

Radiační a selekční rostliny : sborník stateí / pod red. N.P. Dubinina i V.V. Khvostovoi.

Contributors

Dubinina, Nikolaï Petrovich, 1907-1998.
Khvostova, V. V.

Publication/Creation

Moskva : Atomizdat, 1965.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/jhuc4vza>

License and attribution

You have permission to make copies of this work under a Creative Commons, Attribution, Non-commercial license.

Non-commercial use includes private study, academic research, teaching, and other activities that are not primarily intended for, or directed towards, commercial advantage or private monetary compensation. See the Legal Code for further information.

Image source should be attributed as specified in the full catalogue record. If no source is given the image should be attributed to Wellcome Collection.



Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>



Р А Д И А Ц И Я И С Е Л Е К Ц И Я Р А С Т Е Н И Й

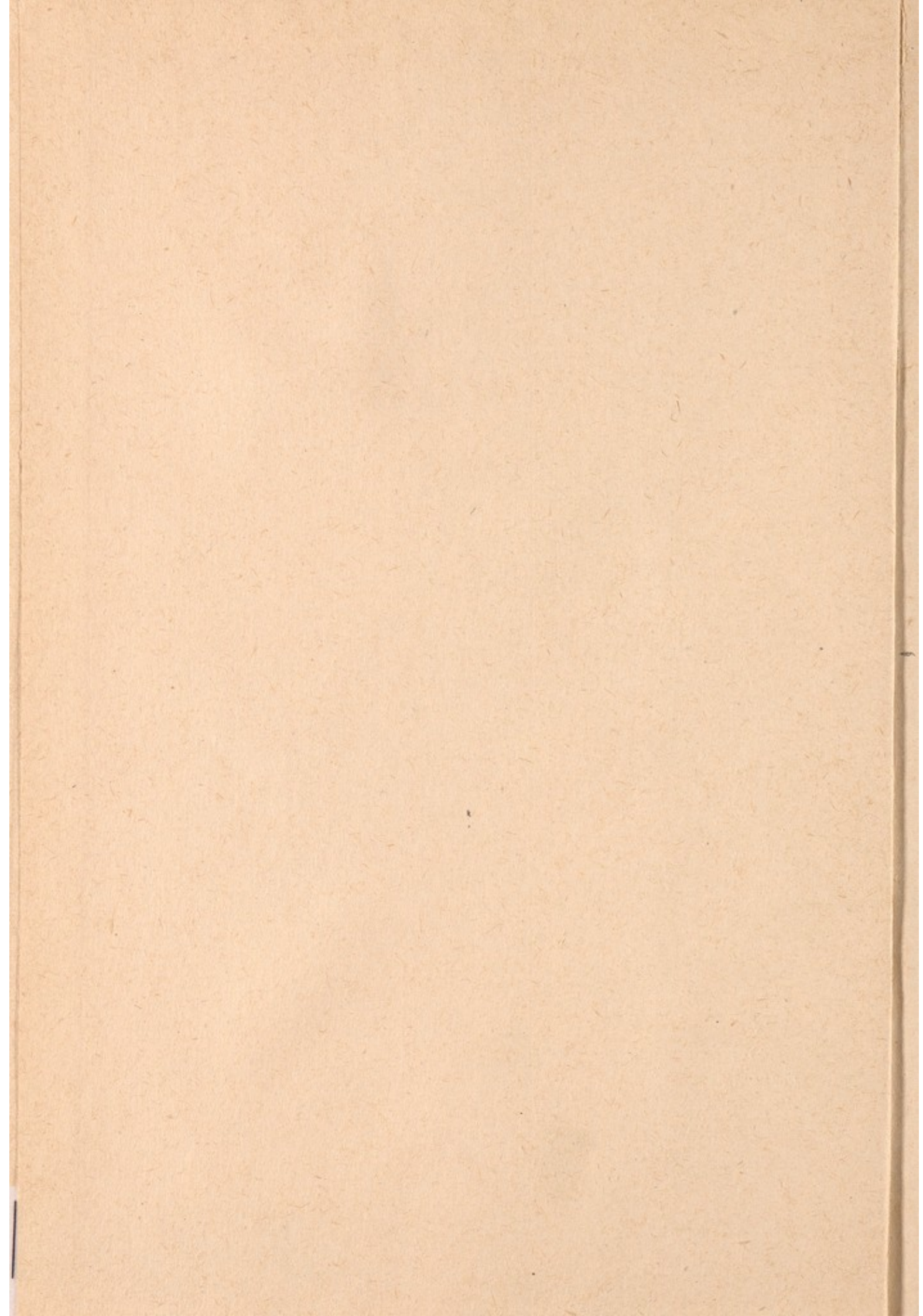
АТОМИЗДАТ
1 9 6 5

Цена 76 к.



22500293269





Radiation and plant breeding

РАДИАЦИЯ И СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

*Radiatsiya i
selektsiya
rastenii*

sbornik statei

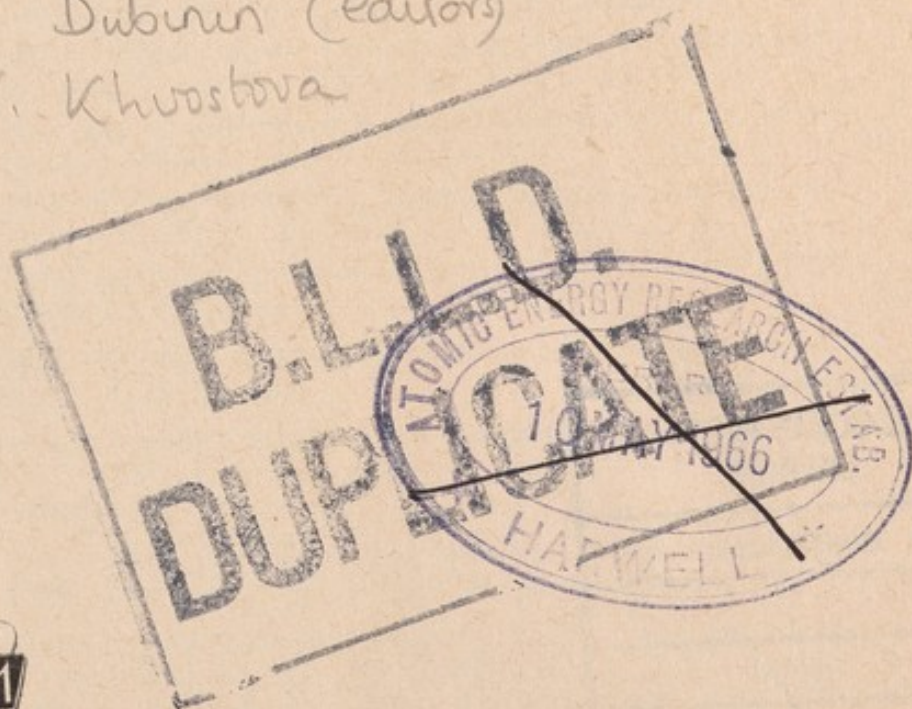
СБОРНИК СТАТЕЙ

(symposium)

Под редакцией

чл.-корр. АН СССР Н. П. ДУБИНИНА
и канд. биол. наук В. В. ХВОСТОВОЙ

*N.P. Dubinin (editors)
& V.V. Khvostova*



АТОМИЗДАТ МОСКВА 1965

Настоящая книга освещает результаты работ по применению ионизирующих излучений в селекции сельскохозяйственных растений. В сборнике приводятся данные о радиационных сортах, уже поступивших в производство или проходящих стационарные испытания; освещаются методы получения мутантов у пшеницы, кукурузы, гороха, томатов, картофеля, подсолнечника, хлопчатника, винограда, древесных форм, их оценки и использования в селекционной работе.

Книга представляет интерес для широкого круга селекционеров, генетиков, студентов биологических и сельскохозяйственных вузов.

14544 649

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
Coll.	WelMOMec
Coll.	
No.	WN

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Использование радиации в селекции растений (современное состояние и перспективы). <i>П. К. Шкварников</i>	17
Методы применения ионизирующих излучений и других мутагенных факторов в селекции растений. <i>В. В. Хвостова</i>	39
Роль сорта при использовании в селекции радиации и химических мутагенов. <i>В. Б. Енкен</i>	50
Условия выращивания M_1 и характер изменчивости растений. <i>Н. Ф. Батыгин</i>	60
Роль экологического фактора в радиационной устойчивости растений (опыты с ячменем). <i>Е. И. Преображенская</i>	65
Получение новых наследственных форм яровой пшеницы с помощью ионизирующих излучений. <i>П. К. Шкварников, И. В. Черный</i>	69
Получение мутантов у озимой пшеницы сорта «Пшенично-пырейный гибрид 186» под действием γ -лучей и быстрых нейтронов. <i>В. С. Можаяева</i>	77
Новообразования у яровой пшеницы, полученные под действием γ -лучей и этиленimina. <i>В. И. Молин</i>	82
Изучение наследования различных типов изменений колоса пшеницы, возникших при облучении семян γ -лучами Co^{60} . <i>В. Н. Савин</i>	87
Действие ионизирующих излучений на константные пшенично-пырейные гибриды промежуточного типа ($2n = 56$). <i>П. П. Бережной</i>	94
Использование ионизирующих излучений в селекционной работе с отдаленными гибридами пшеницы. <i>В. М. Шепелев</i>	101
Облучение пыльцы как метод получения нового исходного материала для селекции кукурузы. <i>В. Н. Лысков</i>	105
Получение ценного исходного материала в селекционной работе при помощи ионизирующих излучений. <i>Г. А. Дебелый</i>	115
Использование γ -лучей Co^{60} для получения исходного материала в селекции гороха. <i>К. К. Сидорова</i>	121
Получение новых хозяйственно-ценных форм овощных растений в результате облучения семян и семенников γ -лучами Co^{60} . <i>Б. В. Квасников, С. Т. Долгих</i>	131
Использование ионизирующих излучений для получения новых хозяйственно-ценных форм томатов. <i>М. И. Кулик, И. А. Яковлева</i>	146
Получение хозяйственно-перспективных мутантов у томатов под действием γ -лучей и этиленimina. <i>В. В. Хвостова, В. Д. Турков, Л. В. Невзгодина, З. И. Есипова, Е. В. Виноградова</i>	153
Использование радиации для получения хозяйственно-ценных форм картофеля. <i>Н. Д. Тарасенко, Е. А. Соломко</i>	159

Получение некоторых хозяйственно-ценных форм у подсолнечника путем облучения рентгеновскими лучами. Ю. Д. Белецкий	168
Хозяйственно-ценные формы хлопчатника, полученные под действием облучения. Ш. И. Ибрагимов, Р. И. Ковальчук, В. П. Соловьев, П. Пайзиев	172
Использование излучений и химических мутагенов для получения новых хозяйственно-ценных форм хлопчатника. А. А. Кулиев	181
Использование ионизирующих излучений с целью получения соматических мутаций у древесных растений. Г. Ф. Привалов	192
Гамма-облучение пыльцы для преодоления нескрещиваемости при межродовых скрещиваниях винограда и плодовых, а также для повышения урожайности винограда. В. С. Семин, Б. А. Жученко	200

ПРЕДИСЛОВИЕ

Многочисленные исследования по радиационной генетике растений, животных и микроорганизмов показали, что, используя в определенных дозах ионизирующие излучения (рентгеновские лучи, γ -лучи, нейтроны, протоны и др.), можно вызывать многообразные радиационно-химические молекулярные изменения в структурах клеточных ядер — хромосом, что ведет к появлению самых разнообразных наследственных отклонений — мутаций. Отбор среди таких радиационных мутаций может привести к созданию практически ценных форм организмов. В полной мере успех применения радиации в селекции показан на микроорганизмах, с которыми благодаря быстрой смене поколений селекционная работа идет значительно быстрее. Советские ученые в Институте антибиотиков и Институте атомной энергии им. И. В. Курчатова, а также ученые за рубежом преобразовали таким путем малоактивные природные формы плесневых грибов в промышленные штаммы, которые выделяют в сотни и тысячи раз больше антибиотиков. Это открыло дорогу применению антибиотиков в медицине и сельском хозяйстве.

Мутагенные свойства радиации были открыты в 1925 г. в опытах с дрожжами Г. А. Надсоном и Г. Г. Филипповым в Ленинградском институте радия. В 1927 г. Г. Мёллер в США установил это явление в своих тонких опытах с плодовой мушкой дрозофилой. В 1927—1934 гг. первооткрывателями новых путей в селекции пшеницы при использовании рентгеновских лучей выступили Л. Н. Делоне и А. А. Сапегин. Затем А. Н. Лутков, А. К. Лещенко и М. Ф. Терновский получили несколько интересных радиационных мутантов у пшеницы, гороха, сои, табака. Однако в дальнейшем исследования в СССР в этом направлении были прерваны в связи с догматическим подходом к решению некоторых проблем биологии.

Работы советских ученых по применению излучений в селекции вызвали большой интерес за рубежом. Можно привести два ярких примера успешного использования этого приема. В Швеции был получен путем гибридизации и отбора высокоурожайный сорт ячменя «Бонус». Но на высоких фонах удобре-

ний и при сырой погоде он полегал. Шведские генетики знали, что при облучении семян ячменя в потомстве довольно часто появляются низкорослые растения с прочной неполегающей соломиной. Они облучили рентгеновскими лучами семена сорта «Бонус», отобрали в потомстве особей, развившихся из облученных семян, короткостебельное растение с прочной соломиной, размножили его, испытали на урожайность и пустили в 1958 г. в продажу новый сорт «Паллас», сохранивший урожайность и другие ценные хозяйственные качества сорта «Бонус», но не полегающий.

Новый сорт овса был выпущен в США в 1960 г. Во Флориде посевы овса сильно страдали от ржавчины. Среди принятых в практике сортов овса устойчивых к ржавчине не было. Семена овса сорта «Флорилена» облучили тепловыми нейтронами и на опытной станции в потомстве растений, развившихся из облученных семян, отобрали отдельные растения, не поражающиеся ржавчиной.

После их размножения и испытания был выпущен новый сорт овса «Флорад», не поражающийся ржавчиной; он избавил фермеров от огромных убытков.

С наступлением эпохи использования атомной энергии началась новая эра в развитии радиационной селекции. Селекционеры и генетики получили возможность помимо рентгеновских и ультрафиолетовых лучей использовать разнообразные и дешевые мощные источники для облучения растений — долгоживущие радиоактивные изотопы Co^{60} и Cs^{137} . Кроме того, семена и черенки облучают нейтронами главным образом на атомных реакторах.

Сейчас за рубежом появилось уже 23 новых радиационных сорта, имеющих промышленное значение.

1. Десять сортов зерновых: неполегающий ячмень «Паллас» (Швеция, 1958); раннеспелый низкорослый ячмень «Мари» (Швеция, 1961); устойчивый к мучнистой росе ячмень «Вена» (Австрия, 1959); озимый ячмень «Ютта» с повышенной зимостойкостью, прочностью соломы и урожайностью (ГДР, 1960); овес «Флорад», устойчивый к корончатой ржавчине, с короткой соломой и повышенной урожайностью (США, 1960); овес «Алламо Х», устойчивый к заболеваниям (США, 1961); ячмень «Пеннрад» с повышенной зимостойкостью (США, 1963); карликовый рис (США, 1963); высокоурожайный рис (Индия, 1963); остистый сорт проса, не повреждаемый птицами (Сенегал, 1963).

2. Пять сортов зернобобовых: урожайный горох «Строл» (Швеция, 1957); урожайная фасоль «Шеферс-Универсал» (ФРГ, 1950); раннеспелая и устойчивая к грибным заболеваниям фасоль «Санилак» (США, 1957); фасоль «Сиуэй», раннеспелая, с прямостоячим неполегающим кустом, устойчивая к обычной мозаике (США, 1960), и фасоль «Грэтиот», раннеспе-

лая, с неполегающим кустом, устойчивая к мозаике и антракнозу (США, 1963).

3. Шесть ценных сортов масличных культур: белая горчица «Примекс» (Швеция, 1950); рапс масличный (Швеция, 1953); арахис N. С. 4X, устойчивый к заболеванию пятнистости листьев с прочной неистекивающейся кожурой, пригодной для механизированной уборки (США, 1959); арахисы (три сорта) с крупными семенами, компактным кустом, повышенным содержанием жира (Сенегал, 1963).

4. Один сорт овощных культур: томаты «Синга», высокоурожайный, раннеспелый сорт, устойчивый к верхушечной гнили; плоды хранятся при комнатной температуре в течение месяца (США, 1960).

5. Гвоздика «Юкон» с продолжительным цветением (США, 1962).

Помимо перечисленных сортов, нашедших широкое распространение, получено много перспективных форм, которые проходят проверку.

В СССР работы по получению радиационных мутаций возобновились в 1956 г. в Лаборатории радиационной генетики Института биофизики АН СССР. В течение последних лет в этом институте обрабатывали семена, присылаемые со всех концов СССР, γ -лучами и быстрыми нейтронами. Институт биофизики подбирает дозы и осуществляет методическое руководство. Сейчас исследования в этой области широко развернулись в ряде научных учреждений, и уже получено много хозяйственно-перспективных мутантов у озимой и яровой пшеницы, гороха, фасоли, сои, люпина, картофеля, томатов, хлопчатника, успешно проходящих (и в некоторых случаях уже прошедших) конкурсное сортоиспытание.

На совещании, организованном в 1963 г. Государственным комитетом по использованию атомной энергии Совета Министров СССР, Академией наук СССР и Министерством сельского хозяйства СССР, было продемонстрировано большое число отечественных радиационных хозяйственно-перспективных мутантных форм. Среди многих радиационных мутантов у пшениц к наиболее перспективным следует отнести неполегающие формы с хорошим зерном, крупноколосые и устойчивые к грибным заболеваниям. Отбор форм, устойчивых к мучнистой росе и разным видам ржавчины, проводился в условиях естественного заражения растений в полевых условиях. Кроме того, была проведена специальная работа по отбору мутантов, устойчивых к пыльной *Ustilago tritici* Pers. (Lens.) и твердой *Tilletia tritici* Wint. головне, путем искусственного заражения растений и отбора непораженных семей с проверкой на иммунитет в последующих поколениях.

Путем отбора внутри мутантных линий, а также скрещивания с исходным сортом и эректоидными формами предпри-

нимаются попытки сочетать иммунитет с прочностью соломины, обуславливающей устойчивость к полеганию. Один мутант — эректоид-72, — полученный воздействием γ -лучей, с короткой прочной соломиной, неполегающий, с сильно развитым восковым налетом, мало поражающийся мучнистой росой и ржавчиной, был использован как исходный материал для создания нового сорта.

Этот мутант в течение двух лет испытывался в конкурсном сортоиспытании в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы. В первый год испытания (1961 г.) мутант лишь на 3% превышал по урожайности исходный сорт, но растения этой формы все же имели преимущества перед стандартом: они были прямостоячие, с непоникающим колосом и неполегающие. Благодаря этим свойствам в условиях холодного и дождливого лета 1962 г. мутант превысил исходный сорт по урожайности уже на 44% (ППГ-186 дал 32 ц/га, мутант эректоид-72 — 46 ц/га); этому способствовал также тот факт, что он не полегал и не поражался ни ржавчиной, ни мучнистой росой. Зимостойкость его оказалась несколько хуже, что выявилось в условиях очень суровой зимы 1962/63 г. Однако растения одной семьи не отличались по зимостойкости от стандарта.

Многие спельтоидные формы (обладающие рыхлым колосом) имеют наряду с отрицательными качествами (тонкая соломина, рыхлый колос, трудный обмолот зерна и т. д.) некоторые положительные: крупное выравненное зерно с высоким содержанием белка (до 20% сырого протеина при 14—15% у исходной формы) и иммунитет к мучнистой росе и ржавчине. От скрещивания такого спельтоида с исходным сортом ППГ-186 удалось получить растения с улучшенным зерном, близким по качеству к спельтоидам и с морфологическими признаками (форма колоса, длина соломины и т. д.) исходного сорта ППГ-186. От этих растений уже получены константные линии.

В целом работы по радиационной селекции пшеницы ведутся в ряде стран: СССР (АН СССР, СО АН СССР, Научно-исследовательский институт сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы, Сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева, МГУ, Пушкинский сельскохозяйственный институт, селекционные станции и др.), ФРГ, ГДР, Швеции, Канаде, США, Венгрии, Италии, Японии, Индии и др. Под действием ионизирующих излучений у пшеницы получены хозяйственно-ценные мутанты: устойчивые к мучнистой росе, стеблевой и желтой ржавчине (СССР, США), пыльной и твердой головне (СССР), листовой ржавчине (СССР, ГДР), скороспелые (Венгрия, СССР, ГДР), с повышенной продуктивностью (СССР, Швеция), холодостойкие (ГДР).

Так, например, П. К. Шкварников и И. В. Черный (Институт цитологии и генетики СО АН СССР) сообщили о получении

раннеспелых (созревающих раньше исходных сортов на 12 дней), устойчивых к полеганию, продуктивных (в конкурсном сортоиспытании превысили урожай исходных сортов на 13—21%), с улучшенными качествами зерна мутантов яровой пшеницы «Мильтурум 553», «Лютесценс 379», «Новосибирская 7», «Новосибирская 10» и др.

В Научно-исследовательском институте сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы получены мутанты яровой пшеницы сорта «Краснозерная» с содержанием белка в зерне на 1,5—2,5% больше контроля, слабо поражающиеся мучнистой росой, с более крупным зерном.

У ячменя методом радиационной селекции выделены неполегающие формы с укороченной соломиной (эректоиды) (СССР, ГДР, Швеция, Канада и др.), мутанты, устойчивые к мучнистой росе и стеблевой ржавчине (Австрия, ГДР, Венгрия, Канада), раннеспелые и высокопродуктивные формы с повышенным содержанием белка в зерне (СССР, Швеция, ГДР). Так, в ГДР получен пивоваренный мутант ячменя, превышающий урожай исходного сорта на 27%. Там же Штуббе получил мутант ячменя с улучшенным качеством зерна: содержание белка в зерне достигает 20%. У двурядного ячменя сорта «Гену» найдены мутанты, обладающие мужской стерильностью (Япония).

У овса получены высокопродуктивные раннеспелые радиационные мутанты, а также устойчивые к стеблевой ржавчине и гельминтоспориозу (Швеция, США).

У гороха и вики, фасоли и сои получены высокопродуктивные раннеспелые, штамбовые мутанты, устойчивые к грибным заболеваниям, с повышенным содержанием белка и жира в зерне, с измененной окраской, формой и размером боба и семян (СССР, США, ГДР).

При испытании мутантов гороха пятого и шестого поколений из 30 мутантов сорта «Московский 572» 12 превысили исходный сорт по урожаю зерна на 8—30,8%, из 38 мутантов сорта «Немчиновский 51» 10 превысили контроль на 6—34,5%; из 24 мутантов сорта «Капитал» 11 превысили исходный сорт по урожаю зерна на 8—33,5%. Содержание белка в семенах у многих испытываемых мутантов на 2—3% выше, чем в исходном сорте (НИИ сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы).

У люпина обнаружили скороспелые мелкосемянные радиационные мутанты (ГДР, Швеция). В Украинском НИИ земледелия созданы новые кормовые сорта люпина (№ 486, 466 и 502), обладающие многими хозяйственно-ценными признаками и свойствами: необламываемость бобов, высокая облиственность, повышенная засухоустойчивость, интенсивность накопления сухого вещества белка, продуктивность, а также повышенная жизнеспособность.

Мутант клевера красного имеет короткую трубку венчика, что обеспечивает хорошее опыление клевера пчелами (ФРГ).

