортов пшеницы (Сальникова, 1983).

Пшеница занимает ведущее место в энергетическом и питательном балансе человека и является основным поставщиком белка для людей и сельскохозяйственных животных (Неттевич, 1982). По посевным площадям и валовым сборам зерна пшеница значительно опережает другие зерновые культуры. Поэтому, несмотря на большое число высокопродуктивных сортов (урожайность до 70—80 ц/га и больше), обладающих другими ценными свойствами, имеет немаловажное значение дальнейшее селекционное улучшение этой культуры.

Перспективным методом в этом отношении является индуцированный химическими соединениями мутагенез, при помощи которого уже получен ряд форм и сортов пшеницы, отличающихся не только высокой урожайностью, но и повышенным содержанием белка в зерне и улучшенным его аминокислотным составом (Лукияненко, Жогин, 1973; Созинов, 1979; Жогин, Алфимов, 1981).

Самыми эффективными химическими мутагенами для индукции генетических, морфологических, физиологических и биохимических изменений считают НММ (N-нитрозо-N-метилмочевина), НЭМ (N-нитрозо-N-этилмочевина), НДММ (N-нитрозо-N-диметилмочевина), ДАБ (1,4-бисдиазоацетилбутан), ЭИ (этиленимин), ДМС (диметилсульфат), ДЭС (диэтилсульфат), ЭМС (этилметансульфонат) (Рапопорт, 1960, 1966; Зоз и др., 1965; Хвостова и др., 1971).

Чаще всего при работе с пшеницей используются N-нитрозо-N-алкилмочевинны, что объясняется исключительно высокой частотой появления доминантных мутаций при их действии на растения (Гуманов и др., 1966). При этом наибольшим мутагенным эффектом обладают НЭМ и НММ. Из-за большей токсичности последний используется в более низких концентрациях, чем НЭМ. Предполагается, что при воздействии N-нитрозоалкилмочевин на организм происходит несколько реакций с ДНК (как алкилирование, нитрозирование, карбамоилирование), которые совместно несут ответственность за тот мощный мутагенный эффект, который наблюдается при этом.

Эффект мутагенов на пшеницу может проявляться как в виде хорошо заметных морфологических изменений, так и физиологических и биохимических сдвигов. Неизменные по внешнему виду растения могут содержать большое количество мелких генотипических отклонений, — это, например, изменения продуктивности и качества зерна.



После обработки химическими мутагенами у пшеницы наблюдаются изменения:

- 1) колоса — форма, окраска, размеры, наличие или отсутствие остей;
- 2) зерна — форма, размеры, окраска, консистенция;
- 3) листьев — размеры, окраска, наличие или отсутствие воскового налета;
- 4) стебля — высота, толщина, окраска;
- 5) корневой системы;
- 6) показателей продуктивности — масса 1000 семян, число продуктивных стеблей, масса семян с растения и т. д.;
- 7) физиологические — восприимчивость или резистентность к заболеваниям, ранне- или позднеспелость, морозостойкость и т. д.
- 8) биохимические — содержание белка и аминокислот, активность ферментов и т. д.

Многие из этих изменений не представляют практического интереса, но могут быть использованы при решении проблем генетики и эволюции данного вида (Тохвер, Прийлинн, 1975).

Особого внимания заслуживают изменения, влияющие на качество зерна, а следовательно, и муки и хлеба (Тохвер, 1980, 1981, 1982). Часто они остаются вне поля зрения исследователей, работающих в области мутагенеза, так как их усилия направлены на получение и использование мутаций с четким фенотипическим проявлением. Меньшее внимание уделяется мутациям со слабыми изменениями. К ним относятся мутации полимерных генов, обуславливающие развитие количественных признаков зерна (содержание белка и аминокислот) и его технологических особенностей.