Мутанты льна сорта «Дета» (Румыния) раннеспелые, более урожайные, устойчивые к полеганию и с более высоким содержанием масла в семенах. В ГДР и США получены мутанты льна с увеличенным весом семян, повышенным выходом волокна и содержанием луба, устойчивые к ржавчине.

У гречихи сорта «Черноморская» получены мутанты скоропелые (на 5—8 дней созревающие раньше исходного сорта), неполегающие, с красной окраской цветков (Биологический институт СО АН СССР).

В работах с хлопчатником, проведенных в Азербайджане, выращены растения с компактным кустом, раннеспелые, с крупными коробочками и улучшенным качеством волокна (длинное, тонкое, крепкое). Часть полученных мутантов обладает комплексом ценных признаков, часть — отдельными ценными признаками.

Хозяйственно-перспективные мутанты у хлопчатника сорта 108-Ф получены в Академии наук УзССР. Один наиболее интересный мутант был отобран в потомстве растения, облученного в фазе бутонизации γ -лучами Co^{60} в дозе 2 кр. Он имеет компактный, устойчивый к полеганию куст, темно-зеленые крупные листья; стебель и листья сильно опушенные, что способствует меньшей поражаемости паутинным клещиком. Коробочки у мутанта намного крупнее, выход и длина волокна больше, чем у исходной формы. Кроме того, куст мутанта выше (110—115 см), чем куст исходного сорта (96—100 см), и среднее число плодовых ветвей больше (17,5 по сравнению с 15,0). Это приводит к увеличению числа коробочек на кусте мутанта (в среднем 10,3 коробочки у мутанта против 7,0 у стандарта 108-Ф). Этот мутант в настоящее время усиленно размножается и, по-видимому, будет непосредственно использован для создания нового сорта.

У картофеля получены раннеспелые высокопродуктивные мутанты с большим содержанием крахмала, устойчивые к фитофторе и раку, с измененной окраской клубней (СССР).

В Институте цитологии и генетики СО АН СССР клубни картофеля сортов «Эпрон», «Седов» и «Ранняя роза» обрабатывали γ - (1,5—3 кр) и рентгеновскими (2—8 кр) лучами, черенки облучали рентгеновскими лучами в дозах 0,4; 0,6; 0,8 и 1 кр. Наилучшие результаты были получены при черенковании путем отделения и укоренения молодых проростков клубня, а также удаления глазков на глубину до 8 мм с последующим отделением и укоренением проростков, образовавшихся на месте этих глазков. Каждый клубень при этом разрезали пополам. С одной его половины брали и укореняли все побеги из обычных глазков, с другой — возникшие из более глубоких слоев клубня.

После облучения черенков и клубней в первой вегетативной репродукции в сортах «Эпрон», «Седов» и «Ранняя роза» было выявлено соответственно 2,46; 7,6 и 0,63% измененных растений. Среди мутантов были отобраны формы, представляющие интерес для селекции: более раннеспелые, с повышенным содержанием крахмала, более продуктивные, которые проходят проверку в производственных условиях.

В том же институте проведены исследования влияния γ -излучения Co^{60} , быстрых нейтронов и химических мутагенов на изменчивость растений после обработки семян картофеля сорта «Камераз», представляющего собой сложный гибрид между культурными и дикими видами. Эта работа представляет большой интерес, поскольку мутагены, в частности ионизирующие излучения, облегчают получение новых комбинаций признаков родительских форм у отдаленных гибридов.

Отбор растений с положительными отклонениями и их вегетативное размножение привели к получению клонов с хозяйственно-ценными признаками: высокопродуктивных, раннеспелых, устойчивых к фитофторе и др.

Укажем также, что перспективные мутанты получены у кукурузы: раннеспелые, созревающие в Ленинградской области; кормовые с большим числом широких листьев и хорошо развитыми початками; получены мутанты типа судан-травы с 30—35 стеблями, богато облиственные, высотой до 150—165 см и дающие до 200 мелких початков с куста. Кроме того, выделены в поколении линии ВИР-44 две формы карликового типа, обладающие нормальной жизнеспособностью и фертильностью (Кишиневский сельскохозяйственный институт им. М. В. Фрунзе).

Мутанты подсолнечника сорта ВНИИМК 6540 (НИИ биологии при Ростовском-на-Дону государственном университете) раннеспелые, с укороченными междоузлиями, с мощным листовым покровом.

Большой интерес представляют формы с мужской стерильностью, нужные для выведения гибридных мощных форм лука, томатов, моркови, свеклы (Институт овощного хозяйства).

У дыни сорта «Улангом» под действием γ -лучей получен Апшеронский радиомутант 1, отличающийся крупным размером (вес 1,1 кг против 700 г), повышенным содержанием сахара (12,35% против 9,6%), хорошими вкусовыми качествами и ароматом. Сейчас этот сорт проходит производственную оценку.

Широко используются в практике индуцированные соматические мутации (спорты) у плодовых и декоративных растений.

У черной смородины получены спорты, обладающие крупными плодами, укороченными междоузлиями, лучшим ароматом плодов, устойчивостью к *Cronartium ribicola* (ФРГ), а также измененными листьями и ритмом развития, удлиненными плодами, улучшенным вкусом, пониженной поражаемостью болезнями (СССР).

У вишни получена самоопыляющаяся и раннеспелая форма (Англия, ФРГ), у яблони и груши — изменение окраски и формы плодов, повышение морозоустойчивости (СССР, США, ФРГ, Швеция, Англия, ГДР), у персика — мутации, затрагивающие период созревания, окраску плодов (ГДР, США), у винограда — формы, устойчивые к милдью; путем облучения пыльцы преодолевалась нескрещиваемость винограда при межвидовой гибридизации (СССР).

У декоративных растений — флоксов, хризантем, гладиолусов, гиацинтов, тюльпанов, гвоздики — получены мутанты по окраске и форме цветков (СССР, США, Голландия, ГДР, ФРГ).

У древесных пород (клен ясенелистный, сирень, облепиха, сосна, тополь и др.) под действием радиации изменены (СССР): 1) окраска, форма, величина и расположение листьев; 2) форма кроны; 3) величина, форма и окраска цветков, соцветий и плодов; 4) фертильность и гермафродитизм; 5) темп роста растений; 6) сроки вегетации и др.

Многие мутантные линии проходят в настоящее время испытание в производственных условиях, и некоторые из них передаются на государственное сортоиспытание.

В работах некоторых исследователей выявлена различная мутабельность сортов сельскохозяйственных растений под воздействием мутагенов. Отмечено также, что частота различных типов мутаций у них неодинакова. Однако планомерный анализ влияния генотипа и фенотипа исходного сорта на количество и качество возникающих мутаций до настоящего времени никем не проводился. Поэтому большой интерес представляет работа, начатая в Институте цитологии и генетики СО АН СССР по анализу реакции разнообразных сортов ячменя, гороха, сои, нута, пшеницы, относящихся к различным эколого-географическим группам, при воздействии на воздушно-сухие семена γ -лучами и химическими мутагенами (этиленмином и этилметансульфонатом).

После трех лет работы уже выявлены мутабельные и маломутабельные сорта у гороха, сои и ячменя. Накопление экспериментальных данных в этой области имеет большое практическое и теоретическое значение. Некоторые сорта (например, ячмень сорта «Винер», пшеница сорта «Ульяновка») дают очень мало мутаций. Вместе с тем некоторые растения, устойчивые к одним мутагенным факторам, оказываются чувствительными к другим. Так, например, мелкосемянный кормовой горох оказался при воздействии на семена весьма устойчивым к γ -лучам (критерий — перестройки хромосом в первых митозах корешков проростков), а на воздействие быстрых нейтронов и этиленмина реагировал так же, как чувствительный к γ -лучам горох сорта «Капитал». Изучение реакции большого числа сортов, отличающихся друг от друга как морфологическими, так и физиологическими особенностями, с одной стороны, покажет се-

лекционером, каких изменений они могут ожидать при воздействии мутагенами на определенные сорта, а с другой — поможет понять причины различной мутабельности растений в экспериментальных условиях и тем самым вскрыть механизм действия различных мутагенов.

Первые отечественные радиационные сорта растений получены на селекционно-опытной станции в Натахтари (около Тбилиси) селекционером С. Г. Теодорадзе. В 1958 г. семена фасоли и сои были облучены в Институте биофизики АН СССР γ -лучами Co^{60} . Сотрудники Лаборатории радиационной генетики помогали в работе селекционерам, консультируя их по методическим вопросам.

В 1959—1961 гг. были отобраны лучшие формы; кроме того, была проведена гибридизация мутантов. Селекционерам удалось получить формы более урожайные и раннеспелые, которые были подвергнуты сортоиспытанию.

В 1962—1964 гг. в результате оценки в конкурсном сортоиспытании мутант фасоли «Радиола 1175» передан в государственное сортоиспытание. Этот сорт превосходит по урожайности стандарт на 60—90%.

В 1962—1964 гг. прошли конкурсные испытания два сорта сои. Один из них — «Универсал» — отличается большой жизнеспособностью, дает урожай на 3,5 ц/га больше стандарта и имеет зерновое и кормовое значение; он передан в государственное сортоиспытание. Урожайность мутанта «Чудо Грузии» превышает урожайность стандарта на 11,6 ц/га; кроме того, он имеет крупные листья и семена.

В 1964 г. переданы в государственное сортоиспытание: радиационный сорт томатов (Институт цитологии и генетики СО АН СССР), кормовой безалкалоидный высокопродуктивный люпин (Украинский научно-исследовательский институт земледелия); размножается хлопчатник, высокопродуктивный, с крупными коробочками (АН УзССР).

Яркий пример перспективности и ценности новых методов дает создание пород, меченных по полу, у тутового шелкопряда. В этом случае можно вести работу по созданию хозяйственно-ценных пород тутового шелкопряда современными тонкими методами радиационного вмешательства в структуру хромосом. Самцы тутового шелкопряда отличаются тем, что их кокон на 20—25% шелконоснее коконов самок. Вполне понятно, как выгодно иметь на выкормке гусениц, из которых все разовьются в самцов. Генетические методы позволили маркировать яйца шелкопряда по их принадлежности к полу. Самцы тутового шелкопряда несут две гомологичные половые хромосомы (ZZ), а самки гетерозиготны по половым хромосомам (ZW). А. В. Струнников при действии рентгеновских лучей пересадил кусочек одной из неполовых хромосом (аутосом) с доминантным геном-маркером окраски яиц на W-хромосому самца.

В результате все яйца (грена), которые развиваются в самца, оказываются белыми, а все яйца на самок имеют темную окраску. Машина с фотоэлементами сортирует такую грена, отделяя яйца на самцов от яиц на самок. При использовании гибридных пород оказалось, что меченные по полу гибридные самцы дали на 39% больше шелка по сравнению с выкормкой смеси самок и самцов тех же районированных гибридов.

В селекции растений особое место занимает создание сортов, иммунных к грибам и другим возбудителям болезней.

Эти болезни наносят крупнейший урон сельскохозяйственному производству. Вместе с тем создание сортов, устойчивых к болезням, при работе обычными методами затруднено. Как правило, устойчивостью к заболеваниям обладают дикие или примитивные формы; устойчивость надо ввести путем скрещивания в сорта, обладающие сложным комплексом ценных хозяйственных свойств. В потомстве гибридов происходит расщепление, и синтезировать комплекс ценных свойств улучшаемого сорта с устойчивостью, вводимой из другого сорта, обычно очень трудно. Затем, даже если такие сорта все же получены, они сравнительно скоро теряют свою ценность, так как возбудители болезни сами эволюционируют, в естественных условиях появляются новые расы, и сорт, ставший устойчивым к данной болезни, теряет эту устойчивость при появлении новой расы возбудителя. Поэтому решение проблемы селекции на устойчивость оказывается исключительно трудным.

Методы радиационной селекции позволяют преодолевать эти трудности. В этом случае, по-видимому, в любом ценном сорте можно быстро получить мутации устойчивости, причем наследственный комплекс хозяйственно-ценных признаков в большинстве случаев остается нетронутым. Это позволяет быстро реагировать и на расообразование у паразитов. В США заболевания растений ежегодно причиняют убыток в 3 млрд. долларов. До сих пор борьба с заболеваниями была очень трудной. В настоящее время считается, что радиационная селекция решит эту задачу. Решение вопроса о борьбе с заболеваниями растений можно считать наряду с получением гибридной кукурузы и других гетерозисных форм вторым по величине вкладом, который будет внесен экспериментальной генетикой в сельскохозяйственное производство. Член Комиссии по атомной энергии США У. Либби на конференции по применению излучений в сельском хозяйстве (1956 г.) заявил, что внедрение уже полученного устойчивого радиационного сорта овса сохранит в США от ржавчины 125 млн. бушелей* зерна, т. е. даст дополнительно 100 млн. долларов ежегодно.

В настоящее время в ряде стран организация работ по радиационной селекции растений поставлена в связь с общим

* 1 амер. бушель равен 35,238 л, или 25,4 кг овса.

развитием атомной науки. Созданы атомные центры по облучению растений и разработке методов новой селекции. Существуют обширные проекты γ -селекции; в осуществлении специального проекта нейтронной селекции участвуют десятки стран. Все основные виды сельскохозяйственных и лесных культур будут использованы при селекции новыми методами.

Химическая селекция растений началась значительно позже радиационной. Ее перспективы исключительно велики. В нашей стране центром работ по химической селекции является Институт химической физики АН СССР.

Для успешного внедрения метода искусственного мутагенеза в производство требуются дальнейшие исследования. Стоит задача: обрабатывая культуры различными видами проникающих излучений, а также активными химическими мутагенами, выяснить, какой мутаген и в какой дозе более эффективен для данной культуры, какие типы изменений чаще возникают у определенного сорта под воздействием определенных видов радиации (γ -лучей, быстрых и тепловых нейтронов) и химических мутагенов, сравнить эффективность хронического и острого облучения семян и черенков.

Очень интересные результаты дает использование радиации в сочетании с отдаленной гибридизацией. При помощи облучения гибридов удастся получить у культурных форм устойчивость к заболеваниям, переносимую от диких форм.

Важно отметить, что полученный перспективный мутант — это еще не готовый сорт. В некоторых случаях требуется дополнительная селекционная доработка (индивидуальный отбор, скрещивание). Но все же при работе с мутантами легче сохраняется весь комплекс ценных признаков улучшаемого сорта или перспективной формы, чем, например, при межсортовой гибридизации.

Основу настоящего сборника составляют доклады, прочитанные на совещании, организованном Государственным комитетом по использованию атомной энергии Совета Министров СССР, Академией наук СССР, Министерством сельского хозяйства СССР и ВДНХ в октябре 1963 г. Эти доклады свидетельствуют об успешности применения метода искусственного получения мутаций в селекции. Первые пять статей освещают итоги применения этого метода и методические вопросы, связанные с его использованием. Следующие шесть статей посвящены использованию радиационных мутаций в селекции пшеницы, остальные — кукурузе, гороху, томатам, картофелю, подсолнечнику, хлопчатнику, древесным породам и винограду. Как видно из этого перечня, метод используется в селекции разнообразных культур. Вопросами селекции занимаются такие научные учреждения СССР, как Институт биофизики АН СССР, Научно-исследовательский институт сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы (Москва), Институт цитологии и генетики

СО АН СССР, Агрофизический институт (Ленинград), Кишиневский сельскохозяйственный институт, Казахская опытная станция, Молдавский институт виноградарства и виноделия, Институт овощного хозяйства (Москва), Ростовский-на-Дону государственный университет, Институт генетики и физиологии растений АН УзССР, Институт генетики и селекции АзербССР. Таким образом, публикуемые статьи освещают первые результаты, полученные в Советском Союзе за последние годы в одной из самых перспективных областей мирного использования атомной энергии — в сельском хозяйстве.

В заключение можно сказать: в результате исследований, проведенных в нашей стране и за рубежом, установлено, что энергия атома может помочь селекционеру в создании ценных, нужных человеку новых форм растений и микроорганизмов. Впервые в мире в 1927—1934 гг. в нашей стране радиация была применена в качестве нового метода в селекции растений. Ныне перед советской наукой и производством открыты новые пути использования атомной энергии в селекции, которые во всем объеме должны быть поставлены на службу нашей стране, всему человечеству.

Настоящий сборник будет интересен селекционерам, генетикам, молодым исследователям, студентам; его задача — привлечь их внимание к новой многообещающей области применения атомной энергии в сельском хозяйстве и биологии.

Н. П. Дубинин

В. В. Хвостова

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАДИАЦИИ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ (СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ)

П. К. ШКВАРНИКОВ

Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск

Попытки использовать экспериментально вызванные мутации в селекции растений предпринимались уже давно. При этом как средство получения мутаций наиболее интенсивно использовалась ионизирующая радиация. Наша страна одной из первых начала работы по радиационной селекции сельскохозяйственных растений. Основным выводом советских авторов, работавших в этой области, было признание перспективности рентгеномутантов в селекции пшеницы и других растений [1—6].

Однако исследования по этому вопросу как у нас, так и в других странах [7—9] на протяжении многих лет не получали должного развития. Это объяснялось недостаточной изученностью проблемы в целом и, в частности, природы и механизмов генетического действия ионизирующих излучений. Немалую роль сыграло то, что исследователи в области экспериментального мутагенеза в течение длительного времени имели дело преимущественно с наиболее резкими мутационными изменениями, преобладающая часть которых обуславливается крупными хромосомными перестройками, являющимися причиной снижения плодovitости и некоторых других недостатков, затрудняющих эффективное использование мутаций этого типа. В результате у некоторых ученых, занимавшихся проблемой использования мутаций в селекции, сложилось представление о радиационных мутациях как о деструктивных в большинстве своем изменениях, не имевших практического значения.

Подобные суждения о природе радиационных мутаций можно еще встретить и в настоящее время, хотя однобокость их и ее причины сейчас более очевидны, чем раньше. Следует отметить два обстоятельства: во-первых, преобладание хромосомных aberrаций среди мутаций, вызванных радиацией, выражено тем сильнее, чем больше применяемая доза облучения, и, во-вторых, в экспериментах по индуцированию мутаций у сельскохозяйственных растений в последнее время часто используются большие дозы облучения (10 кр и выше), которые, как увидим ниже, обуславливают высокую частоту хромосомных aberrаций.

За последние годы в большинстве стран произошел резкий перелом в оценке значения индуцированных мутаций для

**Важнейшие практически ценные мутантные формы,
полученные у сельскохозяйственных и декоративных растений**

Сельскохозяйственная культура	Характеристика мутанта	Исследователи
<i>Полевые растения</i>		
Арахис	Более урожайный, устойчивый к пятнистости листьев	W. C. Gregory; W. E. Cooper
Арбуз	Бессемянный	T. S. Osborn, A. O. Lunden, W. M. Watts
Вика	Раннеспелая, более жизнеспособная	O. E. Gelin
Горох	Раннеспелый, штамбовый с повышенным содержанием белка, более урожайный, гигантский короткостебельный, устойчивый к аскохитозу	Г. А. Дебелый, Б. В. Квасников и С. Т. Долгих; К. К. Сидорова; O. E. Gelin, A. Gustafsson, O. Tedin; W. Gottschalk, A. Scheibe
Горчица масличная . . .	С повышенным содержанием масла	G. Andersson, G. Olsson; T. S. Osborn
Джут	Высокорослый	K. T. Jacob
Клевер	Самофертильный, более урожайный	N. L. Taylor; K. K. Pandey
Кукуруза	С укороченным стеблем	В. Н. Лысиков; L. M. Josephson
Кунжут	Устойчивый к орехотворке, раннеспелый	K. L. Chaudhuri, A. Das; G. W. Rivers; K. T. Jacob
Картофель	Более урожайный, раннеспелый, устойчивый к фитофторе, с улучшенными клубнями	Е. А. Соломко, Н. Д. Тарасенко; A. Heiken
Лён	Длинностебельный, с повышенным содержанием луба	W. Hoffmann, U. Zoschke
Люпин	Скороспелый	O. Tedin
Могар	Крупные растения, раньше созревающие	W. L. Settle
Овес	Более урожайный, раннеспелый, устойчивый к стеблевой ржавчине устойчивый к полеганию	K. J. Frey; C. F. Konzak
Огурцы	Самофертильные	J. L. Bowers
Пшеница	Более урожайная, раннеспелая, позднеспелая, неполегающая, устойчивая к стеблевой, листовой и полосчатой ржавчине, устойчивая к <i>Septoria nodorum</i> с улучшенными качествами клейковины, устойчивая к пыльной и твердой головне, холодостойкая	П. К. Шкварников, И. В. Черный; С. А. Валева; В. С. Можаяева; J. Mc Key, T. S. Osborn, C. F. Konzak, Poohlman; W. Hoffmann; W. Oltman

Сельскохозяйственная культура	Характеристика мутанта	Исследователи
Рапс масличный	С повышенным содержанием масла	A. Gustafsson, O. Te
Рис	Короткостебельный, высокорослый	N. E. Jodon; T. H. Johnston; H. M. Beachell
Соя	Раннеспелая, более урожайная, ветвистая, устойчивая	M. Zacharias; C. E. Caviness
Табак	С повышенным качеством, устойчивый к черной ножке, более урожайный	J. L. Apple; D. Tolle- near; C. Coolhaas, G. S. Murty, K. V. Krish- namurthy
Томаты	Более урожайные, раннеспелые, с укороченным стеблем и компактным расположением плодов, формы с мужской стерильностью	M. И. Кулик, И. А. Яковлева; Б. В. Квасников, С. Т. Долгих; H. Stubbe; В. В. Хвостова, В. Д. Турков и др.
Фасоль	Более урожайная, штамбовая, раннеспелая	E. Knapp; E. E. Down, A. L. Andersen
Хлопчатник	С крупными коробочками; с удлиненными коробочками; с улучшенным качеством волокна; вилтоустойчивый, неполегающий, раньше раскрывающийся; преодоление нескреживаемости	A. А. Кулиев; Ш. И. Ибрагимов, Р. М. Ковальчук; П. Пайзиев, В. П. Со- ловьев; M. Constantin
Ячмень	Устойчивый к стеблевой ржавчине; короткостебельный, раннеспелый; позднеспелый; более урожайный	N. Nybom, L. H. Shebeski, T. Lau- rence; H. Hänsel, J. Za- kowsky, R. Ereisleben, A. Lein; E. Akerberg, H. Gaul; F. Scholz
<i>Плодовые растения</i>		
Виноград	Крупноплодный, раннеспелый; преодоление нескреживаемости	В. С. Сёмин, Б. А. Жу- ченко
Груша	Улучшенная окраска плодов	I. Granhall, W. Wil- liams
Персик	Улучшенное качество, позднесозревающий	L. F. Hough, G. M. Weaver
Смородина черная	Крупноплодная, устойчивая к ржавчине, позже цветущая	R. Bauer
Черешня	Самофертильная	D. Lewis, L. K. Crowe
Яблоня	Улучшенная окраска и форма	I. Granhall, W. Wil- liams; N. Nybom
Гибриды (груша × яблоня)	Преодоление нескреживаемости	В. С. Сёмин, Б. А. Жу- ченко

Сельскохозяйственная культура	Характеристика мутанта	Исследователи
Гибриды: (вишня × слива)	Преодоление нескрещиваемости	В. С. Семин, Б. А. Жученко; В. И. Остапенко
(миндаль × абрикос)	То же	То же
(абрикос × миндаль)	» »	» »
<i>Декоративные растения</i>		
Гвоздика	Различная по окраске	A. Richter, W. R. Singleton; Y. Sagawa, G. A. L. Mehlquist
Львиный зев	Различный по окраске и величине цветка	A. H. Sparrow
Петуния	Различная по окраске, форме и величине цветка	»
Тюльпан	То же	Г. Н. Имамалиев
Флокс	» »	A. H. Sparrow
Фиалка африканская	Различная по окраске цветка	»
Цикламен	То же	H. Breider, A. Reichard

Таблица 2

Производственные сорта растений, полученные с помощью радиации

Сорт	Страна	Улучшенные качества
Горчица «Примекс»	Швеция, 1950	Содержание масла
Рапс «Регина II»	» 1953	» »
Горох «Строл»	» 1957	Раннеспелость
Ячмень «Паллас»	» 1958	Повышенная урожайность, устойчивость к полеганию
Ячмень «Мари»	» 1961	Раннеспелость, устойчивость к полеганию
Ячмень «Вена»	Австрия, 1959	Устойчивость к мучной росе
Овес «Флорад»	США, 1960	Повышенная урожайность, прочность стебля
Фасоль «Шеферс-Универсал»	ФРГ, 1950	Повышенная урожайность
Фасоль «Санилак»	США, 1957	Повышенная урожайность, раннеспелость
Арахис N. C. 4X	США, 1959	Повышенная урожайность, устойчивость к болезням
Табак «Хлорина»	Индонезия, 1950	Качество продукта
Пшеница*	США, 1964	Раннеспелость, устойчивость к полеганию

* По данному сорту, полученному Отделом агрономии Университета шт. Миссури совместно с Брукхейвенской национальной лабораторией (США), в 1963 г. завершались последние испытания.

селекции растений, о чем свидетельствуют широкий размах экспериментальных работ по получению мутаций, распространение этих работ почти на все виды возделываемых растений [10—24], участие в этих работах различных учреждений и большого числа специалистов. Исследованиям в этой области уделялось большое внимание на последних конгрессах по генетике и на международных конференциях по мирному использованию атомной энергии.

Во многих странах им посвящаются регулярно устраиваемые симпозиумы; в частности, в США с 1955 г. проблемы мутаций и селекции занимали видное место в работе восьми общенациональных симпозиумов с участием ученых Америки, Азии и Европы.

Большой интерес к экспериментальному получению мутаций обусловлен как успехами в теоретической разработке проблемы, так и практическими результатами, полученными методами экспериментальных мутаций в улучшении сортов сельскохозяйственных растений. Итогом работ, проведенных в этой области в некоторых странах за последние 15 лет, являются многочисленные практически ценные новые формы сельскохозяйственных растений.

В табл. 1 и 2 перечисляются лишь основные из этих форм, в том числе формы, уже нашедшие практическое применение в качестве улучшенных сортов [12, 13, 16, 17, 19, 25].

Новые формы являются ценнейшим материалом для селекционной работы по многим сельскохозяйственным культурам. В некоторых странах создаются регулярно пополняемые коллекции мутантов различных культур, используемые в селекционных работах наряду с материалами мировой коллекции по этим культурам. В настоящее время такие коллекции, насчитывающие по несколько сот форм каждая, имеются по ячменю (Швеция, ФРГ и Бельгия), томатам (ГДР, США) и другим культурам.

В нашей стране на стадии испытания находятся некоторые перспективные формы важнейших сельскохозяйственных культур (пшеницы, хлопчатника, кукурузы, томатов и др.), выделенных из числа индуцированных мутаций.

Обилие фактов, накопленных при экспериментальном получении мутаций у растений, уже пролило свет на некоторые существенные теоретические и практические аспекты проблемы экспериментального мутагенеза.

1. Природа экспериментально вызванных мутаций

Рассмотрим в этом разделе две основные стороны этого вопроса: фенотипические особенности и генетическую природу мутаций, получаемых в эксперименте.

1. Фенотипические особенности вызванных мутаций

Судя по фактическому материалу, мутационные изменения, вызываемые доступными сейчас экспериментатору средствами, затрагивают практически любые свойства и признаки растений.

По внешнему проявлению искусственные мутации издавна разделяют на две группы: **крупные** (или резкие) и **малые** мутации.

К **крупным** мутациям относят резкие фенотипические изменения, легко обнаруживаемые у отдельных мутантных растений. В подавляющем большинстве работ по экспериментальному мутагенезу и особенно в ранний период разработки этой проблемы исследователи обращали внимание именно на эту категорию изменений.

Крупные мутации обычно затрагивают внутривидовые признаки, но иногда они обуславливают появление признаков, которые не известны внутри вида, рода и даже семейства [13]. Например, у ячменя описана мутация, у которой не развиты узлы стебля. Вследствие этого стебель образуется лишь одним междоузлием, что характерно для семейства *Cyperaceae*.

Некоторые макромутации неустойчивы, т. е. сохраняются из поколения в поколение только у определенной части растений. Часть таких мутаций удастся стабилизировать путем скрещивания их с другими родственными видами. Хорошим примером этого служит мутация львиного зева с уменьшенным числом тычинок (до 2), которую Штуббе [26] стабилизировал путем скрещивания этого вида с другими видами того же рода.

Макромутации, затрагивающие только внутривидовые признаки, служили до сих пор основным материалом, из которого отбирались формы, имеющие значение для селекции. Ценные признаки среди таких мутаций встречаются весьма часто, но жизнеспособность их нередко понижена. Поэтому наиболее целесообразно использовать такие мутации в качестве материала для скрещиваний. Однако это не значит, что мутации такого типа не могут быть пригодными для непосредственного практического использования. Среди них многие могут быть непосредственно использованы, и об этом свидетельствует то, что большая часть как перспективных мутантных форм, перечисленных в табл. 1, так и форм, нашедших уже применение в производстве (см. табл. 2), была отобрана из этой категории мутаций.

К **малым** мутациям относят такие изменения признака или группы признаков, которые очень незначительно отклоняются от обычной нормы их варьирования. Поэтому такие мутации могут быть обнаружены у значительной группы растений и нередко лишь при помощи специальных методов. Малые мутации затрагивают чаще всего количественные признаки растений, представляющие обычно наибольший практический интерес: таковы урожайность, высота растения, размер семян и колоса, содержание

химических веществ, продолжительность вегетационного периода, жизнеспособность, устойчивость к некоторым болезням и многие другие. Генетическая природа и характер наследования этих признаков довольно сложны, и изучение их изменчивости сопряжено с большими трудностями.

Существенными особенностями малых мутаций является то, что они, по свидетельству многих авторов, возникают спонтанно и в эксперименте намного чаще, чем крупные мутации, и не отражаются на жизнеспособности и плодовитости растений. Благодаря этому малые мутации должны иметь важное селекционное значение, что подчеркивалось еще Бауром [27], впервые обратившим внимание на эту категорию мутаций и предложившим термин «малые мутации». После Баура малые мутации описывались в природе и в эксперименте многими и, в частности, Штуббе [28, 29] у львиного зева, Истом [30] у табака, Гаулем [31, 32], Густафссоном [33], Гофманом [34], Ньюбомом [35] и Шольцем [36—39] у ячменя, Грегори [40—43] и Купером [44] у земляного ореха, Гаяши и Шиожири [45] у риса.

Большое число малых мутаций по разным признакам наблюдалось также в наших исследованиях на сортах яровой и озимой пшеницы.

Следует отметить, что по признаку фенотипической выраженности, по которому мы до сих пор рассматривали разные мутации, между малыми и крупными мутациями провести четкую грань, как между строго обособленными группами мутаций, невозможно. Часто между теми и другими мутациями по некоторым признакам существуют все ступени переходов.

2. Генетическая природа вызванных мутаций

В генетическом отношении экспериментально вызванные мутации могут представлять собой либо молекулярные изменения ядерных и цитоплазматических структур клетки, либо изменения числа и структуры хромосом.

Преобладающее число мутаций, получаемых у разных видов растений с помощью ионизирующих излучений, относится ко второй из этих групп, т. е. связано с изменением числа и особенно строения хромосом.

Подробные исследования в этом направлении были проведены на разных видах растений. Так, в исследованиях Блексли и Эвери [62а] на дурмане, Долингера [62б] на эндосперме кукурузы, Семпсона, Уолкера [62в] и других на хризантемах показано, что все или большинство получавшихся соматических мутаций представляли собой различные типы хромосомных аберраций. В обзоре Ньюбома [19] по индуцированным соматическим мутациям у вегетативно размножаемых растений также подчеркивается, что большинство этих мутаций, очевидно, является тоже хромосомными аберрациями. По данным Мак-Кея [62г],

наблюдавшиеся им фенотипические изменения у пшеницы чаще вызывались хромосомными aberrациями.

Такое преобладание изменений типа хромосомных aberrаций среди мутаций, получаемых многими исследователями с помощью ионизирующих излучений, объясняется часто тем, что в подобных исследованиях экспериментаторы используют весьма большие дозы радиации. А, как известно, с повышением дозы радиации частота хромосомных aberrаций достигает высокого уровня, и в конце концов ими оказываются затронутыми все клетки организма. Это показывают и наши данные, полученные на некоторых сортах озимой и яровой пшеницы ([89], см. также наст. сб., стр. 69). Так, при облучении семян с повышением дозы γ -лучей от 0,75 до 20 *кр* число делящихся клеток, содержащих различное число хромосомных aberrаций, увеличивалось от 22 до 90—95% у сортов озимой пшеницы и от 18—20 до 100% у сортов яровой пшеницы. При облучении в дозах 15 *кр* и даже 10 *кр* число клеток с хромосомными aberrациями достигало 53—76% у озимых и 82—94% у яровых сортов. Но именно такие дозы применяются чаще всего в экспериментах по искусственному получению мутаций у пшеницы. На других зерновых культурах применяются еще большие дозы.

В работах по получению мутаций у зерновых и зернобобовых культур для целей селекции применение доз γ - и рентгеновского излучений выше 10 *кр*, по нашему мнению, нецелесообразно, за исключением некоторых специальных случаев. Дозы не выше 5 *кр* на сухие семена этих культур оказывают более эффективное действие; после облучения наблюдается более благоприятное соотношение типов мутаций в пользу мутаций, не связанных с крупными хромосомными перестройками. Ниже мы остановимся на этом вопросе подробнее.

Весьма важен вопрос о характере наследования искусственно вызванных мутаций. В большинстве своем, особенно у диплоидных форм, они наследуются как рецессивные изменения. Так, из 40 различных мутаций ячменя (раннеспелых, эректоидных и др.), исследованных в ФРГ [46], только одна раннеспелая мутация была доминантной. В Швеции [47, 48] были исследованы 70 эректоидных мутантов ячменя, характеризующихся комплексом измененных признаков. Два из этих мутантов оказались доминантными и один — полудоминантным по признаку плотности колоса, но остальные признаки этих двух мутантов были рецессивными или занимали промежуточное положение. На ячмене [47, 49, 50], львином зеве [26] и томатах [51] показано, что степень рецессивности может варьировать также в зависимости от внешних условий и внутренней среды.

Доминантные и полудоминантные мутации более часто возникают у полиплоидных форм [49].

Важной генетической особенностью искусственно вызванных мутаций является и то, что между ними и природными формами

обычно нет существенных различий. Многие специально исследованные мутации у ячменя (некоторые эректоиды, голозерные, гладкоостые, с восковым налетом и др.) оказались генетически идентичными с соответствующими природными формами [36, 46, 48]. Подобное сходство наблюдается и у других растений. На это следует обратить внимание, поскольку существует предубеждение, будто искусственные мутации представляют собой преимущественно нежизненные изменения.

I. Использование мутаций в селекции растений

I. Методы использования мутаций в селекции растений

При современном уровне знаний о мутационной изменчивости растений возможно использование искусственных мутаций в селекции различными методами. Эти методы, применяемые сейчас при работе с разными растениями, имеют много общего. Но у них есть и некоторые различия, которые зависят от способов размножения растений, преследуемых селекционером задач и некоторых других обстоятельств. Мы ограничимся анализом методов, применяемых в селекции растений, размножающихся семенами, в селекции вегетативно размножаемых растений, а также при решении некоторых специальных задач селекции.

Растения, размножающиеся семенами

1) Самоопылители

В настоящее время в селекции самоопылителей возможны следующие способы использования мутаций.

а) Простой отбор прогрессивных мутаций

Отбор и размножение прогрессивных мутаций для непосредственного использования их в качестве улучшенных сортов позволяют дальше улучшать в том или ином отношении сравнительно высококачественные сорта, не прибегая к скрещиваниям, связанным с некоторыми нежелательными последствиями. Однако при отборе крупных мутаций для этой цели нередко наталкиваются на трудности, которые связаны с тем, что, хотя прогрессивные мутации рассматриваемого типа возникают довольно часто, многие из них наряду с ценными качествами отличаются несколько сниженной плодовитостью. Как отмечалось выше, это связано с тем, что возникновение многих крупных мутаций обусловлено хромосомными перестройками. Но преувеличивать трудности не следует. Опыт показывает, что и путем отбора крупных мутаций можно получить хорошие результаты в улучшении сортов сельскохозяйственных растений. Так, в работах немецких авторов Гауля [13], Гофмана [34], Шольца [37, 39] и других путем отбора крупных мутаций получены формы, которые в течение

нескольких лет превышают по урожаю исходный сорт на 5—14%. Большинство упомянутых перспективных и выпущенных уже в производство мутантных форм сельскохозяйственных растений получено также путем отбора крупных мутаций.

О возможности улучшать сорта путем отбора крупных мутаций свидетельствуют также результаты, полученные в нашей лаборатории на разных культурах (см. статьи П. К. Шкварникова и И. В. Черного, М. И. Кулик и И. А. Яковлевой, Е. А. Соломко и Н. Д. Тарасенко в наст. сб., стр. 69, 146, 159). Эти данные показывают, что как по относительному числу, так и по сравнительной частоте их появления отрицательные типы мутаций (куда отнесены и мутации с пониженной плодовитостью) не являются преобладающими среди экспериментальных мутаций. Доля и частота отрицательных мутаций не превышали доли и частоты мутаций, представляющих практический интерес, к которым относятся формы, превосходящие исходные сорта по урожайности, раннеспелости, устойчивости к полеганию, устойчивости к некоторым болезням, качеству продукции и другим признакам. Многие формы из этой категории испытаны нами не только в сравнении с исходными, но и с лучшими стандартными сортами. Некоторые из них представляют интерес для непосредственного использования в производстве, большая часть других является ценным материалом для дальнейшей селекции.

Однако соотношение полезных и отрицательных мутаций может меняться в зависимости от различных факторов. При этом относительное число полезных мутаций меняется не пропорционально общей частоте мутаций и, следовательно, не пропорционально дозе того или иного вида облучения. Это подтверждается нашими данными, полученными в исследованиях на пшенице (см. работу [24], а также статью в наст. сб., стр. 69). Так, при облучении семян пшеницы «Мильтурум 553» разными видами излучений с повышением дозы общая частота мутаций увеличивалась и достигала максимума при дозах $10\text{ кр } \gamma$ - и рентгеновских лучей и при дозе $4 \cdot 10^{11}$ тепловых нейтронов. Однако число типов мутаций оставалось при всех дозах почти одинаковым, а число мутаций с полезными признаками было больше при облучении меньшими дозами.

Много убедительных данных об эффективности отбора резких морфологических мутаций в селекции ячменя приводится также в недавно опубликованной работе Густафссона [11a].

Несмотря на преимущества многих крупных мутаций, отбор малых мутаций может оказаться более перспективным, поскольку они, возникая более часто и затрагивая наиболее важные хозяйственные признаки, обычно не вызывают снижения плодовитости и жизнеспособности растений. Но на малые мутации до сих пор обращали недостаточное внимание, и лишь недавно в работах Гауля, Ньюбома и Грегори была практически показана большая эффективность их отбора.

Путем отбора малых мутаций у арахиса Грегори и Купер значительно повысили урожайность [40—43] и устойчивость к пятнистости листьев [44]. Этим же путем у ячменя получены значительные изменения (в плюс- и минус-стороны) по таким количественным признакам, как число стеблей в растении, число семян в колосе, размер семян, устойчивость к полеганию, длина соломины и др. [13]. У риса изменена высота растений, а также выделены раньше и позже выколашивающиеся формы (Ока и др. [45]).

Представляют интерес данные, полученные в наших исследованиях. Так, на сорте пшеницы «Мильтурум 553» (неопубликованные данные) наибольшая частота резких мутаций, наблюдавшаяся после γ -облучения дозами от 1 до 15 кр, составляла 18,5%, а частота малых мутаций в том же материале достигала 49%. Кроме того, частота первых с повышением дозы облучения в пределах указанной выше амплитуды сначала повышалась и достигала максимума при дозе 5 кр, а частота вторых менялась в обратной зависимости от величины дозы.

В другом нашем исследовании, проведенном на озимой пшенице (неопубликованные данные), частота малых мутаций, вызванных γ -облучением, в шесть раз превышала частоту крупных мутаций. Наблюдавшиеся в этих исследованиях малые мутации затрагивали такие признаки, как интенсивность зеленой окраски растений, восковой налет, толщина стебля, продолжительность вегетации, высота растения, величина и окраска зерна, физические качества клейковины и др. Существенно, что все эти мутанты не обнаруживали каких-либо отклонений от нормы по плодовитости и жизнеспособности.

Изложенные факты дают основание предполагать возможность ступенчатого улучшения различных хозяйственно-ценных признаков растений путем отбора малых мутаций.

б) Использование мутаций в сочетании с гибридизацией

В селекции самоопыляющихся растений крупные мутации наиболее эффективно могут быть использованы в сочетании с гибридизацией. Возможны следующие формы этого сочетания.

Скрещивание мутантных форм, происходящих из одного сорта. При необходимости сочетать в гибриде признаки, имеющиеся у разных сортов и у мутантов одного и того же сорта, выгоднее скрещивать последние. В этом случае процедура селекции будет проще и масштаб работы меньше, поскольку генетические отличия между мутантами одного сорта будут меньше, чем между мутантами разных сортов. Могут скрещиваться также мутантные формы, имеющие одинаковое фенотипическое проявление, что нередко усиливает мутантный признак.

Так, мутантный признак был усилен Гофманом [13] при скрещивании двух раннеспелых мутантов ячменя, созревавших на

3 и на 6 дней раньше исходного сорта. В потомстве от этого скрещивания были отобраны формы, созревшие на 18 дней раньше исходного сорта.

Значительный эффект получается также от скрещивания мутантных форм при малых мутациях. Грегори [43, 44] при таком скрещивании наблюдал проявление гетерозиса у арахиса.

Скрещивание мутантов с другими сортами. В некоторых случаях такое скрещивание может дать желаемый результат быстрее, чем скрещивание между разными сортами. Примером этого является упомянутый выше новый сорт фасоли «Санилак», сочетающий раннеспелость, урожайность и устойчивость к антракнозу. Этот сорт получен в результате скрещивания раннеспелого мутанта с устойчивым к антракнозу сортом фасоли [52]. Таким же путем в ГДР был получен новый высокоурожайный и устойчивый ко всем расам мучнистой росы сорт ячменя [13]. Успешное скрещивание мутантных форм с формами, принадлежащими к другому виду, осуществлено при выведении нового сорта ячменя, отличающегося высокой прочностью соломы и устойчивостью к мучнистой росе. Такой сорт получен в результате скрещивания одного из шведских эректоидов с устойчивым к мучнистой росе видом *Hordeum spontaneum* [13].

в) Получение мутаций в гибридных популяциях

Одной из форм сочетания гибридизации и экспериментального получения мутаций в селекции растений может служить индуцирование мутаций в семенах второго поколения (F_2) гибридной популяции в качестве дополнительного источника изменчивости популяции. В исследованиях на картофеле, проводимых в нашей лаборатории, удавалось получать более широкую изменчивость в популяциях растений из семян гибридов, обработанных мутагенными факторами, по сравнению с популяциями из семян тех же гибридов, не подвергавшихся каким-либо воздействиям. Среди первых было выделено значительно больше хозяйственно-ценных форм, в том числе устойчивых к фитофторе.

2) Перекрестноопыляющиеся виды растений

В селекции перекрестноопыляющихся растений экспериментально вызванных мутаций могут быть использованы так же, как и в селекции самоопылителей, т. е. непосредственно (отбор мутаций) и в качестве исходных форм для скрещиваний с целью получения гетерозиса.

а) Отбор мутаций

Примеров отбора мутаций у перекрестноопыляющихся растений для непосредственного использования меньше, однако успешность такого отбора несомненна. Этим путем получены в

Швеции известные промышленные сорта белой горчицы «Примекс» и масличного рапса «Регина II». В литературе есть сведения, что формы с ценными признаками выделены путем непосредственного отбора мутантов у красного и белого клевера, донника белого, лисохвоста лугового, канареечника тростниковидного и других растений.

В опытах с дрозофилой [53, 54], которые могут служить моделью для соответствующих опытов с перекрестноопыляющимися растениями, получены убедительные данные об эффективности селекции путем отбора малых мутаций, обуславливающих у этого объекта изменчивость количественных признаков.

б) Скрещивание мутантов с целью получения гетерозисных форм

Этот способ использования мутаций в селекции перекрестноопыляющихся растений еще недостаточно проверен. Однако случаи получения гетерозисных гибридов от скрещивания между собой раннеспелых мутантов ячменя [13], мутантов арахиса [43, 44] и от скрещивания мутанта с нормальной исходной формой у табака [13] свидетельствуют о перспективности таких скрещиваний для получения гетерозиса в применении как к самоопыляющимся, так и к перекрестноопыляющимся растениям.

Вегетативно размножаемые растения

У вегетативно размножаемых растений для экспериментального получения мутаций имеются более широкие перспективы. Вегетативное размножение растений создает многие преимущества для выявления и использования мутаций в селекции, оно позволяет выявлять даже самые слабые фенотипические изменения, а затем размножить и использовать любое из них. Кроме того, химерное строение вегетативно размножаемых растений почти во всех случаях спонтанных и индуцированных мутаций [55—59] позволяет использовать даже те из них, которые в гомогенном состоянии вели бы к полной стерильности или нежизнеспособности растения. Например, у ежевики описана химерная форма: мутация, затрагивая только эпидермис, вызывает в нем потерю колючек, а при распространении и на другие ткани обуславливает карликовость растений. У пеларгонии имеется весьма декоративная пестроцветковая химерная форма с мутацией, которая в гомогенном состоянии оказывается летальной. Отбор таких химерных форм с эктодермальными мутациями, которые будут связаны с устойчивостью к болезням, засухоустойчивостью и некоторыми другими качествами, может дать новые полезные формы. Что же касается апомиктичных и самостерильных форм вегетативно размножаемых растений и форм, не образующих цветков, то у них отбор соматических спонтанных и индуцированных мутаций является единственно возможным методом селекции.

В селекции вегетативно размножаемых растений экспериментальное получение мутаций может иметь значение как в качестве самостоятельного метода, так и в различных формах сочетания с гибридизацией. Химерное строение растений с соматическими мутациями, однако, накладывает отпечаток на организацию и конкретные приемы работы.

Для более полного проявления мутаций, скрытых химерным строением, большое значение имеет расхимеривание, т. е. получение из химеры гомогенно измененных побегов путем стимуляции образования придаточных побегов с нарушением обычного чередования слоев тканей. У разных растений это осуществляется различными приемами. Для картофеля успешно используют следующие способы [60]: отделение и укоренение ростков, образующихся на обработанных клубнях; хирургическое удаление глазков на клубнях с отделением и укоренением образующихся затем придаточных побегов; поверхностное нарушение тканей в зоне глазков клубня до его прорастания с последующим укоренением образовавшихся ростков; разрезание клубней на части. С помощью этих приемов удавалось выявить 3,4—12,6% скрытых спонтанных мутаций в контроле и на 18,1—39,5% больше мутаций в облученном материале.