Отбор по фенотипическим изменениям может привести к выявлению изменений и по качеству зерна, так как некоторым морфологическим изменениям могут сопутствовать изменения в количестве и качестве белка в зависимости от их сцепленности. Отмечено, что высоким содержанием белка отличаются многие плотноколосые, а также компактоиды, остистые мутанты и сферококконды (Лукьяненко, Жогин, 1973; Прийлинн и др., 1975; Тохвер, Прийлинн, 1977; Мустафаев и др., 1981). Однако, теми же авторами показано, что морфологические признаки (тип колоса) не могут служить достоверным индикатором определенного количества белка, потому что среди всех отмеченных выше морфологических типов встречаются и линии с низким содержанием белка.

Кроме того, у пшеницы часто происходит индуцирование мутаций по количеству и качеству белка без заметных морфологических изменений. Например, мутагеном ЭМС индуцирован ряд мутантов с повышенным содержанием белка, но с морфологическим типом исходного сорта (Schmalz и др., 1978). Таким же примером могут служить опыты, проведенные с ячменем (Тягт, 1983) и яровой и озимой пшеницей 'Норрена' и 'Мионовская юбилейная' (устные данные М. Тохвер).

Чтобы не вызывать резких морфологических изменений, семена ячменя обрабатывали слабыми дозами НММ и ДАБ, пшеницы — НЭМ и НММ. По сравнению с контролем наблюдалось повышение коэффициента вариации содержания белка в обработанных мутагенами вариантах  $M_2$  и  $M_3$ . Наибольшее увеличение отмечалось в вариантах, обработанных 0,005% НЭМ и 0,01% НММ.

Из этих опытов следует, что отбор на повышение содержания белка целесообразно проводить не только среди морфологически измененных мутантов, но и среди обработанного мутагенами, но морфологически неизменного потомства.

Однако большим препятствием на этом пути является отсутствие быстрых и неdestructивных методов определения содержания белка в зерне. Поэтому в настоящее время в связи с проблемами качества на



первое место выдвигаются вопросы разработки новых методов оценки селекционного материала.

Все чаще стали обращаться к методам биохимической генетики, исследуя в качестве основных объектов запасные белки злаковых, их структуру и функции. У пшеницы таким объектом является глиадин — главный белковый компонент эндосперма зерна, имеющий специфический молекулярный состав, характерный для отдельных сортов и биотипов. Более того, доказано, что от компонентного состава глиадина зависит качество хлеба (Созинов и др., 1974; Меджидова, 1986). Поэтому в селекции для маркирования различных генотипов пшеницы стали использовать электрофоретический спектр глиадина.

Начаты работы по использованию глиадина как маркера ценных хозяйственных признаков (Созинов и др., 1974; Конарев, 1975; Меджидова, 1986). Исследуются коррелятивные связи между этими признаками и отдельными компонентами глиадина.

Установлено, что различные компоненты или их группы, т. н. блоки, коррелируют с отдельными технологическими показателями. Это обстоятельство создает возможность селекции на конкретный белковый блок с целью улучшения качества зерна.

В настоящее время представляется своевременным создание коллекций мутантов на основе выделенных морфологических, физиологических и биохимических изменений у растений. Всестороннее исследование этого материала, анализ его генетической изменчивости, комплексное изучение физиологических, биохимических, онтогенетических, иммунологических и других признаков имеет большое значение, так как позволяет включить данный материал в последующую селекционную работу.

В Отделе генетики растений ИЭБ АН ЭССР среди сотен номеров коллекции можно найти примеры всех вышеприведенных мутантов: здесь представлены высокопродуктивные (Т-36, Т-13, 146-155, полученные из сорта 'Норрена'; Л3-24, Л211 из сорта 'Ленинградка'; 5-9, 7-4 из сорта 'Саппо'; 6-11-32 из сорта 'Старке' и т. д.), широколистные, прочностебельные (Т-36, Т-13 из сорта 'Норрена', многие мутанты из сортов 'Мионовская юбилейная' и 'Старке'), раннеспелые с высоким содержанием белка (Т-203 из сорта 'Норрена', 2-91 из сорта 'Старке', 5-5 из сорта 'Мионовская 808'), короткостебельные (2-91 из сорта 'Старке', К-46 из сорта 'Норрена'). У ряда мутантов многие изменения произошли одновременно — раннеспелость может сочетаться с коротким стеблем, высоким содержанием белка, но с низкой продуктивностью, продуктивность — с полегаемостью, продуктивность — с низким содержанием белка и т. д. В редких случаях высокая продуктивность сочетается с повышенным содержанием белка, повышенное содержание белка — с повышенным содержанием лизина (Прийлинн, 1971; Тохвер, Прийлинн, 1977; Прийлинн, и др., 1978; Тохвер, 1980; Прийлинн, Тохвер, 1981).