Для луковичных растений с этой целью успешно применялось повторное размножение обработанного материала с помощью придаточных луковиц [58], для травянистых растений, размножаемых черенками,—декапитация укорененных черенков с целью вызвать обильное образование боковых побегов и последующее их отделение и укоренение [61].

У древесных растений побеги первого года от укорененных или привитых черенков срезаются возможно ближе к обработанной части черенка, а боковые побеги второго года отделяются и укореняются или перепрививаются. То же может повторяться с придаточными побегами последующих лет [62, 63]. Перепрививаемые побеги обычно делятся на части или от них берутся глазки для окулировки [19, 64—66].

Есть данные о получении многих форм плодовых растений с улучшенными отдельными качествами их путем сочетания искусственного получения мутаций с гибридизацией [62, 67—70].

2. Мутации как средство достижения специальных целей

а) Получение транслокаций хромосом с целью переноса признаков от одного вида или рода растений к другому

Ярким примером этого является перенос единичного ценного признака (устойчивости к листовой ржавчине) от эгилопса к сорту мягкой пшеницы, осуществленный в США Сирсом [71] в результате экспериментально вызванной транслокации небольшого участка хромосомы эгилопса в хромосому пшеницы. Этот процесс совершался в несколько этапов. Основные из них: полу-

чение гибрида между мягкой пшеницей и эгилопсом через промежуточное скрещивание последнего с двузернянкой, выделение в потомстве гибрида устойчивых к ржавчине растений с лишней хромосомой, принадлежащей эгилопсу, и облучение таких растений с целью вызвать транслокацию участка хромосомы эгилопса, ответственного за устойчивость к ржавчине, в одну из хромосом пшеницы.

Выделенная устойчивая к ржавчине форма имела в составе одной из хромосом набора столь незначительный участок хромосомы эгилопса, что он нисколько не отражался на поведении хромосом в мейозе. Эта форма была устойчива к ржавчине, нормально плодovита и не имела никаких нежелательных признаков от эгилопса. Сходная процедура успешно применена Эллиотом [72, 73], Лартером и Эллиотом [74], Конзаком и Хайнером [75] для переноса от пырея к пшенице устойчивости в первом случае к стеблевой ржавчине, а во втором — к головне.

б) Использование хромосомных перестроек для диплоидизации искусственных аутополиплоидов

Недавно было предложено использовать хромосомные перестройки для диплоидизации искусственных аутополиплоидов. Предлагаемая процедура предусматривает индуцирование у нескольких линий растений такого количества хромосомных перестроек, которое нарушало бы нормальную попарную конъюгацию хромосом этих линий. Далее предусматривается получение гибрида между этими линиями и удвоение у него хромосом одним из существующих методов. В мейозе полученного таким образом полиплоида не будут образовываться мультиваленты, а произойдет попарная конъюгация хромосом, как у диплоидов. Теоретическое обоснование этого способа дано в работах Гауля [32], Гофмана [76], Колдекота [77] и др. В настоящее время ведутся интенсивные работы с целью практического подтверждения его эффективности.

в) Перевод апомиктичных форм к половому размножению

Используя ионизирующие излучения, Жулен [78, 79] осуществил перевод апомиктичных форм мятлика к половому размножению. Учитывая мультиплоидный характер этого вида, предполагают, что степень выраженности полового процесса у него зависит от многих генетических факторов. Появление форм, размножающихся половым путем, может быть следствием изменения одного или нескольких этих факторов или следствием потери части или целой хромосомы соответствующего типа. Получение мутантов, способных к половому размножению, из апомиктичных форм имеет большое значение, поскольку оно открывает путь для применения половой гибридизации в селекции этих форм.

г) Преодоление нескрещиваемости и бесплодия при межвидовой гибридизации

Облучение спорогенных тканей и гамет перед скрещиванием или ранних стадий эмбрионального развития гибрида успешно применялось для преодоления несовместимости родительских форм или бесплодия гибридов при межвидовой и межродовой гибридизации. В частности, путем облучения гамет была преодолена нескрещиваемость райграса с овсяницей [80, 81], капусты с черной горчицей [82] и разных видов табака [83, 84]. Плодовые гибриды (ранее не удававшиеся) между видами хлопчатника *Gossypium hirsutum* и *G. barbadense* получены в шт. Теннесси (США) на Ок-Риджской экспериментальной станции университета Константином (личное сообщение) в результате обработки рентгеновскими лучами трех — шести дневных зародышей гибридов F_1 . В работе В. С. Семина и Б. А. Жученко (см. наст. сб., стр. 200) путем облучения пыльцы γ -лучами удавалось преодолевать нескрещиваемость при межродовых скрещиваниях винограда и плодовых.

д) Преодоление самостерильности

Самостоятельное значение имеет получение с помощью радиации самофертильных мутантных форм внутри некоторых форм, характеризующихся самонесовместимостью. Яркими примерами удачного применения радиации с этой целью служат упоминавшиеся в приведенном выше списке перспективных мутантов экспериментально полученные самофертильные формы огурцов, клевера и черешни [13а, 25, 70].

е) Получение гаплоидов

Мутагенные факторы и прежде всего радиация являются эффективным средством получения гаплоидов, которые плодотворно могут быть использованы для решения некоторых специальных задач.

3. Некоторые приемы повышения эффективности отбора мутаций

Такие факторы, как химерное строение растений M_1 при воздействиях мутагенными факторами на соматические ткани, рецессивность большинства мутаций, так называемая фенотипическая буферность, обусловливаемая полимерией, эпистазом и другими причинами, затрудняют обнаружение и отбор вызванных мутаций.

Уменьшить эти трудности можно прежде всего правильной организацией отбора мутаций. Его можно проводить начиная с

первого поколения растений (M_1), но в каждом поколении он должен отвечать совершенно определенным целям.

В M_1 могут быть отобраны лишь изредка возникающие доминантные мутации и немногие проявляющиеся в гетерозиготном состоянии рецессивные мутации. Кроме того, в M_1 иногда целесообразно вести отбор более высокофертильных растений для увеличения в последующих поколениях относительной частоты мутаций, не связанных с хромосомными перестройками.

В M_2 отбираются многие крупные рецессивные мутации, но далеко не все, так как большинство из них представлено в этом поколении единичными растениями, а другие остаются еще не проявленными. По данным Готшалка [85], у гороха 60% мутаций проявляется в M_2 и 40% — в M_3 . Следовательно, неправильно ограничиваться, как это иногда делают, отбором мутаций в M_2 . Его необходимо продолжать в M_3 и M_4 . Кроме того, в M_3 и M_4 может отбираться основная часть малых мутаций, которые обнаруживаются лишь в том случае, когда они представлены более или менее значительной группой растений. Во всех случаях отбор мутаций облегчается при раздельном выращивании потомств от каждого растения.

Для сокращения трудоемкости работ, особенно когда целью отбора являются только малые мутации, целесообразно выращивать растения индивидуальными семьями начиная лишь с M_3 , для чего из популяции M_2 произвольно отбирается достаточное число растений.

Эффективность селекции с использованием мутаций можно повысить, применяя специальные методы обнаружения и отбора прогрессивных форм, особенно по количественным признакам. К таким относятся искусственное заражение растений возбудителями болезней, микрометоды определения содержания и качеств различных веществ в растениях, выращивание соответствующих поколений на провокационных фонах и др. Заслуживает внимания отбор малых мутаций по так называемым индикаторным признакам. Так, Гауль [13] в качестве индикаторов для отбора более урожайных форм ячменя успешно использовал раннеспелость и размер зерновок, добившись таким путем выделения форм, которые превосходят по урожайности исходный сорт соответственно на 1—32 и на 6—16%.

С различными хозяйственно-ценными качествами связаны многие морфологические и физиологические признаки в силу плейотропного действия многих мутаций. Поэтому поиск таких признаков, которые могли бы служить индикатором для отбора на то или иное качество, очень важен.

Успех работы в значительной степени зависит также от выбора в качестве исходного материала форм, особо благоприятных для выявления мутаций (ими могут служить гаплоиды, моносомы, аутодиплоиды) [85, 86].

III. Задачи исследования по повышению эффективности использования мутаций в селекции

В разработке методов использования мутаций в селекции растений сделаны лишь первые шаги.

Для селекционной работы в конечном итоге важно получать наибольший выход мутаций, имеющих практическую ценность. Этого можно достигнуть следующими путями: 1) повышением общей частоты мутаций; 2) изменением соотношения хромосомных aberrаций к факториальным мутациям; 3) изменением спектра возникающих мутаций; 4) усовершенствованием и удешевлением методов обнаружения и выделения мутаций и др.

Общая частота, фенотипическое разнообразие и соотношение разных типов мутаций зависят от способов их получения и от качества исходного материала.

Средств получения мутаций у растений в настоящее время известно много, однако особенности мутагенного действия их выяснены еще недостаточно. Поэтому исследования по сравнительному изучению эффективности и специфики действия разных мутагенных факторов имеют важное значение. При этом особого внимания заслуживает изучение зависимости частоты и характера малых мутаций от вида и дозы мутагенных воздействий.

Весьма перспективны исследования по изучению эффективности комбинированных воздействий разными мутагенными факторами [13, 19, 77, 87—89].

Автором получены данные, показывающие, что комбинированные воздействия радиации и других факторов существенно меняют картину видимых морфологических и физиологических мутаций как в количественном, так и в качественном отношении. Необходима дальнейшая проверка результатов этих исследований на сельскохозяйственных растениях.

Заслуживают внимания исследования по проверке на сельскохозяйственных растениях эффективности повторных мутагенных воздействий. Теоретически обоснованные перспективы данного способа применения мутагенных факторов, в частности радиации, весьма заманчивы. Повторные мутагенные воздействия помогут решить такие задачи, как накопление полезных мутаций, преодоление фенотипической буферности, увеличение отношения генных мутаций к хромосомным aberrациям, инактивация доминантных факторов у вегетативно размножаемых растений и др.

Наиболее обнадеживающим способом регулирования частоты и спектра мутаций и повышения выхода практически ценных форм является, по-видимому, подбор специфически действующих мутагенных факторов. Большие надежды в этом отношении возлагаются на химические соединения, могущие вступать в специфические реакции с молекулами клеточных структур и их компонентами. Из огромного числа химических мутагенных факторов

наиболее эффективными оказались некоторые алкилирующие соединения и прежде всего этиленимин (ЭИ) и этилметансульфонат (ЭМС). Эти соединения, особенно ЭМС, вызывают значительно меньше хромосомных аберраций. По данным Эсло (см. работу [13]), ЭМС в три — восемь раз эффективнее рентгеновских лучей по частоте вызываемых хлорофильных мутаций, а также по относительному числу различных морфологических мутаций в сравнении с хлорофильными. Данные о том, что ЭИ и ЭМС вызывают меньше хромосомных перестроек, чем ионизирующие излучения, подтверждаются также в наших исследованиях. Однако число хромосомных перестроек, вызываемых этими соединениями, а также диметилсульфатом, все же достаточно большое. Значительно меньше возникает их после воздействия диэтилсульфата и гидроксилamina. О последнем соединении имеются данные (полученные на микроорганизмах [98]) как о специфически действующем мутагенном факторе. В настоящее время на растениях нами изучается действие этого соединения на видимые мутации.

В дальнейших поисках специфически действующих мутагенных факторов на растения должно быть обращено внимание также на различные аналоги и предшественники оснований нуклеиновых кислот, некоторая специфичность действия которых установлена на микроорганизмах [90]. Наряду с этим очень важно испытать на растениях соединения, обнаружившие высокую мутагенную эффективность в исследованиях И. А. Рапопорта [91—97].

Более подробные сведения о специфике действия разных мутагенных факторов в связи с проблемой получения направленных мутаций у растений можно получить в работах Смита [90] и Гвстафссона [98].

Частота и спектр вызываемых мутаций в результате воздействия мутагенными факторами зависит не только от вида действующего фактора и внешних условий. Большое значение имеют особенности обрабатываемых организмов. Считается [13, 87], что изучение частоты и спектра индуцируемых мутаций в зависимости от генотипа, стадии индивидуального развития, физиологического состояния и других особенностей растений представляет еще не использованный резерв повышения эффективности экспериментальных мутаций в селекции.

Исключительно велико значение генотипа растения. Известны большие различия в чувствительности разных видов и сортов растений к радиации и разная частота возникновения определенных типов мутаций у разных видов. Общеизвестны различия в реакции на мутагенные воздействия представителей разных звеньев полиплоидных рядов, а также влияния на частоту и спектр мутаций полимерии, эпистаза и других генетических факторов. Имеются данные о влиянии на радиационную чувствительность и спектр мутаций состояния гетерозиготности [33, 42, 49], в

связи с чем предполагается, что в этом состоянии может повышаться вероятность выхода полезных мутаций [87]. Все это свидетельствует о важности развития исследований роли генетических факторов в экспериментально вызываемой мутационной изменчивости.

* *
*

Итак, из приведенных данных следует, что метод экспериментального получения мутаций открывает новые возможности в селекции растений. Значение этого метода заключается в использовании его в качестве дополнения к другим существующим методам, таким, как сортовое скрещивание, межвидовое скрещивание, инбридинг, искусственная полиплоидия и др.

Следует также подчеркнуть, что до настоящего времени вопросы использования мутаций в селекции растений были на втором плане теоретических исследований и достигнутые результаты в этой области являются в большинстве случаев «побочным продуктом» исследований. Специальные прикладные работы в этой области носят пока эпизодический характер и проводятся явно недостаточными силами и средствами. Необходимость активизации таких исследований, а также их планирование и координация совершенно очевидны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Делоне Л. Н. Экспериментальное получение мутаций у пшениц. Укр. ин-т растениеводства. Харьков, 1934.
2. Делоне Л. Н. Значение мутационной изменчивости в практической селекции. Бюлл. ВАСХНИЛ, вып. 12, 1936.
3. Делоне Л. Н. Мутации мягкой пшеницы и их селекционное использование. «Зап. Харьковск. с.-х. ин-та», 1, 43—57 (1938).
4. Сапегин А. А. «Природа», № 9, 28—31 (1934).
5. Сапегин А. А. «Ботан. ж.», 20, 3—9 (1935).
6. Сапегин А. А. «Тр. по прикл. ботан., генет. и селекц.», сер. II, 9, 3—37 (1936).
7. Stadler L. J. Proc. 6th Intern. Congr. Genet., 6th Congr., Ithaca, 1, 274—294 (1932).
8. Stadler L. J. Cold Spring Symposia Quant. Biol., 9, 168—178 (1941).
9. Stadler L. J., Spregue G. P. Science, 85, 57—58 (1937).
10. Густафссон А., Тедин О. В сб. «Радиоактивные излучения и селекция растений». М., Изд-во иностр. лит., 1937, стр. 7.
11. Gustafsson A. Acta agric scand., 4, 361—364 (1954).
- 11a. Gustafsson A. Hereditas, 50, 2—3 (1963).
12. McKey J. Brookh. Symp. on Biology a. Genetics, Brookh. Nat. Lab., Upton, N. Y., 9, 1956, p. 141—156.
13. Gaul H. Mutation and Plant Breeding, Pub. 891, NAS—NRC, Washington, D. C., 1961, p. 206—251.
- 13a. Osborn T. S., Lunden A. O. Internat. J. Appl. Radiat. a. Isotops, 10, 198—209 (1961).
14. Stubbe H. Proc. 10th Intern. Congr. Genetics. Montreal, I, 247—260 (1958).

15. Singleton W. R. Atomic Energy and Agr., 183—194 (1956).
16. Smith H. M. Bot. Rev., 24, 1—24 (1958).
17. Sparrow A. H., Konzak C. P. Camelia Culture, 425—452 (1958).
18. Nilan R. A. Proc. II. Congr. Eur. Assoc. Res. Plant Breed., Eucarpia, 36—47 (1959).
19. Nybom N. Mutation and Plant Breeding, Pub. 891, NAS—NRC, Washington, D. C., 1961, p. 252—294.
20. Можаяева В. С. «Радиобиология», 1, 604—610 (1961).
21. Дубчинин Н. П. и др. В сб. «Итоги науки. Биологические науки». Т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1960 стр. 292—324.
22. Шкварников П. К., Черный И. В. «Радиобиология», 1, 296—303 (1961).
23. Там же, стр. 799—806.
24. Шкварников П. К., Черный И. В. «Изв. СО АН СССР», 10, 100—110 (1962).
25. Konzak C. F. Quart. Rev. Biol., 32, No. 1 (1957).
26. Stubbe H. Z. indukt. Abst. u. Vererb. Lehre, 85, 450—478 (1953).
27. Baur E. Bibliot. Genetica, 4, 1—170 (1924).
28. Stubbe H. Züchter, 6, 299—303 (1934).
29. Stubbe H., Wettstein P. Biol. Zbl., 61, 265—297 (1941).
30. East E. M. Genetics, 20, 443—351 (1935).
31. Gaul H. Arbeiten der DLG, 44, 54—71 (1956).
32. Gaul H. Euphytica, 7, 275—289 (1958).
33. Gustafsson A. Hereditas, 33, 1—100 (1947).
34. Hoffmann W. Ergebnisse der mutationszuchtung. Vorträge über Pflanzenzuchtung, Land und Forstwirtschaft. Forschungsrat. e. V., Bonn, 36—53, 1951.
35. Nybom N. Acta agric. scand., 4, 430—456 (1954).
36. Scholz F. Kulturpflanze, 3, 69—80 (1955).
37. Scholz F. Z. Pflanzenzücht., 38, 181—225 (1957).
38. Scholz F. Qualitas Plant et Material Vegetabiles, 6, 276—292 (1960).
39. Scholz F. Z. Pflanzenzücht., 44, 105—128 (1960).
40. Gregory W. C. Agron. J., 47, 396—399 (1955).
41. Gregory W. C. Brookhaven Symposia on Biology and Genetics, Brookh. Nat. Lab., Unton, N. Y., 9, p. 177—190, 1956.
42. Gregory W. C. Proc. First Int. Conf. Peacef. Uses Atom. Energy, 12, 48—51 (1955).
43. Gregory W. C. Proc. 9th Oak Ridge Regional Symp. on Radiat. in Plant Breed., 1957, p. 36—48.
44. Cooper W. E., Gregory W. C. Agron. J., 52, 1—4 (1960).
45. Oka H. I., Hayashi J., Shiojiri I. J. Heredity, 49, 11—14 (1958).
46. Nötzel H. Kuhn-Archiv, 66, 72—132 (1959).
47. Hagberg A. Hereditas, 39, 161—178 (1953).
48. Hagberg A. Berich. II. EUCARPIA—Kongr. Köln, 1959, p. 235—248.
49. Gustafsson A., Nybom N., Wettstein V. Hereditas, 36, 383—392 (1950).
50. Hallquist C. Hereditas, 39, 236—240 (1953).
51. Endlich J. Kulturpflanze, 37, 131—160 (1959).
52. Down E. E., Andersen A. L. Science, 127, 223—224 (1956).
53. Buzzati-Traverso A. A., Scossioli R. E. X-ray induced mutations in polygenic systems. Comitato Nazionale per le Ricerche Nucleari. II, Conferenza di Ginevia, 1959, p. 1—13.
54. Scossioli R. E. Proc. 9th Intern. Congr. Genet. Caryologia, 6 (vol. suppl. pt. II), 861—864 (1954).
55. Asseyeva T. J. Genet., 19, 1—26 (1927).
56. Асеева Т. В. «Бюлл. прикл. бот., генет. и селекц.», 27, 135—218 (1931).
57. Асеева Т. В., Благовилова М. «Бюлл. прикл. бот., генет. и селекц.», А (15), 81—83 (1935).
58. Mol E. W. de Z. Pfl. Zücht., 26, 356—403 (1944).

59. Mol E. W. de Jap. J. Breed., 3, 1—8 (1953).
60. Соломко Е. А. «Радиобиология», 2, № 4, 634—638 (1962).
61. Jank H. Zuchter, 27, 223—231 (1957).
62. Bauer R. Hereditas, 43, 323—337 (1957).
- 62a. Blakeslee A. P., Avery A. C. Proc. Huit. Congr. Bot., Paris, 1954, p. 268.
- 62b. Dollinger E. J. Genetica, 39, 750 (1954).
- 62в. Sampson D. R., Walker G. W. R. Canad. Plant Sci., 38, 346 (1958).
- 62г. McKey J. Hereditas, 40, 65 (1954).
63. Привалов Г. Ф. «Бюллетень МОИП», 70, № 1, 153 (1965).
64. Grober K. Die Kulturpflanze, 7, 37—54 (1959).
65. Zweintzcher M. Zuchter, 25, 290—302 (1955).
66. Zwintwcher M. Proc. II EUCARPIA—Kongr, 1959, p. 202—211.
67. Bishop C. J. Proc. 10th Intern. Congr. Genetics., II, 26, (1958).
68. Bishop C. J. Canad. J. Genet. Cytology, I, 118—123 (1959).
69. Hough Z. F., Weaver G. M. J. Hereditas, 59, 59—62 (1959).
70. Lewis D., Growe L. K. J. Hort. Sci., 29, 220—225 (1954).
71. Seers E. R. Brookhaven Sympos. Biol., 9, 1—22 (1956).
72. Elliott F. C. J. Hered., 48, 77—81 (1957).
73. Elliott F. C. Wheat Inform. Serv., 9—10, 26—27 (1959).
74. Larter E. N., Elliott F. C. J. Bot., 34, 817—823 (1956).
75. Konzak C. F., Heiner R. E. Wheat Inform. Serv., 9—10, 31 (1959).
76. Hoffmann W. Z. Pfl. Zücht., 41, 371—394 (1959).
77. Caldecott R. S., North D. T. Mutation and Plant Breeding, NAS—NRC, Pub. 891, 1961, p. 365—404.
78. Julen G. Acta Agr. Scand., 4, 585—593 (1954).
79. Julen G. Zuchter, 28, 37—40 (1958).
80. Reusch J. D. H. Nature, 178, 929—930 (1956).
81. Reush J. D. H. Heredity, 14, 51—60 (1960).
82. Devies D. R., Wall E. T. Sympos. on the Effects of Ioniz. Rad. on Seeds and Their Signif. for Crop Improv., Karlsruhe, 1961.
83. Swaminathan N. S., Murty B. R. Zeit. Verebungsl, 90, 393—399 (1959).
84. Tanaka M. Jap. J. Breed., 7, 39—44 (1957).
85. Gottschalk W. Symposium on the Effects of Ioniz. Rad. on Seeds and Their Signif. for Crop Improv., Karlsruhe, (1961).
86. Blixt S. et al. Agr. Hort, Genetica, 18, 109—123 (1960).
87. McKey J. Mutation and Plant Breeding, NAS—NRC, Pub. 891, 336—364 (1961).
88. Nilan R. A., Konzak C. F. Mutation and Plant Breeding, NAS—NRC, Pub. 891, 437—460, 1961.
89. Шкварников П. К. «Цитология», 5, № 5, 535—545 (1963).
90. Smith H. Mutation an Plant Breeding, NAS—NRC, Pub. 891, N. Y. 1961, 413—436.
91. Рапопорт И. А. «Докл. АН СССР», 141, № 6, 1476—1479 (1961).
92. Рапопорт И. А. «Докл. АН СССР», 146, № 6, 1418—1421 (1962).
93. Рапопорт И. А. «Докл. АН СССР», 147, № 4, 943—946 (1962).
94. Рапопорт И. А. «Докл. АН СССР», 147, № 5, 1193—1195 (1962).
95. Рапопорт И. А. «Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол.», 67, № 1, 96—114 (1962).
96. Рапопорт И. А. «Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол.», 67, № 4, 109—123 (1962).
97. Рапопорт И. А., Зоз Н. Н. «Цитология», 4, № 3, 330—334 (1962).
98. Gustafsson A. Hereditas, 50, No. 2—3, 211—263 (1963).