На важность создания коллекций с разными свойствами указывал в своих работах Н. И. Вавилов. Ему самому принадлежит идея и труд по созданию коллекции мировых растительных ресурсов. Такую же ценность представляют генофонды местных сортов и мутантов, адаптированных к конкретным экологическим условиям.

В заключение можно сказать, что в настоящее время имеются предпосылки для всестороннего и глубокого изучения имеющихся коллекций мутантов, выделения ценных форм для селекции и обмена материалом между селекционерами. Очень важным является сохранение полученных изменений в коллекциях. Даже те формы, которые на первый взгляд не имеют практического значения, могут представлять интерес при изучении путей формирования и развития геномов и видов пшеницы.



## ЛИТЕРАТУРА

- Гуманов Л. Л., Бедняк А. Е., Норенко Н. П. Мутагенное действие N-нитрозоалкилмочевин. — В кн.: Супермутагены. М., 1966, 34—41.
- Жогин А. Ф., Алфимов В. А. Использование мягкой пшеницы в селекции индуцированных мутантов. — В кн.: Применение химических мутагенов в защите среды от загрязнений и в сельскохозяйственной практике. М., 1981, 121—125.
- Зоз Н. Н., Макарова С. И., Колотенко П. В., Сальникова Т. В., Кожанова Н. Н., Григорова Н. В. Мутации у пшеницы, вызванные химическими мутагенами. — Докл. АН СССР, 1965, 163, № 1, 224—226.
- Конарев В. Г. Проблема пищевой и кормовой ценности растительных белков. — В кн.: Растительные белки и их биосинтез. М., 1975, 5—20.
- Лукьяненко П. П., Жогин А. Ф. Использование индуцированных мутантов в селекции мягкой пшеницы. — В кн.: Применение химических мутагенов в сельском хозяйстве и медицине. М., 1973, 190—194.
- Меджидова Г. С. Наследование глиадиновых компонентов и связь их с основными хозяйственно-ценными признаками у гибридов тетраплоидных пшениц. — Авто-Мустафаев И. Д., Рыскаль Г. В., Касумов Г. К. Влияние химических мутагенов на белковый и аминокислотный комплекс озимой пшеницы. — Вестн. с.-х. науки, реф. канд. дис. Баку, 1986, 1981, № 6, 39—41.
- Неттевич Э. Д. Пшеница в мировом земледелии. — Сельское хозяйство за рубежом, 1982, № 3, 7—11.
- Приллинь О. Я. Наследование изменений, выявленных в  $M_1$  и  $M_2$  у яровой пшеницы после воздействия N-нитрозоалкилмочевин. — В кн.: Теория химического мутагенеза. М., 1971, 136—139.
- Приллинь О., Шифрин Ю., Каллас Э., Тохвер М., Вяльютс А. Характеристика мутантов озимой пшеницы, индуцированных N-нитрозо-N-метилмочевинной. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1978, 27, № 4, 263—267.
- Приллинь О., Зоз Н., Тохвер М. Использование метода химического мутагенеза для создания селекционно-ценных форм мягкой пшеницы с высоким содержанием белка. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1975, 24, № 1, 30—34.
- Приллинь О. Я., Тохвер М. Н. Аминокислотный состав белка у мутантов мягкой пшеницы, индуцированных химическими мутагенами. — В кн.: Применение химических мутагенов в защите среды от загрязнений в сельскохозяйственной практике. М., 1981, 131—138.
- Рапорт И. А. Мутагенное действие 1,4-бисдиазоацетилбутана. — Докл. АН СССР, 1960, 130, № 5, 1134—1137.
- Рапорт И. А. Особенности и механизм действия супермутагенов. — В кн.: Супермутагены. М., 1966, 9—23.
- Сальникова Т. В. Факторы, влияющие на спектры и типы мутагенов при химическом мутагенезе. — В кн.: Химический мутагенез и качество сельскохозяйственной продукции. М., 1983, 38—51.
- Созинов А. А. Селекция пшеницы на качество зерна. — В кн.: Селекция и сортовая агротехника озимой пшеницы. М., 1979, 42—43.
- Созинов А. А., Попереля Ф. А., Стаканова А. И. Использование электрофореза глиадина в селекции пшеницы на качество. — Вестн. с.-х. науки, 1974, № 7, 99—108.
- Тохвер М. Фракционный состав белка зерна мутантов мягкой пшеницы, индуцированных нитрозоалкилмочевинами. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1980, 29, № 4, 340—348.
- Тохвер М. Белковый, аминокислотный состав и электрофоретические спектры глиадина в зерне у мутантов мягкой пшеницы. — В кн.: Научно-методические вопросы повышения эффективности селекции сельскохозяйственных растений. Новосибирск, 1981, 139—141.
- Тохвер М. Технологическая оценка мутантов пшеницы. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1982, 31, № 3, 199—207.
- Тохвер М., Приллинь О. Электрофоретическое исследование белков зерна мутантов пшеницы. 1. Электрофоретические спектры глиадинов мутантов, индуцированных у яровой пшеницы сорта 'Норрэна'. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1975, 24, № 2, 146—150.
- Тохвер М., Приллинь О. Содержание и качество протеина в зерне у мутантов мягкой пшеницы. — В кн.: Чувствительность организмов к мутагенным факторам и возникновение мутаций. Вильнюс, 1977, 64—68.
- Тягт Р. Изменение содержания протеина у ярового ячменя под действием НММ и ДАБ. — В кн.: Химический мутагенез и качество сельскохозяйственной продукции. М., 1983, 95—99.
- Хвостова В. В., Зоз Н. Н., Можяева В. С., Черный И. В. Индуцированный мутагенез у пшеницы. — В кн.: Теория химического мутагенеза. М., 1971, 106—121.