МЕТОДЫ ПРИМЕНЕНИЯ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ И ДРУГИХ МУТАГЕННЫХ ФАКТОРОВ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

В. В. ХВОСТОВА

Институт биофизики АН СССР, Москва

Увеличение числа форм культурных растений, используемых для последующей селекционной работы, поможет селекционерам в выведении сортов, обладающих новыми полезными признаками. Мощным источником, вызывающим новые наследственные изменения, являются ионизирующее излучение, а также химические мутагенные соединения.

Сейчас можно считать доказанным, что радиация не только разрушает наследственную основу, но и приводит к появлению хозяйственно-ценных признаков: использование искусственно полученных мутаций, возникающих под действием ионизирующих излучений, позволило выпустить на рынок в разных странах за последние годы следующие 16 новых сортов культурных растений:

1) зерновые (7 сортов): неполегающий ячмень «Паллас» (Швеция, 1958); раннеспелый низкорослый ячмень «Мари» (Швеция, 1961); устойчивый к мучнистой росе ячмень «Вена» (Австрия, 1959); озимый ячмень «Ютта» с повышенной зимостойкостью, прочностью соломы и урожайностью (ГДР, 1960); овес «Флорад», устойчивый к корончатой ржавчине (США, 1960); овес «Алламо Х», устойчивый к грибным заболеваниям (США, 1961); ячмень «Пеннрад» с повышенной зимостойкостью (США, 1963);

2) зернобобовые (5 сортов): урожайный горох «Строл» (Швеция, 1957); высокоурожайная фасоль «Шеферс-Универсал» (ФРГ, 1950); раннеспелая и устойчивая к грибным заболеваниям фасоль «Санилак» (США, 1957); фасоль «Сиуэй», раннеспелая и устойчивая к мозаике фасоли (США, 1960); фасоль «Грэнтиот», раннеспелая, устойчивая к мозаике и антракнозу (США, 1963);

3) масличные (3 сорта): белая горчица «Примекс» (Швеция, 1950); рапс масличный (Швеция, 1953) — оба эти сорта с повышенной урожайностью и масличностью; арахис N. С. ЧХ, устойчивый к заболеванию «пятнистость листьев», с прочной нерас- трескивающейся кожурой, пригодной для механизированной уборки (США, 1959);

4) овощные (1 сорт): томаты «Синга», высокоурожайные, раннеспелые, устойчивые к верхушечной гнили; плоды хранятся при комнатной температуре до одного месяца (США, 1960).

Работы по применению ионизирующих излучений и химических мутагенов в селекции ведутся во многих странах. Особенно широко они развернуты в Швеции, ГДР, ФРГ, США, Франции, Индии. В этих странах разрабатываются теоретические основы и методы применения мутагенных воздействий, созданы коллекции искусственно полученных мутантов. Многие хозяйственно-перспективные формы, полученные за последние годы у разных культур (ячменя, пшеницы, овса, льна, гороха, сои, хлопчатника, томатов, арахиса), проходят сейчас испытания в производственных условиях. Нужно помнить, что со времени выделения мутанта до выпуска коммерческого сорта проходит 8—10 лет.

В СССР первые работы по получению мутантов у сельскохозяйственных культур под действием излучений начал в 1927 г. Л. Н. Делоне [1], который проводил работу на Харьковской селекционной станции совместно с В. Н. Дидусем [2]. К 1938 г. Л. Н. Делоне получил большое число радиационных мутантов пшеницы и ячменя, среди которых были хозяйственно-перспективные формы, однако они были потеряны во время войны. Несколько интересных форм было получено у пшеницы А. А. Сапегиным [3]. Хозяйственно ценными были урожайные и раннеспелые мутанты, полученные у сои А. К. Лещенко [4]. И. В. Мичурин понимал значение этих методов, он писал И. С. Горшкову: «В 1933 г. начинай работать по выявлению искусственных мутаций» [5].

Увеличение интереса к применению мутагенов в селекции в 50-х годах XX века наблюдалось во многих странах. Это было связано с возможностями использования более дешевых и разнообразных источников излучений для получения мутаций, с открытием эффективных химических мутагенов (в частности, мутагенный эффект весьма эффективного и широко используемого мутагена этиленимина был открыт в СССР И. А. Рапопортом [6]), с успешным применением мутантов в селекции микроорганизмов — продуцентов антибиотиков (в СССР много высокопродуктивных штаммов было получено в лаборатории, руководимой С. И. Алиханяном [7]), а также с большими успехами экспериментальной и радиационной генетики, установившей важные закономерности в действии излучений на наследственность.

В СССР работы по получению искусственных мутаций у сельскохозяйственных растений возобновились в 1957 г. по инициативе Лаборатории радиационной генетики Института биофизики АН СССР. В Институте биофизики в течение последних шести лет облучались семена, присылаемые со всех концов СССР, γ -лучами и быстрыми нейтронами. Этот же институт производил подбор доз, дозиметрию и осуществлял методическое руководство опытами [8—12].

За последние два-три года появились установки для облучения семян в научных учреждениях Ленинграда, Киева, Ташкента, Тбилиси, Риги. В частности, Институт биологии Латвийской ССР предлагает проводить облучение семян быстрыми нейтронами для всех нуждающихся в этом организаций.

В настоящее время для разработки методов применения излучений и других мутагенов в селекции растений важно решить проблему подбора типа воздействия и определения дозы мутагена. Сейчас в распоряжении селекционеров имеются следующие эффективные мутагены: 1) γ -лучи — электромагнитные излучения, вызывающие в тканях ионизацию малой плотности; близкие к ним рентгеновские лучи (менее удобный и более дорогой источник); 2) быстрые нейтроны со средней энергией 1—2 Мэв, вызывающие в облучаемых тканях появление густых колонок ионизации; 3) химические мутагены, из которых пока наиболее эффективно воздействуют на высшие растения этиленимин (ЭИ) и этилметансульфонат. Оба эти вещества относятся к алкилирующим соединениям: они вызывают присоединение предположительно к ДНК хромосом положительно заряженного радикала — алкила, в данном случае, по-видимому, этила. Сравнение «продуктивности» мутагенов (продуктивностью принято называть наибольшее количество мутаций, получаемых при оптимальной дозе или концентрации мутагена) производится обычно после получения второго или даже третьего поколения (M_2 и M_3).

При обработке мутагенами семян, в которых имеется многоклеточный зародыш, изменения происходят в отдельных его клетках; при этом в разных клетках могут возникнуть различные изменения. Из измененных и неизмененных клеток при их делении и дифференцировке образуются ткани. В результате развиваются химерные растения (M_1), содержащие ткани разных генотипов. После облучения семян злаков обычно лишь один из колосьев (метелок) несет данную мутацию. Семена из одного колоса дают в следующем поколении (M_2) семью. Для других культур семьями обычно считают потомство целого растения M_1 .

Мутации большей частью рецессивны и в гетерозиготных тканях растений M_1 не проявляются. Они выявляются в гомозиготном состоянии лишь в M_2 . Обычно подсчитывается процент семей с изменениями в M_2 . Однако, чтобы быть уверенным, что возникшее изменение наследственно, лучше получить сначала потомство от измененных растений (M_3) и лишь тогда вести подсчет семей с мутантами. Можно также подсчитывать, какой процент составляют мутанты от общего числа растений M_2 .

Какие же мутагены выгоднее применять для обработки семян сельскохозяйственных растений? Имеются данные, полученные на ячмене [13], пшенице [14—19] и на «модельном» растении *Arabidopsis thaliana* [20], которые позволяют сделать следующие выводы: наибольшее число мутаций дает этилметансульфонат

(70—100% семей M_2 содержат изменения); на втором месте стоит этиленимин (40—50% семей M_2 с изменениями).

В наших опытах с пшеницей быстрые нейтроны давали не меньшее количество семей с изменениями [0,01—0,04%-ный ЭИ — $45,1 \pm 4,1\%$; быстрые нейтроны в дозе 425 рад (145 рад Н + 280 рад γ) — $36,3 \pm 3,8\%$]; γ -лучи, по нашим данным, дают значительно более низкий процент семей с мутантами ($6,2 \pm 1,1\%$) [19].

Однако еще рано говорить о том, что химические мутагены вообще более продуктивны, чем ионизирующие излучения, при воздействии на семена сельскохозяйственных растений.

Так, в нашей работе с томатами этиленимин оказался менее продуктивным мутагеном, чем γ -лучи ($28 \pm 5,2$ и $52 \pm 3,7\%$ семей с мутантами соответственно) [21]. Аспирантом А. Кулиевым, работавшим с хлопчатником, высокий процент семей с мутантами получен под действием как γ -лучей в дозе 20 кр ($48,0 \pm 7,0\%$) и быстрых нейтронов в дозе 650 рад ($52,0 \pm 7,0\%$), так и этиленимина ($44,0 \pm 7,0\%$ при концентрации 0,03% и $50,0 \pm 7,0\%$ при концентрации 0,07%).

Таким образом, по общей продуктивности различных мутагенов данных еще слишком мало, чтобы достаточно уверенно рекомендовать один из них для использования в селекционной работе с любыми культурами. Это тем более преждевременно, что еще меньше можно сказать о типах жизнеспособных мутаций, возникающих под воздействием разных мутагенов.

По данным шведских исследователей о жизнеспособных мутациях, а также согласно данным по хлорофильным мутациям, у ячменя [22] химические мутагены вызывают более разнообразные мутации, чем ионизирующие излучения. Сходные результаты получены у нас в лаборатории с озимой пшеницей ППГ-186 [17]. Наиболее часто у мягких пшениц и в естественных условиях и при действии излучений встречаются мутанты типа спельтоидов; генетическая природа этих мутаций известна: они связаны с изменением или с утерей определенного участка хромосомы 5А [23]. Часто появляются также мутанты скверхедного типа, что чаще всего обусловлено удвоением того же участка хромосомы [23]; третий часто возникающий тип — растения с укороченной соломой, обычно с компактным, а иногда и обычным типом колоса, которые мы по аналогии с мутантами ячменя называли эректоидами (неполегающими). При облучении γ -лучами в дозах 10—20 кр был отобран 81 мутант. Из них 77% относились к этим трем типам и лишь 33% составляли другие — с крупным колосом, рыхлоколосые, иммунные и т. д. После облучения быстрыми нейтронами (в дозах 210—495 рад) было выделено 207 мутантов, из них 80% составляли вышеуказанные типы. После воздействия этиленимином в концентрациях 0,01—0,04 об. % из 100 выделенных мутантов лишь 34% относились к вышеуказанным трем группам (причем эректоиды и скверхеды были нети-

пичные), а 66% составляли изменения других типов: сизые, с опушенным колосом, иммунные к мучнистой росе и ржавчине, с высокой толстой соломиной и непонижающим колосом и др. [17]. Интересно, что при увеличении концентрации этиленимина до 0,08—0,1% число часто возникающих мутаций — спельтоидов, скверхедов, эректоидов — повышается. Возможно, это происходит за счет увеличения процента мутаций, связанных с хромосомными перестройками при этих концентрациях.

Недавно шотландские ученые провели опыты на модельном объекте — мелком растении *Arabidopsis thaliana* из семейства крестоцветных, которое дает 10—12 поколений в год [20]. Авторы сравнивали мутагенную продуктивность рентгеновских лучей и девяти химических мутагенов. Высокий процент мутаций (свыше 30% семей M_2 с мутантами) был получен лишь под действием этилметансульфоната (при концентрации $8,0 \cdot 10^{-2} M$ 79% семей), этиленимина (при концентрации $6,9 \cdot 10^{-2} M$ 44%) и рентгеновских лучей на сухие семена (в дозе 120 кр 53,5%). Остальные мутагены дали низкий процент мутаций. В этой работе также отмечено, что под действием алкилирующих агентов возникают более редкие мутации, т. е. мутируют менее мутабельные локусы хромосом.

Таким образом, в начале работы с любым новым объектом важно испробовать как излучения (желательно и γ -лучи, и быстрые нейтроны), так и химические мутагены (этиленимин и этилметансульфонат), поскольку еще не ясна продуктивность разных мутагенных факторов при воздействии на разные объекты, а также получаемый спектр мутаций.

Очень мало изучен вопрос о совместном действии химических мутагенов и излучений, а также различных химических мутагенов. Теоретически можно представить, что воздействие одним мутагеном может открывать защищенные места для действия другого; тогда эффект будет более чем аддитивным. Такой эффект получен С. И. Алиханяном и его сотрудниками на продуцентах антибиотиков при воздействии ультрафиолетовых лучей и этиленимина [7] и на ячмене при последовательном воздействии на семена этиленимина и этилметансульфоната (43,8% семей с мутантами при сумме 30,8%) [24].

Важен вопрос о подборе для определенного объекта доз излучений и концентраций химических мутагенов.

В настоящее время ясно, что облучение семян в определенных более низких дозах вызывает стимуляцию роста и развития растений; более высокие дозы не влияют заметно на рост, а при дальнейшем увеличении дозы их рост угнетается. Известно также, что семена растений сильно различаются по радиочувствительности и доза, например, 4 кр γ -лучей сильно угнетает рост кормовых бобов, а для редиса эта доза стимулирующая; γ -лучи в дозе 10 кр летальны для семян бобов, а для семян редиса летальная доза составляет примерно 200 кр [12].

Многими авторами [25—29] доказано, что повреждающий и стерилизующий эффекты излучений у растений обусловлены хромосомными перестройками. Особенно четко это показано в последних работах Колдекотта и др. [30].

Возникает очень важный вопрос: можно ли разделить повреждающий эффект излучений и мутагенный?

Известно, что наследственные изменения не всегда связаны с крупными хромосомными реорганизациями, видимыми под микроскопом. Существует большая группа «точковых мутаций», связанных с локальным изменением мелких участков хромосом. Иногда это мелкие нехватки (потери материала), удвоения-дубликации, его перестановки или изменение химического состава определенного локуса. Важно, что измененный участок хромосомы при каждом клеточном делении удваивается, поэтому возникшее изменение наследуется.

В некоторых работах [7, 14, 15, 31] показано, что для каждого объекта существуют оптимальные дозы, дающие наибольшее число жизнеспособных мутаций. Для озимой пшеницы, по данным В. С. Можяевой, оптимальная доза 10 *кр* не оказывает заметного влияния на рост: не стимулирует и не тормозит его; при повышении дозы до 15—20 *кр* процент жизнеспособных мутаций не возрастает. Обычно это явление связывают с тем, что при более высоких дозах наблюдается много случаев перестроек хромосом и повышается связанная с этим стерильность. Это приводит к гибели части возникающих точковых мутаций, а также к связи точковых мутаций с хромосомными перестройками, которые в некоторых случаях снижают плодовитость растений.

В последние годы реально встал вопрос о снятии какой-то доли повреждающего эффекта излучений. Удастся это пока для γ - и рентгеновских лучей, при воздействии которыми на семена большое значение имеет эффект последствия. На развитие повреждений после облучения сильно влияет влажность семян, концентрация кислорода в окружающей среде и температура [32]. Особенно быстро возрастает степень повреждения в первые сутки после облучения. Выяснено, что в этом процессе большую роль играют долгоживущие свободные радикалы. Предполагают, что они, взаимодействуя со слабыми «потенциальными» повреждениями хромосом, возникшими во время облучения, превращают их в истинные разрывы [33]. Американские исследователи Найлан и Конзак [34] предложили следующие приемы снятия дополнительного повреждающего эффекта: семена ячменя замораживают в сухом льду (-78°C), облучают в летальных дозах (до 80—100 *кр*), немедленно погружают на 1 мин в воду, температура которой 60°C , и потом замачивают в кипяченой дистиллированной воде при 32°C в течение 1,5 ч. При этом процент гибели растений M_1 сильно снижается и процент мутаций оказывается необычайно высоким.

В нашей лаборатории этот прием был испытан на семенах ячменя и яровой пшеницы и получен очень ясный эффект: после воздействия γ -лучами в дозе 40 кр без дополнительной обработки все семена погибли, а после вышеуказанной обработки растения выжили и дали семена. Количество мутаций не снизилось. При летальной (без дополнительной обработки) для ячменя дозе 40 кр было выделено в M_2 в полевых условиях $17,22 \pm 2,60\%$ семей с хлорофильными мутациями.

Другой прием, предложенный для повышения частоты мутаций, — многократное облучение семян последовательных урожаев. При этом повреждающий эффект бывает меньше, чем при однократном облучении в большой дозе, и мутации накапливаются. Это прием был предложен немецким селекционером Гофманом [35]. Интересные результаты с применением рассмотренного метода получил в США Колдекотт при облучении овса: после второго этапа облучения была заметна значительная изменчивость по количественным признакам и удалось отобрать хозяйственно-перспективные мутанты, испытываемые в настоящее время на урожайность, хотя большая часть уклонений была нежелательной [32].

Очень мало работ посвящено сравнительному изучению мутагенного эффекта действия хронического и острого облучения. Имеются данные о частых случаях мутаций, возникающих после облучения растений в период мейоза и цветения на γ -поле. Так, А. А. Халилом [22] было получено у ячменя при облучении в период мейоза в течение 9 дней и общей дозе облучения 3,077 кр 5,5% семей с хлорофильными мутантами. После острого облучения семян в дозе 10 кр было обнаружено лишь 1,6% семей с хлорофильными мутантами. Сравнительного излучения процента мутаций при хроническом и остром облучении семян γ -лучами вообще не производилось. Эти опыты можно было бы провести на γ -поле ВИУА.

Важно еще остановиться на одном вопросе — на использовании выделенных мутантов. В начале работы по применению мутагенов казалось очень перспективным их использование для улучшения сорта путем изменения одного признака, например уменьшить длину соломины, придать устойчивость к мучнистой росе или пыльной головне и т. д. В некоторых случаях это сделать удалось. Так, был получен из сорта ячменя «Бонус» сорт «Паллас», у которого все основные хозяйственные качества сорта «Бонус» сохранились, а прочность соломы значительно увеличилась [36]. Однако у большинства мутантов изменяется ряд признаков, а у части желательные изменения сочетаются с нежелательными.

Так, у одного высокоурожайного, неполегающего, устойчивого к ржавчине и мучнистой росе мутанта озимой пшеницы ППГ-186 оказалась сниженной морозостойкость, что проявилось зимой 1962/63 г. Мутанты, устойчивые к пыльной и твердой го-

ловне, имеют длинную соломину. С другой стороны, у мутантов спельтоидного типа в некоторых случаях прекрасное зерно; содержание в нем белка достигает 19—20% (по сравнению с 14% у стандарта).

Какая связь между этими признаками? Обусловлено ли их одновременное появление изменением какого-либо одного участка хромосомы (так называемый плейотропный эффект) или возникновением нескольких мутаций под действием мутагена? Это можно выяснить лишь путем скрещивания с исходной формой и изучения F_2 : если возникшие новые признаки будут всегда наследоваться вместе, то можно говорить о плейотропном эффекте. Если же одновременно с ценной мутацией независимо возникла вредная, то при расщеплении от нее удастся избавиться. При скрещивании с исходной формой выяснится и генетический характер мутации — ее доминантность или рецессивность. Иногда при введении измененного участка хромосомы в другой генотип, как говорят, в иную генотипическую среду, может измениться и фенотипический эффект мутации. Рекомендуется обязательно скрещивать мутанты с исходной формой. Нужно рассматривать возникшую новую форму как «сырой материал». Ее можно сильно изменить и гибридизацией, и отбором внутри мутантной линии.

Индивидуальный отбор в M_3 мутантной линии пшеницы «Эректоид 72» привел к созданию разнообразных константных линий этого мутанта, отличающихся друг от друга по высоте соломины, по форме и величине колоса, по качеству зерна, по зимостойкости. Подобный отбор дал сходные результаты и внутри других мутантных линий. Такая эффективность отбора объясняется, по-видимому, тем, что под действием мутагенов кроме резких мутаций возникает много так называемых малых мутаций, влияющих на количественные признаки.

Многие селекционеры считают наиболее перспективным выделение не резких морфологических мутаций, а именно малых, незначительно изменяющих какой-либо признак: срок созревания, продуктивность колоса, процент белка в зерне и т. д. Конечно, отбор таких мутаций довольно сложен, и обычно их выявляют не в M_2 , а в M_3 , когда мутантным является не одно растение, а целая семья.

В некоторых зарубежных странах накоплением большого числа мутантов разных культур создаются большие коллекции. Такие коллекции необходимо создавать и у нас в стране. Многие мутанты, которые нельзя сразу использовать для создания сорта, можно использовать для гибридизации. В США путем гибридизации полученного радиационного мутанта с более урожайной формой был выведен сорт фасоли «Санилак» [37]. Сотрудница нашей лаборатории В. С. Можаяева при скрещивании исходного сорта пшенично-пырейного гибрида ППГ-186 с некоторыми мутантами спельтоидного типа получила ценные формы

с улучшенным качеством зерна. Большую работу по гибридизации полученных им мутантов ячменя ведет Ф. Шольц (Гатерслебен, ГДР). Он сообщает, что путем скрещивания эректоидов с прочной соломой голозерных и раннеспелых мутантов ему удалось получить линии, в которых сочетаются все эти признаки, превосходящие по урожайности исходный сорт и отдельные мутанты или равные им по продуктивности, но несущие комбинации ценных признаков [38].

Сотрудники нашей лаборатории В. С. Можаяева, С. А. Валева, Н. С. Эйгес также начали работу по скрещиванию разных мутантов одного сорта пшеницы между собой, стремясь совместить в одном растении короткую прочную солому и устойчивость к грибным заболеваниям.

Важной проблеме — значению исходного материала для успеха работы по искусственному мутагенезу — посвящена в данном сборнике статья В. Б. Енкена. Необходимо иметь в виду, что разные сорта одной культуры различно реагируют на мутагены. Среди пяти изученных В. С. Можаяевой сортов озимой пшеницы (ППГ-186, 99, 557, 1 и «Ульяновка») наибольшее число мутаций после облучения семян γ -лучами было получено у ППГ-186. Много мутаций дали также ППГ-99 и 557. Мало мутаций дал сорт ППГ-1, наименьшее число — «Ульяновка» [14, 15]. Мало мутаций также было получено у ячменя сорта «Винер», яровых сортов пшеницы «Московка» и «Краснозерная». Много изменений было отмечено у ярового амфидиплоида 25АД20 [22]. Такие различия сортов в мутабельности могут сильно повлиять на успех работы. Причины этих различий не ясны. По данным шведских авторов [39], молодые гибридные сорта более мутабельны. Для успешной селекции растений очень важно знать закономерности искусственного мутагенеза у разных сортов.

Весьма интересны проводимые работы, в которых сочетается отдаленная гибридизация с воздействием излучений. Известны случаи, когда облучение пыльцы малыми дозами способствовало преодолению нескрещиваемости (разные виды рода *Brassica*) [40], а также случаи пересадки под действием излучений участков хромосом диких злаков — эгилопса, пырея, — ответственных за устойчивость к ржавчине, в хромосомы пшеницы [41, 42].

Нам пришлось столкнуться с интересной проблемой — малой плодовитостью пшенично-ржаных амфидиплоидов и пшенично-пырейных неполных амфидиплоидов с 56 хромосомами. И у тех, и у других, несмотря на правильную конъюгацию хромосом, сильно нарушено течение мейоза (неправильное расположение веретена, трехполюсное деление, отставание хромосом, образование мостов, фрагментов) [43]. Пониженная плодовитость мешает практическому использованию некоторых зимостойких и высокобелковых амфидиплоидов. По-видимому, и здесь может по-

мочь искусственный мутагенез. Немецкому исследователю Феттелю [44] удалось при помощи облучения получить более плодовые формы пшенично-ржаных амфидиплоидов. Результатам обработки мутагенами пшенично-пырейных гибридов с 56 хромосомами посвящена в этом сборнике статья П. П. Бережного.

Таким образом, сейчас уже ясно, что искусственный мутагенез обогащает формообразовательный процесс у культурных растений и дает в руки селекционерам интересные формы, которые они могут использовать в своей работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Делоне Л. Н. «Тр. лабор. генет. АН СССР», 9, 173—180 (1932).
2. Дидусь В. Н. «Зап. Харьковск. с.-х. ин-та», 1, 105—129 (1938).
3. Сапегин А. А. «Природа», № 9, 28—31 (1934).
4. Лещенко А. К. Тр. ВНИИМК, 2. Краснодарское краевое изд-во, 1946.
5. Мичурин И. В. Сочинения, 4, 612 (1948).
6. Рапопорт И. А. «Докл. АН СССР», 59, 111 (1948).
7. Алиханян С. И. «Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол.», 63, 79—96 (1957).
8. Делоне Н. Л., Хвостова В. В. «Вест. с.-х. науки», 5, 124—135 (1957).
9. Дубинин Н. П. «Ботан. ж.», 42, 3 (1957).
10. Радиоактивные излучения и селекция растений. М., Изд-во иностр. лит., 1957.
11. Хвостова В. В., Валева С. А. «Биофизика», 5, 81—84 (1960).
12. Валева С. А. «Биофизика», 5, 244—248 (1960).
13. Ehrenberg L. et al. *Hereditas*, 47, 243—282 (1961).
14. Можаяева В. С. «Селекция и семеноводство», № 3 (1961).
15. Можаяева В. С. «Радиобиология», 1, 604—610 (1961).
16. Эйгес Н. С., Валева С. А. «Радиобиология», 1, 304—307 (1961).
17. Эйгес Н. С. Тезисы Моск. конференции молодых ученых-биологов. Изд. МГУ, 1962, стр. 26.
18. Сюй Чень-мань. «Радиобиология», 4, 444—450 (1964).
19. Khvostova V. V., Mojaieva V. S., Ajgaes N. S. *Genetics today. Proc. XI Intern. Congr. Genetics*, 1, 216 (1963).
20. McKelvie A. D. *Rad. Botany*, 3, № 2, 105 (1963).
21. Хвостова В. В. и др. «Радиобиология», 2, 790 (1962).
22. Халил А. А. Автореферат канд. дис., Москва (1963).
23. Mc Key J. *Hereditas*, 40, 65 (1954).
24. Arnason T. J. et al. *Genetics today. Proc. XI Intern. Congr. Genetics*, 1, 93 (1963).
25. Read J. *Radiation biology of Vicia faba*. Oxford, Blackwell, 1959.
26. Хвостова В. В. и др. «Биофизика», 3, 459 (1958).
27. Хвостова В. В., Делоне Н. Л. «Цитология», 1, 320 (1959).
28. Хвостова В. В., Невзгодина Л. В. «Цитология», 1, 403 (1959).
29. Валева С. А. «Биофизика», 5, 362 (1960).
30. Bossini A. et al. *Rad. Res.*, 16, 764 (1962).
31. Шкварников П. К., Черный И. В. «Радиобиология», 1, 296, 799 (1961).
32. Caldecott R., North D. T. In: *Symposium: Mutation and plant breeding*, 1961, pp. 365—401.
33. Conger A. D. *J. cell. compar. Physiol.*, 58, No. 1, 27 (1961).
34. Nilan R. A., Konzak C. F. In: *Symposium Mutation and plant breeding*, 1961, pp. 437—460.
35. Hoffman W., Walther F. Z. *Pflanzenzücht.*, 45, 361, 388 (1961).
36. Borg G. et al. *Seconds Un. Nat. Internat. Conference on the Peaceful Uses of Atomic Energy 15/p/2468*, 1—26, 1958.

37. Down E. E., Anderson A. L. Science, 124, No. 3214, 223 (1956).
38. Scholz F. Genetics today. Proc. XI Intern. Congr. Genetics, 1, 236 (1963).
39. Gustafsson A., Wettstein V. D. Handb. Pflanzenzücht. 2 Aufl., 1, 612 (1956).
40. Davies R., Wall E. T. In: Effects of ionizing radiations on seeds, 1961, p. 83—101.
41. Sears E. R. Brookhaven. Sympos. Biol., 9, 1 (1956).
42. Elliott F. J. Heredity, 48, No. 2, 77 (1957).
43. Хвостова В. В., Праведникова Г. Л. «Докл. АН СССР», 138, 215 (1961).
44. Vettel K. F. Züchter, 30, 313 (1960).

РОЛЬ СОРТА ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ В СЕЛЕКЦИИ РАДИАЦИИ И ХИМИЧЕСКИХ МУТАГЕНОВ

В. Б. ЕНКЕН

Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск

Известно, что за последние 20 лет в некоторых странах усиленно разрабатывается новый метод управления наследственностью — метод экспериментального мутагенеза. Работы в этом направлении ведутся в Швеции, ГДР, ФРГ, США и некоторых других странах [1—8].

В результате использования экспериментально полученных мутаций в Швеции, ФРГ и США созданы сорта фасоли, ячменя, гороха, арахиса и других культур, уже вошедших в производство.

В нашей стране эффективность использования индуцированных мутаций в селекции растений еще 25 лет назад была показана А. К. Лещенко [9] на культуре сои.

Теоретические и методические исследования, проведенные за рубежом и в СССР, позволили установить результативность использования некоторых физических и химических мутагенов. В опубликованных работах показана специфичность действия мутагенов и установлена зависимость эффективности их применения от физиологического состояния семян и от условий выращивания первого поколения [1—8, 10—14].

Хотя работ по использованию индуцированных мутаций в селекции растений имеется много, но среди них, насколько нам известно, нет публикаций, посвященных значению генотипа сорта как фактора, влияющего на специфичность мутационной изменчивости. Есть лишь некоторые сведения, показывающие, что сорта дают разные типы и различное число мутаций [15—18].

В обзорной статье [19] высказывается мысль о важности изучения специфичности мутационного процесса у разных сортов и отмечается, что выбор исходного материала может оказать решающее влияние на успех селекции [19]. Первые данные нашей лаборатории о значении сортовых особенностей в экспериментальной мутационной изменчивости (опубликованы в 1963 г.) показывают, что различия между сортами, обусловленные их генотипами, являются существенным фактором, влияющим на специфичность мутационного процесса [20].

Некоторые общие положения

Нам кажется, что различия в мутировании сортов и возможность установления некоторых общих закономерностей этого процесса кратко можно обосновать следующим образом.

В результате исследований большого количества сортового материала, собранного из разных стран мира, Н. И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны (т. е. виды), тем полнее сходство в рядах их изменчивости» [21].

Наше многолетнее изучение внутривидового многообразия сои и некоторых других сельскохозяйственных растений показывает, что этот закон приложим и к таксономическим единицам меньших рангов, чем вид.

Если под видом, как писал Н. И. Вавилов, понимать «обособленные, сложные, подвижные морфобиологические системы, связанные в своем генезисе с определенной средой и ареалом» [22], то сходные ряды изменчивости при наличии характерных особенностей, свойственных тому или иному таксону, можно наблюдать и при сравнительном изучении подвидов, групп разновидностей и других внутривидовых систематических единиц. Литературные данные [1—7, 23] и непосредственное знакомство с мутантами яровой пшеницы, ярового ячменя, сои, нута и гороха, полученными в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР и в других учреждениях, показывают, что они в общем повторяют уже существующие формы, отражая в той или иной степени внутривидовое многообразие. И надо полагать, что чем больше будет получено мутаций у какого-либо вида, тем полнее можно воссоздать уже имеющееся в естественных условиях многообразие и получить новые формы, не только пополняющие внутривидовой состав, но иногда выходящие за пределы внутривидовой специфики.

Отсутствие принципиальных различий между индуцированными и спонтанными мутациями Меллер отмечал еще в 1952 г. Об этом пишут Мюнтцинг [23] и др.

Поскольку закон гомологических рядов проявляется в таксономических единицах любых рангов вплоть до сорта и имеется общая направленность мутационного процесса и в природе, и в эксперименте, то надо полагать, что этот закон находит свое отражение и в индуцированных мутациях разных сортов. Чем ближе таксоны по своему происхождению и систематическому положению, тем обычно больше сходство в их кариотипах и рас-

положении генных локусов в хромосомах. Это показано на ряде видов (виды дрозофилы, хлопчатника и др.).

Надо полагать, что гомологичным локусам свойственна также сходная мутабельность. Поэтому сорта, близкие по своему генотипу и происхождению, будут давать и сходные ряды мутантных форм. И наоборот, чем дальше они отстоят по своему происхождению, тем больше будут им свойственны расходящиеся ряды индуцированных мутаций.

Мы вправе полагать, что каждому сорту, его генотипу при одинаковых воздействиях и условиях свойственны присущие именно ему особенности фенотипического проявления мутаций и мутирования.

В общем специфичность мутационной изменчивости сорта или вида — это свойство, обусловленное его генотипом, это сортовая или видовая особенность. Например, низкорослая, безостая форма ячменя (*v. dunderbeyi Zhuk.*), относящаяся к японской экологической группе, даст иную мутационную изменчивость по сравнению с высокорослым, двурядным, черноколосым ячменем (*v. nigricans Sèr*) из Абиссинии. Если подвергнуть мутагенным воздействиям кустовой скороспелый черносемянный зерновой сорт фасоли и выющийся высокорослый поздний овощной сорт с белыми семенами, то у них по-разному проявится и мутационная изменчивость. Все это говорит о том, что существует сортовая специфичность мутационного процесса. Но когда внешняя однородность обуславливается взаимодействием разных генов, фенотипически близкие или одинаковые формы по отдельным или нескольким признакам будут давать разную частоту и спектры мутаций.

Экспериментальные данные

Соя. На Кубанской опытной станции Всесоюзного института растениеводства (ВИР) в 1958/59 с.-х. г. нами изучались новые формы, возникшие у двух сортов сои в результате воздействия γ-лучами.

Первый сорт — «Кубанская 276» — относится к *v. medisemiposa* (Enk.) и характеризуется белым опушением и такими же цветками, малоцветковой кистью и желтыми семенами со светлорычжевым рубчиком. Второй сорт — «Кубанская 4958» — принадлежит к *v. polycarpa* Enk. и от первого отличается фиолетовым цветком, повышенным числом цветков в кисти, несколько иным строением куста и грифельным рубчиком семени. Оба сорта типично зерновые и относятся к одному и тому же подвиду — маньчжурскому.

У «Кубанской 276» во втором и третьем поколениях были выделены мутанты, отличавшиеся от исходной формы фиолетовым цветком, грифельным с черным рубчиком семенем, более высоким или низким ростом, формой и шириной куста, толщиной стебля;

появились более поздние и более ранние формы, и, что очень важно, у некоторых растений появились кисти с повышенным числом цветков (8—15), тогда как у исходной формы их 2—4. Увеличение числа цветков в кисти обеспечивает при благоприятных условиях значительное повышение урожайности. Некоторые из мутантов созревают раньше исходной формы на 5—7 дней и имеют хорошую продуктивность.

У другого сорта — «Кубанской 4958» — в M_3 были формы, отличающиеся от исходного сорта более крупными бобами, семенами и увеличенным числом цветков в кисти.

В общем, «Кубанская 276» оказалась мутабельным сортом, представляющим значительный интерес для создания новых форм, чего нельзя сказать о сорте «Кубанская 4958».

Горох. Во втором поколении у зернового сорта «Торсдаг» в 1962 г. под влиянием этилметансульфоната (ЭМС) был 81% семей M_2 с новообразованиями, а растений M_2 — 6,1%.

Вместе с тем у кормового сорта «Фаленский 42» (из группы пелюшек) таких семей оказалось 59%, а растений — всего 2%, т. е. суммарное число новообразований у первого сорта было явно больше, чем у второго.

Различия по спектру мутаций у сортов «Торсдаг» и «Фаленский 42» отчетливо проявились в опытах К. К. Сидоровой при изучении третьего поколения (табл. 1).

Сопоставляя частоту возникновения тех или иных типов мутантов в третьем поколении по этим сортам, мы видим, что «Торсдаг» не случайно дал в M_2 значительно больше новообразований. Он оказался мутабельнее и по числу мутаций и по их разнообразию. У «Торсдага» выделено 11 разных типов мутантов, а у сорта «Фаленский 42» — только семь типов (у него отсутствовали мутанты с компактным расположением бобов, с измененной окраской венчика, мелколистные и со штамбовым кустом). У «Торсдага» было больше хозяйственно-ценных, в частности скороспелых, и меньше стерильных форм.

Возможно, при большем числе мутантов у «Фаленского 42» их спектр несколько изменился бы, но мы не думаем, что он оказался бы аналогичным сорту «Торсдаг».

В другом опыте К. К. Сидоровой (1963 г.) среди четырех сортов гороха под воздействием этиленимина тоже обнаружилась повышенная мутабельность «Торсдага» (табл. 2).

Из этих сортов гороха первое место по числу семей с хлорофильными мутантами (10,7%) и числу их типов принадлежит сорту «Торсдаг», а последнее — форме, относящейся к *pr. japonicum* (4% семей и 5 типов). Следует отметить, что «Торсдаг» во втором поколении 1963 г. показал свою повышенную мутабельность и по спектру иных типов новообразований. Из 27 типов новообразований, установленных для изученных сортов, у «Торсдага» их отмечено 21, у японской формы — 13, у «Ползунка» — 12 и у формы, относящейся к абиссинскому ви-

Таблица 1

**Типы и частота наблюдаемых мутантов у двух сортов гороха
по данным M₂**
(мутаген—0,1%-ный ЭМС; Новосибирск, 1963 г.)

Типы мутантов	Номер типа	Число мутантов		Количество мутантов, %		D±td
		«Торс- даг»	«Фален- ский 42»	«Торсдаг»	«Фален- ский 42»	
Скороспелые	19	159	32	41,3±2,5	31,4±4,6	9,9±5,4
Продуктивные по зерну или зеленой массе . . .	12	63	20	16,4±5,6	19,6±4,0	3,2±6,8
С измененной окраской листа	8	34	12	8,8±1,4	11,8±3,1	3,0±2,2
Стерильные и полусте- рильные	1, 2, 3	23	16	6,0±1,2	15,7±3,4	9,7±3,6
Карлики, малоурожайные	4	22	9	5,7±1,2	8,8±1,4	3,1±1,7
Позднеспелые, малоуро- жайные	17	15	9	3,9±1,0	8,8±1,4	4,9±1,7
Позднеспелые, высоко- урожайные	16	15	4	3,9±1,0	3,9±1,9	3,9±2,2
С компактным располо- жением бобов	15	26	0	6,7±1,4	0	6,7±1,4
С измененной окраской венчика цветка	7	21	0	5,5±1,1	0	5,5±1,1
С мелкими ланцетовид- ными листьями, низко- рослые	11	5	0	1,3±0,3	0	1,3±0,3
Со штамбовым стеблем	20	2	0	0,5±0,1	0	0,5±0,1
Общее число мутантов	—	385	102	100	100	—

Таблица 2

**Частота возникновения хлорофильных мутантов
и число их типов у разных форм гороха**
(мутаген—0,02%-ный ЭИ; Новосибирск, 1963 г.)

Сорт или форма	Число изу- ченных семей	Количество семей с му- тантами, %	Число типов хлорофиль- ных мутан- тов
«Торсдаг»	334	10,7±1,7	11
Форма из Абиссинии	324	7,1±1,4	8
«Ползунок»	271	6,3±1,5	8
<i>pr. japonicum</i>	290	4,0±1,2	5

ду,— всего 5. В изученном материале абиссинская форма оказа-
лась наименее мутабельной как по спектру, так и по числу раз-
личных новообразований, выделенных в M₂.

Нут. При отборе новообразований, возникших под действием γ -лучей, во втором поколении (Усть-Каменогорск, 1963 г.) у двух пищевых желтосемянных сортов нута — высокорослого штамбового крупносемянного ВИР-32 и «Кубанского 16», отличающегося меньшим ростом и более мелкими семенами, — нами вместе с И. И. Никоро были обнаружены новообразования, встречающиеся у обоих сортов, а также свойственные одному из них.

Так, среди растений сорта «Кубанский 16» получены новообразования с более крупными бобами и семенами и более высоким ростом растений, у ВИР-32 они отсутствовали. Вместе с тем только у ВИР-32 были найдены новообразования, выделенные по большей толщине стебля, деформированному рыльцу цветка и типу некоторых хлорофильных мутантов.

Яровая пшеница. В опытах нашего аспиранта В. И. Молина с яровой пшеницей, проведенных на Восточно-Казахстанской сельскохозяйственной опытной станции, тоже обнаружились резкие сортовые различия в числе и типах новообразований, возникших во втором поколении среди растений сортов «Теремок» и «Цециум 74». Первый относится к *Tr. compactum* v. *fetisovi*, второй — к *Tr. aestivum* v. *cesium*; оба сорта негибридные («Теремок» — старый местный казахский сорт, «Цециум 74» выведен на Восточно-Казахстанской опытной станции).

Суммарное число новообразований в M_2 по форме и цвету колоса, толщине соломины, позднеспелости и числу недоразвитых растений с явно пониженной озерненностью под влиянием γ -лучей (10 кр) было обнаружено у «Теремка» в 51% семей и у «Цециума 74» в 15,7%, а под воздействием этиленмина (0,02%) соответственно 12,5 и 5,6%.

Особенно ясно сортовая специфичность выступает при рассмотрении новообразований по отдельным их типам (табл. 3).

Характерно, что у сорта «Цециум 74» не были найдены после воздействия γ -лучами какие-либо новообразования по форме и по окраске колоса. Вместе с тем у «Теремка» появилось много форм с цилиндрическим и конусовидным колосом; встречались новообразования с булавовидным и ветвистым колосом, с измененной окраской колоса и остей.

Многие растения с измененной формой и окраской колоса у «Теремка» отличались хорошей продуктивностью. У 8% семей этого сорта найдены растения с утолщенной прочной соломиной, тогда как у «Цециума 74» такие растения обнаружены всего лишь у 0,1% семей. Просмотр зерна показал, что у «Теремка» появилось много новообразований с измененной формой, окраской и ясно выраженной стекловидностью зерна, чего нельзя сказать про «Цециум 74». Для сорта «Теремок» это весьма существенно, поскольку, отличаясь комплексом хозяйственно-ценных свойств, его зерно характеризуется пониженными хлебопекарными качествами. Недоразвитые растения с явно понижен-

Таблица 3

Различия в количестве и типах новообразований в M_2
у двух сортов яровой пшеницы
(у-лучи в дозе 10 кг; Усть-Каменогорск, 1963 г.)

Типы новообразований	Количество форм с новообразованиями, % изученных					
	семей		растений		контроль-семей	
	«Цециум 74»	«Теремок»	«Цециум 74»	«Теремок»	«Цециум 74»	«Теремок»
По форме колоса:						
цилиндрический	0	$11,1 \pm 1,4$	0	$1,3 \pm 0,1$	0	0
конусовидный . .	0	$16,7 \pm 1,6$	0	$1,8 \pm 0,1$	0	0,4
булавовидный . .	0	$0,7 \pm 0,4$	0	$0,05 \pm 0,02$	0	0
ветвистый . . .	0	$0,4 \pm 0,3$	0	$0,03 \pm 0,02$	0	0
Всего . .	0	$28,9 \pm 1,9$	0	$3,18 \pm 0,2$	0	0,4
По окраске колоса:						
белый колос . .	0	$0,9 \pm 0,4$	0	$0,1 \pm 0,01$	0	0
белые колос и ости	0	$0,9 \pm 0,4$	0	$0,1 \pm 0,01$	0	0
белый колос и черные ости . .	0	$0,2 \pm 0,2$	0	$0,03 \pm 0,02$	0	0
Всего . .	0	$2,0 \pm 0,2$	0	$0,23 \pm 0,2$	0	0
По размеру остей:						
укороченные . .	$0,1 \pm 0,2$	0	$0,05 \pm 0,1$	0	0	0
По толщине соломи- ны:						
толстая	$0,1 \pm 0,2$	$8,2 \pm 1,0$	$0,05 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,1$	0	0
По сниженной озер- ненности:						
растения недораз- витые	$15,7 \pm 2,2$	$9,9 \pm 1,3$	$2,3 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,01$	$2,8 \pm 4,9$	0,9
По периоду вегета- ции:						
поздние	0	$3,1 \pm 0,2$	0	$0,3 \pm 0,2$	0	0
Проанализировано . .	3631	2784	38 171	39 173	418	416
С новообразованиями	247	543	446	860	12	6

ной озерненностью у «Цециума 74» встречены у 15,7% семей, а у «Теремка» — у 9,9%.

В общем можно с уверенностью говорить, что «Теремок» по новообразованиям, учтенным в M_2 , является высокомутабильным сортом, а «Цециум 74» характеризуется меньшим числом изменений и их спектром.

Очевидно, для дальнейшей селекционной работы с сортом «Теремок» вероятность нахождения в равных условиях хозяйственно-ценных форм значительно выше, чем у растений сорта «Цециум 74».

Сортовые различия по общему числу хлорофильных мутантов
в M_2 у ярового ячменя
(мутаген — ЭИ; Новосибирск, 1963 г.)

Каталог ВИР	Разновидность	Агро-экологическая группа	Происхождение	Число семей		Количество семей с мутантами, %	Группа по числу мутантов*
				всего	с мутантами		
9227	<i>Nigricans</i>	Абиссинская	Абиссиния	314	0	0	I
8514	<i>Nutans</i>	Северорусская	Кировская область	1044	22	$2,1 \pm 0,4$	II
15021	<i>Nudum</i>	Дагестанская	Дагестан	496	11	$2,2 \pm 0,6$	II
8992	<i>Medicum</i>	Анатолийская	Малая Азия	455	14	$3,1 \pm 0,8$	II
2147	<i>Pallidum</i>	Западно-европейская	Дания	358	17	$4,7 \pm 1,1$	III
6166	»	Горнокавказская	Осетия	297	19	$6,4 \pm 1,4$	IV
16932	<i>Pyramidatum</i>	Японо-китайская	Финляндия	315	28	$8,9 \pm 1,6$	IV

* Разделение на группы проведено с учетом статистически достоверной ошибки разности.

Яровой ячмень. Среди образцов ярового ячменя при воздействии на семена этиленимином в 1963 г. Р. И. Гриценко в M_2 были получены существенные различия по общему числу хлорофильных мутантов (табл. 4). У формы из Абиссинии хлорофильные мутанты отсутствовали. У большинства из 14 образцов, бывших в опыте, количество семей с мутантами колебалось от 1,7 до 3,1%, два образца — *v. pallidum*, относящиеся к горнокавказской экологической группе, и *v. pyramidatum*, типичный для японо-китайской группы, — имели 6,4—8,9% семей с хлорофильными мутантами.

Данные табл. 4, полученные на сравнительно большом числе семей по каждому образцу по таким четким мутациям, как хлорофильные, тоже свидетельствуют о наличии сортовых различий по мутабельности.