Schmalz, H., Abdel-Maboud Abdel-Shafi Ali. Induction and investigation of mutants for quality characters in the bread wheat — results and problems. — Abstr. 1978 Int. Congr. Genetics. Part II. Moscow, 1978, 277.

Институт экспериментальной биологии  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
30/XII 1986

Maimu TOHVER

### KEEMILISTE MUTAGEENIDEGA INDUTSEERITUD MUUTUSED NISUL

On tehtud kokkuvõtte mutageenidega töötlemise tagajärjel tekkinud pärilikest muutustest nisul. Lähtesortidega võrreldes on nisu mutantidel erinevusi mitmetes morfoloogilistes, füsioloogilistes ja biokeemilistes näitajates. Morfoloogiliste markerite puudumise tõttu on raskusi biokeemiliste muutuste identifitseerimisel.

On arutletud mutandise kollektsioonide loomise vajadust. Kollektsoone saaks kasutada niihästi aretus- kui ka teaduslikus töös nisu geneetika ja evolutsiooni probleemide uurimisel.

Maimu TOHVER

### WHEAT MUTANTS INDUCED BY CHEMICAL MUTAGENS

The author deals with the aspects of chemical mutagenesis on wheat — changes in morphology, physiological and biological processes.

The selection, based primarily on morphological characteristics, is not valuable for the identification of biochemical changes in mutants, especially in the mutants with improved protein quantity or quality.

The conclusion is drawn that it is necessary to create the collections of mutants for selection and research for solving specific genetic problems as well as pathways of evolution.