Обсуждение

Приведенные данные по некоторым сельскохозяйственным растениям показывают, что существует сортовая специфичность мутационного процесса, причем у одних сортов хозяйственно-ценные формы возникают чаще, у других — значительно реже. Селекционер, воздействуя тем или иным мутагеном на мало мутабельные сорта ярового ячменя «Европеум 353/133» и «Винер»

или форму гороха, относящуюся к *P. abyssinicum*, вероятно, разочаровался бы в этом методе, особенно при ограниченном материале. Вместе с тем, используя в соответствующих зонах (по нашим данным) мутабельные сорта ярового ячменя «Данария» из Осетии (к-11430) или «Хайдо» из Абиссинии (к-8556) (которые, по наблюдениям Штуббе [5], дали много мутантов), сорта яровой пшеницы «Теремок» и гороха «Торсдаг», нута ВИР-32, селекционер убедился бы в эффективности использования индуцированных мутаций в селекции с целью получения хозяйственно-ценных форм.

История селекции сельскохозяйственных растений и, в частности, наш многолетний опыт выведения сортов нута, показывает, что созданию путем гибридизации районированных сортов, вошедших в производство, обычно предшествует длительная работа по подбору и изучению родительских форм и оценке полученных комбинаций. Селекционер выделяет несколько лучших, гибриды которых дают ему исходный материал для отбора ценных форм. Мы полагаем, что и успех применения в селекции экспериментального мутагенеза в значительной мере будет зависеть от правильности подбора исходного материала. Наметьте должным образом сорта для воздействия мутагеном столь же важно, как и умело сочетать родительские формы при гибридизации.

Но селекционер не может ждать, пока проблема сорта в экспериментальном мутагенезе будет изучена достаточно полно. Исследователям, начинающим практическую селекцию при помощи этого метода, в настоящее время в первую очередь следует привлекать сорта или селекционные образцы, достаточно хорошо приспособленные к местным условиям и обладающие вместе с тем наибольшим числом хозяйственно-ценных свойств и признаков в условиях данной зоны. Среди таких форм вероятность выделения перспективных мутантов значительно больше, чем у сортов, не приспособленных к местным условиям и имеющих много недостатков.

Надо учитывать, что внешние проявления мутаций, возникших в генотипе у одного и того же сорта в разных зонах, могут быть далеко не одинаковыми. Это будет зависеть от влияния почвенно-климатических условий на фенотипические особенности сорта.

Так, например, предположим, что в результате мутагенных воздействий в генотипе какого-либо сорта ярового ячменя произошли изменения, которые обеспечивают появление устойчивости к мучнистой росе и гельминтоспориозу, а у сорта гороха или нута — к аскохитозу. В районах, где эти болезни отсутствуют или встречаются редко, мутирование локусов хромосом внешне не проявится, там же, где они распространены, такие мутации проявятся и в фенотипе, и эти мутанты будут представлять большую хозяйственную ценность.

Таким образом, у одного и того же сорта фенотипическое проявление мутаций, возникших в генотипе, может быть разным в зависимости от экологических условий и от сочетания метеорологических факторов в годы выращивания первых поколений.

Выводы

1. Получены первые экспериментальные данные, показывающие, что генотипические различия между сортами (сортотипами, разновидностями и эколого-географическими группами), обуславливающие их морфо-биологические особенности, являются существенным фактором, влияющим на специфичность мутационной изменчивости.

2. Изучение сортов по мутабельности позволит гораздо эффективнее использовать метод экспериментального мутагенеза в селекции растений.

3. Правильно подобранный исходный материал может оказать решающее влияние на результативность использования индуцированных мутаций в селекции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ehrenberg L. et al. *Hereditas*, 47, 243 (1961).
2. Blixt S. *Agri. Hort. Genet.*, 20, 95 (1962).
3. Gaul H. Symposium on mutation and plant breeding, Wash., 1961.
4. Schölz F., Lehmann C. O. *Kulturpflanze*, Bd. 9, 1961.
5. Stubbe H. *Indian J. Genetics and Plant Breeding*, 19, No. 1, 13 (1959).
6. Zacharias M. *Züchter*, 26, No. 11, 321 (1956).
7. Nybom N. *Acta agric. Scand.*, 4, 430 (1954).
8. Gustafsson A. *Strahlenwirk und Milien*. München — Berlin, 1962.
9. Лещенко А. К. В сб. «Масличные культуры». Вып. 3. Краснодар, 1946, стр. 51.
10. Дубинин Н. П. Проблемы радиационной генетики. М., Госатомиздат, 1961.
11. Хвостова В. В. и др. «Радиобиология», 2, 790 (1962).
12. Кулик М. И. «Радиобиология», 1, 624 (1961).
13. Шкварников П. К., Черный И. В. «Радиобиология», 1, 296 (1961).
14. Шкварников П. К. «Изв. СО АН СССР», 10, 100 (1962).
15. Можаяева В. С. «Радиобиология», 1, 604 (1961).
16. Шкварников П. К., Черный И. В. «Радиобиология», 1, 799 (1961).
17. Gelin O., Blixt G. Mutation research 1961—1962 at the Plant Breeding Institute Weisbuchsholm, Landskrona, Sweden, Report from the Institute, July, 1962.
18. Bhatia C., Swaminathan M. I. *Euphytica*, 12, 97 (1963).
19. McKey J. Symposium on mutation and plant breeding, Wash., 1961, p. 336.
20. Енкен В. Б. «Изв. СО АН СССР», 12, 52 (1963).
21. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М., Сельхозгиз, 1935.
22. Вавилов Н. И. «Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции», 26, вып. 3, (1931).
23. Мюнтцинг А. Генетические исследования. М., Изд-во иностр. лит., 1963.
24. Stubbe H. Cold Spring Harbor Symposia on quantitative Biology, Vol. XXIV, 1959.

УСЛОВИЯ ВЫРАЩИВАНИЯ M_1 И ХАРАКТЕР ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Н. Ф. БАТЫГИН

Агрофизический научно-исследовательский институт, Ленинград

Изучение совместного действия радиации и других агентов, а также установление факта изменения реакции растений на облучение в зависимости от физиологического состояния дают основание для формирования теоретических представлений об использовании радиации при получении наследственных изменений. В настоящее время накапливаются данные, свидетельствующие о роли внешних условий до и после облучения в определении характера изменчивости. Значение таких факторов, как температура, влажность, наличие кислорода, свет и т. п., подробно освещено в работе [1]. Приводимые данные были получены в основном в результате цитологических исследований M_1 ; они касаются разнообразных изменений в области хромосомного аппарата.

В литературе почти отсутствуют сведения о формировании генотипа растений M_1 , т. е. тех отношений, которые складываются между нормальными и в той или иной степени пораженными клетками в пределах целого организма. С нашей точки зрения, это имеет важное значение для понимания механизма и характера изменчивости как M_1 , так и последующих поколений.

Наблюдения показывают, что часто при облучении даже сублетальными дозами ни в M_1 , ни в M_2 не обнаруживается каких-либо четких изменений. С другой стороны, в потомстве сильно измененных полустерильных растений M_1 появляется значительное число семей, не отличающихся по совокупности морфологических и физиологических признаков от исходного сорта. Иными словами, в оптимальных для данного сорта условиях генеративные органы формируются за счет нормальных клеток, а поврежденные клетки исключаются из развития тканей («блокируются»). Кроме того, возможно взаимодействие нормальных и поврежденных клеток в пределах одной ткани, а также в общем цикле обмена веществ.

На примере облученного ячменя, M_1 которого выращивается в различных условиях, была выявлена зависимость частоты появления растений с хлорофильными нарушениями в M_2 от условий выращивания M_1 [2, 3]. В нашем распоряжении имеются факты, позволяющие оценить роль условий выращивания M_1 при получении других типов изменений.

Опыты с рожью

Эти опыты имели целью получение форм ржи с прочной соломиной. В условиях северо-западных районов зимостойкие сорта отличаются значительной полегаемостью. Попытки получить зимостойкие формы с прочной соломиной путем гибридизации и другими методами результатов не дали.

Известно, что сильное освещение нижних междоузлий, хорошая аэрация верхней части корнеобитаемого слоя приводят к формированию прочносоломистых растений (в пределах нормы реакции данного сорта). Полученные изменения не наследуются.

Мы высевали семена ржи, облученные в дозах 1—10 кр (сорта «Вятка», «Гатчинская» и ЛГСС-5), в два срока: осенью, когда обычно высеваются озимые, и в мае (в последнем случае была цель использовать обилие солнечного света). При весеннем посеве была применена предпосевная яровизация облученных и нормальных семян в течение 10, 20, 30, 40 и 50 дней. Имелось в виду выяснить зависимость изменчивости растений от фазы стадийного развития.

Растения при весеннем посеве росли в течение лета и осени и колосились лишь на следующий год после зимовки. После созревания в обоих случаях учитывались морфологические изменения растений. На рис. 1 показана зависимость количества морфологически измененных растений от продолжительности предпосевной яровизации. Сорт «Вятка», обладающий ярко выраженной пластичностью, изменился меньше, чем молодой сорт ЛГСС-5 (рис. 2).

Сравнение масштабов изменчивости показало, что весенний посев приводит к резкому увеличению числа морфозов (табл. 1).

Среди измененных растений были отобраны формы с очень прочной соломиной. Оценка на прочность проводилась с помощью прибора ПМС для определения механических свойств стебля.

Приведем примеры наследования этого признака у форм, выделенных из сорта «Вятка» (табл. 2).

Предварительная оценка показала, что выделенные формы обладают одинаковой с исходным сортом зимостойкостью (65—75%). В настоящее время ведется работа с М₄.

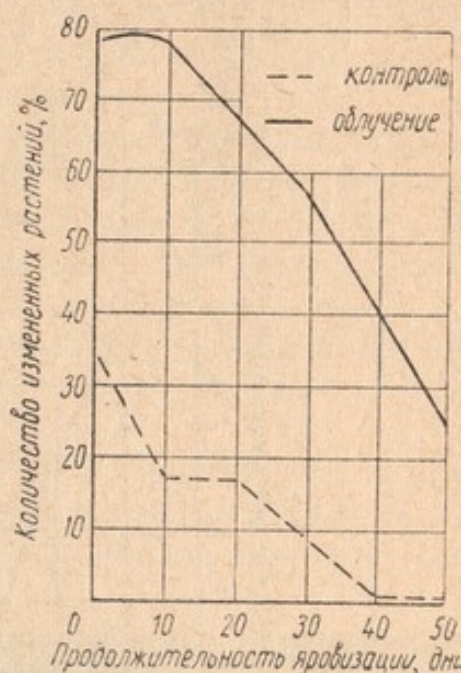


Рис. 1. Зависимость количества измененных растений от продолжительности яровизации семян ржи (среднее по трем сортам).

Таблица 1

Изменчивость различных сортов ржи, посеянных в разные сроки

Срок посева M_1	«Вятка»		ЛГСС-5		«Гатчинская»	
	измененные растения, %	растения с прочной соломиной, %	измененные растения, %	растения с прочной соломиной, %	измененные растения, %	растения с прочной соломиной, %
Осень	$5,7 \pm 1,6$	0	0	0	0	0
Весна	$46,0 \pm 3,1$	$6,14 \pm 1,53$	$43,5 \pm 3,88$	$19,0 \pm 3,06$	$59,0 \pm 4,5$	$10,7 \pm 2,8$
t	11,7	4	11,1	6,2	13	3,8

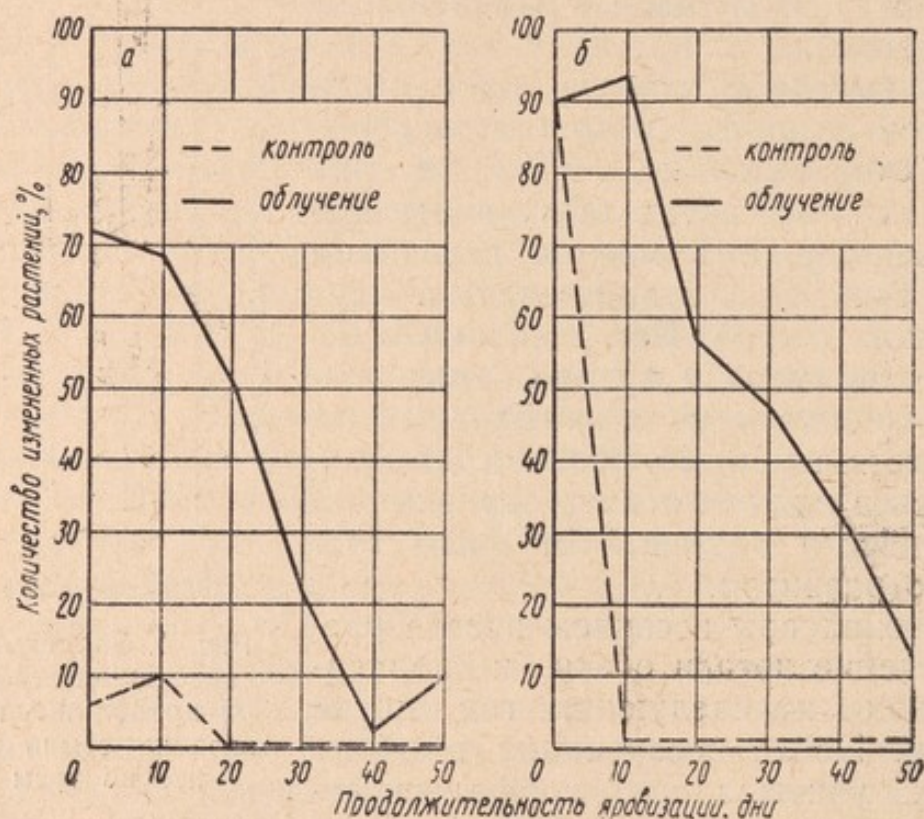


Рис. 2. Зависимость количества измененных растений ржи от совместного действия облучения и предпосевной яровизации:

а — сорт «Вятка»; б — сорт ЛГСС-5.

Таблица 2

Наследование прочности соломины у ржи сорта «Вятка»

Номер растения	Прочность соломины у выделенных растений в M_1	Прочность соломины в M_2	Достоверность
Контроль		$2,62 \pm 0,208$	
1	3,1	$4,3 \pm 0,517$	12,32
2	5,5	$5,4 \pm 0,0^*$	13,37
3	5,5	$5,4 \pm 0,0^*$	13,37
4	5,4	$5,4 \pm 0,0^*$	13,37
5	5,5	$5,4 \pm 0,0^*$	13,37
6	4,8	$5,3 \pm 0,68$	12,18

* Из-за ограниченности шкалы прибора в средние величины введены показатели, значительно превышающие указанные в таблице.

Опыты с ячменем

Кроме экспериментов с рожью были проведены опыты с ячменем «Винер». В этом случае преследовалась цель получить формы с прочной соломиной, способные не полегать на высокоплодородных участках. Опираясь на наблюдения, мы пришли к выводу, что полегание ячменя вызывается не недостатком фосфора и калия, а избытком азота. Поэтому облученные семена были высеяны на двух фонах: нормальном и усиленном по азоту. В опыт были взяты семена с растений, прошедших двухлетнюю проверку на чистоту. Облучение γ -лучами было проведено в диапазоне доз 1—10 кр при мощности дозы 500 р/мин.

Среди растений M_1 , выращенных на нормальном фоне, каких-либо изменений обнаружено не было. На азотном фоне растения «зажировали» и созрели на 27 дней позднее. Среди них уже в M_1 были отмечены некоторые отклонения, заключавшиеся в незначительном уплотнении колосьев. Анализ второго поколения показал, что выращивание M_1 на усиленном азотном фоне приводит к усилению изменчивости. Кроме того, только в этом случае появляются эректоиды (табл. 3).

В дальнейшем основное внимание было обращено на размножение и изучение эректоидов. В настоящее время ведется работа с M_4 . Выделенные формы характеризуются высокой уро-



Рис. 3. Типы колосьев у мутантов ячменя эректоидного типа:
а — исходный сорт «Винер»; б, в — различные линии мутантов.

Таблица 3

Влияние фона при выращивании ячменя сорта «Винер»

Фон при выращивании M_1	Число семян в M_2	Количество измененных форм, %	Количество эректоидов, %
Нормальный	176	$6,24 \pm 1,82$	0
Усиленная азотная подкормка	178	$9,55 \pm 2,2$	$3,37 \pm 1,6$

жайностью и неполегаемостью, чем выгодно отличаются от исходного сорта «Винер» (рис. 3, а).

Таким образом, приведенные факты показывают, что характер выращивания M_1 не только усиливает изменчивость, но и позволяет получать определенные формы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Сидоров Б. Н., Хвостова В. В. В сб. «Итоги науки. Биологические науки». Т. 3. Изд-во АН СССР, 1960, стр. 176.
2. Орав Г. А. В кн. «Тр. Ин-та эксперим. биол.». Т. 2. Таллин, Изд-во АН ЭстССР, 1962, стр. 52.
3. Янушкевич С. И. «Агробиология», № 4, 617 (1962).

РОЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА В РАДИАЦИОННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ (ОПЫТЫ С ЯЧМЕНЕМ)

Е. И. ПРЕОБРАЖЕНСКАЯ

Агрофизический научно-исследовательский институт, Ленинград

Вопрос о влиянии экологических условий на радиационную устойчивость семян в настоящее время недостаточно изучен. Г. А. Орав [1] отметил, что неблагоприятные метеорологические условия во время выращивания растений из облученных семян и низкий агрофон усиливали вредное действие радиации. С. И. Янушкевич [2] установил, что семена, выращенные в разных географических зонах европейской части СССР, по-разному реагируют на облучение γ -лучами Co^{60} . На основании полученных данных автор предположил, что различия в радиационной устойчивости семян ячменя и пшеницы связаны с физиологическими и биохимическими изменениями, вызванными у семян условиями выращивания.

Из литературы известно [3, 4], что температура и осадки в период созревания зерна оказывают существенное влияние на его биохимический состав. В ранее проведенных нами опытах (1961—1962 гг.) на различных сортах ячменя и пшеницы, выращенных до облучения в разных географических зонах СССР, наметилась определенная зависимость радиационной устойчивости семян от температуры в период созревания зерна.

Целью настоящей работы послужило изучение влияния температуры и осадков на радиационную устойчивость семян двух сортов ячменя — «Герта» и «Фолькорн». Семена этих сортов были получены в 1960 г. в следующих районах СССР, различных по климатическим условиям: Литовская ССР, Ленинградская обл. (г. Пушкин), Московская обл. (Михнево), Краснодарский край (Кубань, Майкоп) и Средняя Азия (Ташкент). В 1963 г. после трехлетнего хранения в лабораторных условиях Всесоюзного института растениеводства семена в воздушно-сухом состоянии перед посевом были облучены γ -лучами Co^{60} в дозе 7 кр и высеяны в Ленинградской обл. Следует отметить, что влажность семян нами не определялась, так как для семян из разных мест выращивания при хранении в комнатных условиях она становится почти одинаковой [2].

Фенологические наблюдения показали, что всходы из облученных семян появились на 1—3 дня позже по сравнению с контрольными. В течение всего вегетационного периода опытные

растения по своему развитию отставали от контрольных. Особенно сильно были угнетены растения из семян, полученных в Московской и Ленинградской областях и Литовской ССР. Так, созревание растений московской репродукции затянулось на 15—20 дней по сравнению с растениями южных репродукций (Кубань, Майкоп, Ташкент).

В таблице приведены результаты конечной уборки ячменя и данные о температуре и осадках в период созревания зерна. Из таблицы видно, что облучение оказывает угнетающее действие на выживаемость растений и урожай обоих сортов ячменя всех изученных нами репродукций. Однако между образцами из разных мест выращивания имеются различия по степени угнетения. Наиболее чувствительными к облучению оказались семена, выращенные в условиях Московской и Ленинградской областей и Литовской ССР по сравнению с семенами из Краснодарского края и Средней Азии.

Низкая температура в период созревания зерна была отмечена в Московской и Ленинградской областях и Литовской ССР ($16,1—16,4^{\circ}\text{C}$) и высокая ($22,0—25,7^{\circ}\text{C}$) в южных районах (Кубань, Майкоп, Ташкент). Таким образом, семена, выращенные в районах с более низкой температурой, чувствительнее к облучению, чем семена, выращенные в условиях высоких температур.

Следует отметить, что наибольшей радиационной чувствительностью обладают семена, выращенные в условиях самой низкой температуры (Московская обл., $16,1^{\circ}\text{C}$), а наибольшей радиационной устойчивостью — в условиях самой высокой температуры (Ташкент, $25,7^{\circ}\text{C}$). Это характерно для обоих сортов. Следовательно, температурные условия в период созревания зерна оказывают существенное влияние на радиационную устойчивость семян. Наиболее наглядно эта зависимость представлена на рис. 1.

Изучение влияния осадков на радиационную устойчивость семян показало следующее: если пункты выращивания семян расположить по количеству осадков, выпавших в период созревания зерна, в порядке постепенного уменьшения (Литва, Москва, Майкоп, Кубань, Пушкин, Ташкент), а по степени радиационной устойчивости семян в порядке повышения (Москва, Пушкин, Литва, Кубань, Майкоп, Ташкент), то между радиационной устойчивостью семян и количеством осадков не наблюдается такой четкой зависимости (рис. 2), как это имело место с температурным фактором. Так, семена, выращенные в Ленинградской области (г. Пушкин), где количество осадков в период созревания зерна составляло 49,9 мм, оказались радиочувствительнее семян, выращенных в Майкопе с количеством осадков 113,5 мм. При почти одинаковой влажности в Московской области (136,1 мм) и Майкопе (113,5 мм), но разных температурах (соответственно $16,1$ и $22,0^{\circ}\text{C}$) семена, выращенные в Московской области, чувствительнее семян, выращенных в Майкопе.

Результаты конечной уборки ячменя
(данные приведены на одну делянку площадью 0,5 м²)

Сорт	Место репродукции	Вариант	Количе- ство рас- тений		Вес расти- тельной массы, кг		Вес се- мян, кг		Условия в период созревания	
			абс.	%	абс.	%	абс.	%	t, °C	осадки, мм
«Гер- та»	Московская обл. (Мих- нево)	Контроль	78		0,835		0,258		16,1	136,1
	То же	Опыт	22	28	0,310	38	0,038	15	16,1	136,1
	Ленинград- ская обл. (г. Пушкин)	Контроль	144		1,520		0,320		16,4	49,9
	То же	Опыт	56	39	0,590	39	0,070	22	16,4	49,9
	Литовская ССР	Контроль	167		0,695		0,218		16,4	139,0
	То же	Опыт	92	55	0,325	47	0,070	32	16,4	139,0
	Кубань	Контроль	212		0,625		0,215		23,2	66,3
	»	Опыт	122	58	0,320	51	0,100	47	23,2	66,3
	Майкоп	Контроль	160		0,595		0,225		22,0	113,5
	»	Опыт	120	75	0,325	55	0,115	48	22,0	113,5
	Ташкент	Контроль	151		0,360		0,115		25,7	6,3
	»	Опыт	145	96	0,315	88	0,106	92	25,7	6,3
«Фоль- корн»	Московская обл. (Мих- нево)	Контроль	54		0,960		0,295		16,1	136,1
	То же	Опыт	2	4	0,150	15	0,012	4	16,1	136,1
	Ленинград- ская обл. (г. Пушкин)	Контроль	154		1,405		0,300		16,4	49,9
	То же	Опыт	54	35	0,450	32	0,086	29	16,4	49,9
	Литовская ССР	Контроль	111		1,095		0,320		16,4	139,0
	То же	Опыт	40	36	0,340	31	0,066	21	16,4	139,0
	Кубань	Контроль	195		0,970		0,230		23,2	66,3
	»	Опыт	86	44	0,375	39	0,090	39	23,2	66,3
	Майкоп	Контроль	149		0,510		0,145		22,0	113,5
	»	Опыт	104	70	0,305	60	0,068	47	22,0	113,5
	Ташкент	Контроль	159		0,395		0,130		25,7	6,3
	»	Опыт	106	67	0,315	80	0,078	60	25,7	6,3

Таким образом, резюмируя вышеизложенное, можно сказать, что радиационная устойчивость семян ячменя сортов «Герта» и «Фолькорн» зависит от климатических условий их выращивания. Семена, выращенные в условиях северных и северо-западных районов СССР, чувствительнее к облучению, чем семена, выра-

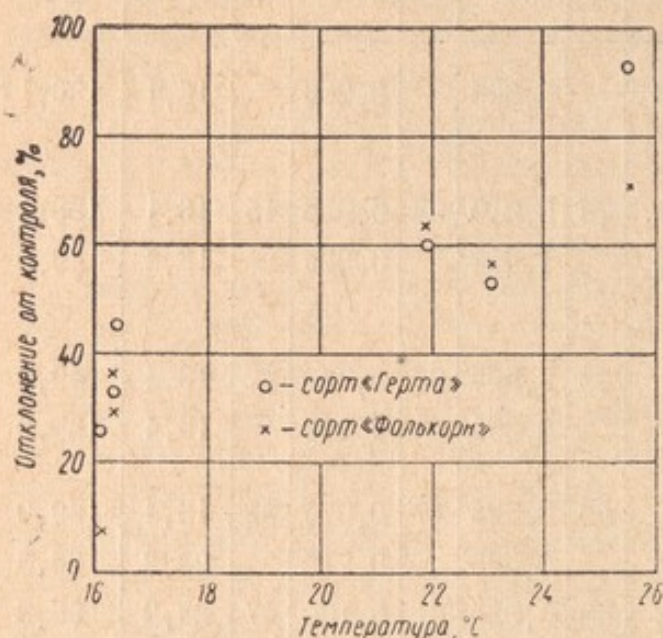


Рис. 1. Зависимость радиационной устойчивости семян ячменя сортов «Герта» и «Фолькорн» от среднесуточной температуры в период созревания (по оси ординат — отклонения от контроля, усредненные по трем признакам: числу выживших растений, весу растительной массы и весу семян).

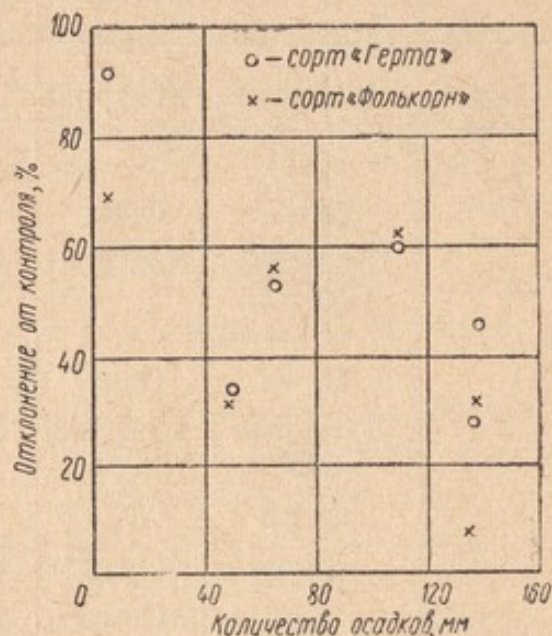


Рис. 2. Зависимость радиационной устойчивости семян ячменя сортов «Герта» и «Фолькорн» от количества осадков, выпавших в период созревания зерен (по оси ординат — отклонения от контроля, усредненные по трем признакам: числу выживших растений, весу растительной массы и весу семян).

щенные в условиях юга и юго-востока. Решающую роль в радиационной устойчивости семян играет, по-видимому, температурный фактор.

Это обстоятельство необходимо принимать во внимание в селекционной работе. Дозы облучения следует подбирать с учетом как видовых и сортовых особенностей семян, так и климатических условий, в которых они были получены.

ЛИТЕРАТУРА

- Орав Г. А. В кн. «Тр. Ин-та эксперим. биол.». Т. 2. Таллин, Изд-во АН ЭССР, 1962, стр. 52.
- Янушкевич С. И. «Агробиология», № 1, 95 (1961).
- Княгиничев М. И. В кн. «Биохимия культурных растений». Т. I. М.—Л., Сельхозгиз, 1958, стр. 5.
- Сичкарь Н. М. В кн. «Биохимия зерна. Тр. научн. конференции». Вып. 38, 1960, стр. 163.

ПОЛУЧЕНИЕ НОВЫХ НАСЛЕДСТВЕННЫХ ФОРМ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ С ПОМОЩЬЮ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ

П. К. ШКВАРНИКОВ, И. В. ЧЕРНЫЙ

Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Лаборатория
экспериментального мутагенеза, Новосибирск

В Лаборатории экспериментального мутагенеза Института цитологии и генетики в Новосибирске проводятся исследования по изучению мутационной изменчивости яровой пшеницы.

В этих исследованиях, начатых в 1958 г., ставится ряд задач, в числе которых большое место занимает изучение мутагенного действия различных видов ионизирующих излучений и его зависимости от других факторов [1—10]. На ряде сортов пшеницы изучаются частота, биологические особенности и практическое значение мутаций, вызываемых γ - и рентгеновскими лучами, а также тепловыми и быстрыми нейтронами. В значительной части проведенных работ воздействию указанными видами радиации при разной их дозировке подвергали воздушно-сухие семена пшеницы. Наследственные изменения выявлялись среди растений второго и последующих поколений. Представляемые здесь данные получены на основании изучения около 29 тыс. семей.

Часто в подобных исследованиях критерием для оценки эффективности различных мутагенных факторов служит общая частота или частота определенных типов вызванных мутаций. Однако по одному этому показателю трудно оценить относительную эффективность средств повышения мутационной изменчивости. Большое значение имеют качественные особенности изменений, вызванных тем или иным способом, и относительное число среди них практически ценных форм.

1. Эффективность разных видов ионизирующей радиации

В одной серии опытов изучалась частота видимых мутаций, вызванных γ - и рентгеновскими лучами в дозах 1; 2; 3; 5; 10; 15 и 20 кр и тепловыми нейтронами в дозах $1 \cdot 10^9$; $4 \cdot 10^9$; $1 \cdot 10^{10}$; $4 \cdot 10^{10}$; $1 \cdot 10^{11}$; $4 \cdot 10^{11}$; $1 \cdot 10^{12}$ нейтрон/см².

С увеличением доз этих излучений в таких пределах частота мутаций, выявленных во втором поколении (M_2), несколько возрастала. Верхний предел увеличения достигался в результате обработки рентгеновскими лучами, а нижний — после обработ-

Таблица 1

**Частота мутаций в сорте «Мильтурум 553»,
вызванная разными ионизирующими излучениями**

Рентгеновские лучи			Гамма-лучи			Тепловые нейтроны		
доза, кр	число семей, в M_2	количество изменен- ных се- мей, %	доза, кр	число семей в M_2	количество изменен- ных се- мей, %	доза нейтрон/см ²	число семей в M_2	количество измененных семей, %
1	857	$11 \pm 1,1$	1	1320	$17 \pm 1,03$	$1 \cdot 10^9$	774	$8 \pm 0,97$
3	576	$18 \pm 1,6$	3	1229	$18 \pm 1,1$	$1 \cdot 10^{10}$	1402	$10 \pm 0,8$
5	464	$22 \pm 1,9$	5	912	$18 \pm 1,3$	$4 \cdot 10^{10}$	951	$11 \pm 1,0$
10	388	$31 \pm 2,35$	10	660	$22 \pm 1,7$	$1 \cdot 10^{11}$	932	$13 \pm 1,1$
15	113	$16 \pm 3,45$	15	974	$15 \pm 1,14$	$4 \cdot 10^{11}$	377	$14 \pm 1,8$
						$1 \cdot 10^{12}$	613	$13 \pm 1,4$
						$4 \cdot 10^{12}$		
Всего	2398	$18 \pm 0,8$	Всего	5095	$17,4 \pm 0,5$	Всего	5049	$10,3 \pm 0,4$

ки тепловыми нейтронами. Среднее положение занимала амплитуда варьирования частоты мутаций, вызванных γ -лучами. Так, в опыте с сортом пшеницы «Мильтурум 553» после облучения рентгеновскими лучами в дозах 1, 3, 5, 10 и 15 кр мутации обнаружены соответственно в 11, 18, 22, 31 и 16% семей второго поколения. При γ -облучении в тех же дозах мутации обнаружены соответственно в 17, 18, 18, 22 и 15% семей, а в результате воздействия тепловыми нейтронами в указанных выше дозах количество измененных семей составляло 8—14%. В среднем по этому сорту частота мутаций была равна при облучении рентгеновскими лучами 18%, γ -лучами — 17,4% и тепловыми нейтронами — 10,3% (табл. 1).

В опытах с другими сортами пшеницы с изменением дозы указанных излучений в тех же пределах наблюдались некоторые отличия в варьировании частоты мутаций. Например, наибольшая частота мутаций по сортам «Новосибирская 7» и «Новосибирская 10» при воздействии рентгеновского излучения достигала соответственно 28 и 29%, а γ -излучения — 14 и 12%, при облучении тепловыми нейтронами — 6 и 7%.

При этом, как и в сорте «Мильтурум 553», строгой зависимости частоты мутаций от величины дозы излучения не наблюдалось, но общая картина влияния разных излучений на этих сортах была сходной с наблюдавшейся на сорте «Мильтурум 553». Все они обнаружили более высокую частоту мутаций после воздействия рентгеновского облучения, меньшую после γ -облучения и значительно меньшую после облучения тепловыми нейтронами (табл. 2).

Следует отметить, что, хотя эта общая закономерность сохранялась для всех сортов, реагирование отдельных сортов на

Таблица 2

Частота мутаций, вызванных у пшеницы излучениями разных видов

Сорт пшеницы	Рентгеновские лучи		Гамма-лучи		Тепловые нейтроны	
	число семей в M_2	количество измененных семей, %	число семей в M_2	количество измененных семей, %	число семей в M_2	количество измененных семей, %
«Новосибирская 7»	333	$16 \pm 2,0$	1 899	$8,4 \pm 0,6$	1257	$6,4 \pm 0,7$
«Новосибирская 10» . . .	494	$14 \pm 1,6$	3 448	$8,0 \pm 0,5$	2217	$4,0 \pm 0,4$
«Лютесценс 379»	—	—	276	$10,0 \pm 1,8$	649	$6,6 \pm 1,0$
«Мильтурум 553»	2398	$18 \pm 0,7$	5 095	$17,4 \pm 0,5$	5049	$10,3 \pm 0,4$
Всего . .	3225	$16,1 \pm 0,6$	10 718	$10,9 \pm 0,3$	9172	$6,8 \pm 0,3$

воздействия этими излучениями было неодинаковым. Например, в сортах «Новосибирская 7» и «Мильтурум 553» после обработки рентгеновскими лучами наблюдалась почти одинаковая частота мутаций (16 и 18%), тогда как после γ -облучения в сорте «Новосибирская 7» частота мутаций была в 2 раза, а после тепловых нейтронов более чем в 1,5 раза меньшей, чем в сорте «Мильтурум 553».

В другой серии опытов изучалась относительная мутагенная эффективность γ -лучей, быстрых нейтронов и этиленимина. Исследование проводилось на сортах яровой пшеницы «Цезиум 111» и «Лютесценс 758».

После обработки пшеницы быстрыми нейтронами частота мутаций в M_2 в среднем оказалась немного большей, чем после обработки γ -лучами (табл. 3). Однако с повышением дозы γ -из-

Таблица 3

Частота мутаций, вызванных γ -лучами и быстрыми нейтронами

Доза γ -излучения, кр	«Цезиум 111»		«Лютесценс 758»		Доза быстрых нейтронов, рад	«Цезиум 111»		«Лютесценс 758»	
	число семей в M_2	количество измененных семей, %	число семей в M_2	количество измененных семей, %		число семей в M_2	количество измененных семей, %	число семей в M_2	количество измененных семей, %
1	354	$15,3 \pm 1,9$	457	$24,7 \pm 2,0$	100	300	$17,3 \pm 2,2$	408	$25,2 \pm 2,1$
5	381	$19,7 \pm 2,0$	351	$29,4 \pm 2,4$	250	340	$26,2 \pm 2,4$	292	$30,6 \pm 2,7$
10	180	$27,8 \pm 3,3$	207	$78,5 \pm 4,0$	500	308	$24,3 \pm 2,4$	239	$46,4 \pm 3,2$
15	44	$29,5 \pm 6,9$	8	$100 \pm 0,0$	750	96	$27,1 \pm 4,5$	79	$65,9 \pm 5,3$
					1000	33	$18,1 \pm 6,7$	50	$82,0 \pm 5,4$
Всего	959	$20,0 \pm 1,3$	1023	$33,4 \pm 1,6$	Всего	1077	$22,9 \pm 1,1$	1068	$36,9 \pm 1,1$

лучения частота мутаций повышалась быстрее, чем при облучении быстрыми нейтронами. Из этого можно сделать вывод, что изучавшиеся сорта более чувствительны к γ -лучам; снижение средней частоты мутаций в потомстве, очевидно, связано с большим отсевом растений в первом поколении.

На основании рассмотренных данных о частоте появления видимых мутаций можно было бы заключить, что в нашем исследовании на пшенице наиболее эффективными были рентгеновские лучи и быстрые нейтроны. Но кроме частоты очень важно учитывать качество вызванных мутаций.

В результате тщательного морфологического описания всех мутантных растений, выявленных в опытах с использованием тепловых нейтронов, γ - и рентгеновских лучей, все они распределились по типам, число которых достигло 161. Общее представление о спектрах мутаций, вызванных каждым видом излучений, дает табл. 4.

Таблица 4

Особенности спектров мутаций, вызванных тепловыми нейтронами, γ - и рентгеновскими лучами

Вид излучения	Число семей в M_2	Число типов мутаций		Количество типов мутаций с ценными признаками, %
		всего	на 1000 семей в M_2	
Гамма-лучи	10 712	127	11,9	37,7
Тепловые нейтроны . . .	9 172	108	11,7	31,4
Рентгеновские лучи . .	3 225	76	23,5	28,9

Из табл. 4 видно, что в материале, обработанном γ -лучами, тепловыми нейтронами и рентгеновскими лучами, выделено соответственно 127, 108 и 76 типов мутаций. Если учесть объем материала, в котором выделены эти типы мутантов, то оказывается, что в материале, подвергнутом рентгеновскому облучению, их было 23,5 на 1000 изученных семей, а в материалах, обработанных γ -лучами и тепловыми нейтронами,— соответственно 11,9 и 11,7 на 1000 семей. Таким образом, рентгеновские лучи, обуславливавшие более высокую частоту мутаций, дали и большее число типов изменений. Но рентгеновские лучи уступали γ -лучам по относительному числу вызванных ими типов изменений с практически ценными признаками (соответственно 28,9 и 37,7%). При этом разница значительно менялась в зависимости от сорта пшеницы. Что касается быстрых нейтронов, то по качественной характеристике вызванных ими изменений они почти не отличались от γ -лучей. Близкими показателями характеризовались также мутации, полученные с помощью этиленамина (табл. 5).

Таким образом, γ -лучи, быстрые нейтроны и этиленмин в качестве средств экспериментального получения мутаций

Особенности типов мутаций, вызванных γ -лучами, быстрыми нейтронами и этиленимином

Мутаген	«Цезиум 137»				«Лютеценс 758»			
	число семей в M_2	число мутаций			число семей в M_2	число мутаций		
		всего	на 1000 семей в M_2	практи- чески ценные, %		всего	на 1000 семей в M_2	практи- чески ценные, %
Гамма-лучи	959	60	62,5	40,0	923	113	122,4	30,1
Быстрые нейтроны	1077	65	60,3	40,0	1068	127	118,9	33,8
Этиленимин	813	54	66,4	44,4	896	65	72,5	35,4

у пшеницы для целей селекции имели несомненные преимущества перед рентгеновскими лучами и тепловыми нейтронами. Необходимо, однако, дальнейшее сравнительное изучение этих трех факторов, чтобы выяснить возможные различия в их мутагенном действии, которые могут представить интерес для селекционеров.

2. Эффективность различных доз мутагенов

В практической работе важное значение имеет правильный выбор дозы мутагена, обеспечивающей получение наилучшего результата. В литературе часто можно встретить рекомендации о целесообразности отдавать предпочтение большим дозам, при которых выживает лишь незначительное количество обработанных растений M_1 (по мнению Гауля, не более 10%). Имеющийся опыт заставляет нас относиться скептически к подобного рода рекомендациям.

В ряде экспериментов, проведенных на пшенице [2—4], наибольшая частота мутаций наблюдалась в материале, получившем от 10 до 20 $кр$ γ - или рентгеновских лучей (или 750—1000 $рад$ быстрых нейтронов). Однако мы никогда не наблюдали, чтобы эти дозы вызывали относительно больше типов изменений или позволяли получить больший процент практически ценных изменений по сравнению с другими дозами. Нередко же спектр мутаций, вызванных этими дозами, был более беден, а наибольшее относительное число практически ценных форм наблюдалось среди измененных форм, полученных при использовании доз в пределах 1—5 $кр$. Аналогичные результаты получены нами и на других растениях, облученных дозами 10 $кр$ и более. В клетках меристемы возникает большое число хромосомных перестроек (табл. 6), что усиливает элиминацию клеток в процессе развития облученных органов и сильно снижает жизнеспособность растений M_1 . Это в свою очередь отражается на общем выходе видимых и в том числе практически ценных мутаций.

Таблица 6

Зависимость частоты aberrаций хромосом в клетках меристемы
зародышевых корешков пшеницы от дозы γ -излучения

Доза γ -излучения, кр	«Лютесценс 758»		«Цезиум 111»	
	число исследо- ванных митозов	количество ми- тозов, содержа- вших aberrации хромосом, %	число исследо- ванных митозов	количество мито- зов, содержа- вших aberrации хромосом, %
1	872	$24,8 \pm 1,5$	988	$25,6 \pm 1,4$
5	817	$73,8 \pm 1,5$	2535	$76,4 \pm 0,9$
10	661	$94,2 \pm 0,9$	614	$95,7 \pm 0,8$
15	886	$97,4 \pm 0,5$	637	$97,7 \pm 0,6$
20	691	$99,1 \pm 0,4$	884	$99,5 \pm 0,2$

3. Хозяйственная ценность экспериментально вызванных мутаций у пшеницы

В проведенных на пшенице двух сериях опытов, результаты которых изложены выше, получено 160 новых форм в одном случае и 234 в другом.

Большая часть этих форм характеризуется комплексом измененных признаков, но у некоторых изменению подвергалось, видимо, лишь одно какое-либо качество или признак. Естественно, что лишь некоторые измененные признаки могут представлять хозяйственную ценность. Поэтому довольно редко экспериментально вызванные мутантные формы растений могут быть использованы в производстве непосредственно. В большинстве же случаев они могут служить в качестве дополнительного исходного материала для селекции. Классифицируя полученные в наших исследованиях мутации по их значению, мы к категории практически ценных относим как формы, пригодные для непосредственного использования в производстве, так и формы, характеризующиеся отдельными признаками, которые могут представлять интерес для селекционеров (сокращенный вегетационный период, повышенная продуктивность, улучшенное качество основного продукта, устойчивость к болезням, неполегаяемость, лучшая приспособленность к механизированной уборке, засухоустойчивость, холодостойкость, чувствительность к повышению агротехнического фона и многие другие). В изученном нами материале формы, характеризовавшиеся указанными признаками, составляли 32—34%, а в отдельных случаях (в зависимости от исходного сорта, варианта опыта и других обстоятельств) количество их колебалось от 25 до 40% общего числа новых форм, полученных в опыте [1—5].

К числу лучших форм пшеницы относятся более раннеспелые формы, неполегающие формы, формы с повышенной урожайностью и др.

Таблица 7

Урожайность и другие показатели некоторых мутантных форм яровой пшеницы

Форма	Основное морфологическое отличие	Урожайность, ц/га			Особенность вегетационного периода	Хлебопекарные качества*
		1962 г.	1963 г.	средняя за 2 года		
«Новосибирская 7» (исходный сорт)	Белоколосая, безостая	21,3±0,3	15,2±0,5	18,2	Среднеспелый	Средние
Мутант	Светлоколосый	24,1±0,8	15,2±0,5	19,7	Скороспелый	Хорошие
	Низкорослый, неполегающий	21,7±0,8	15,3±0,4	18,5	Среднеспелый	Отличные
	Темно-зеленый	17,8±0,3	14,4±0,2	16,1	То же	Отличные
	Неполегающий, высота средняя	21,2±0,5	18,3±0,6	19,7	» »	Средние
	Толстая соломина, колос цилиндрический	24,2±0,3	16,6±1,0	20,4	» »	»

* Оценивались косвенным путем по методу Пельхенке.

Таблица 8

Содержание белка и качество клейковины у мутантных форм пшеницы

Мутант	Содержание белка (на абсолютный сухой вес), %	Качество клейковины (тест-число по Пельхенке)
«Новосибирская 7» (исходный сорт)	14,8	21,3
Светлоколосый скороспелый	13,3	66,6
Низкорослый, неполегающий	14,8	25,6
Темно-зеленый	14,6	108,3
Неполегающий	13,7	65,3
Толстостебельный с цилиндрическим колосом	14,5	17,2

В табл. 7 представлены некоторые результаты этих испытаний за 2 года. Они показывают, что одни мутанты, обладающие улучшенными признаками, равны по урожаю контролю (низкорослые, неполегающие), другие превосходят контроль и по урожайности (светлоколосые, неполегающие средней высоты и с толстой соломиной и цилиндрическим колосом). Мутант, имеющий наилучший показатель по качеству клейковины (темно-зеленый), по урожайности немного уступает исходному сорту.

В табл. 8 приведены данные о содержании белка и качестве клейковины у тех же мутантов. Из последнего столбца таблицы видно, что у двух мутантов — светлоколосого скороспелого и неполегающего — положительные признаки (раннеспелость

и неполегаемость) сочетаются с улучшенными качествами клейковины, а темно-зеленый мутант по этому качеству намного превзошел исходный сорт и остальные мутантные формы, поэтому представляет большую ценность как материал для дальнейшей работы.

В настоящее время полученные мутанты изучаются путем скрещиваний между собой и с другими сортами.

Выводы

1. Обработка семян пшеницы ионизирующими излучениями резко увеличивает частоту изменчивости самых разнообразных признаков растения.

2. Почти каждая третья экспериментально вызванная новая форма пшеницы обладает тем или иным ценным качеством и поэтому представляет интерес как материал для селекции. Некоторая часть новых форм может быть пригодна для непосредственного использования в производстве.

3. Экспериментальное получение мутаций с помощью ионизирующих излучений как эффективный метод создания новых форм должно найти место наряду с другими методами в системе селекционной работы с пшеницей.

4. Для получения новых форм у пшеницы могут успешно применяться различные виды излучений и прежде всего быстрые нейтроны, γ - и рентгеновское излучения.

5. Оптимальными дозами для облучения семян пшеницы являются дозы 1—5 *кр* (иногда до 10 *кр*) γ - и рентгеновского излучения и 100—500 *рад* (иногда до 750 *рад*) быстрых нейтронов.

6. Чтобы получить более частые и разнообразные изменения во втором и последующих поколениях облученных растений, весьма важно выращивать растения первого поколения (получаемые непосредственно из облученных семян), хотя бы на первых этапах их развития, в более благоприятных условиях, лучше всего в закрытом грунте.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шкварников П. К. «Изв. СО АН СССР», 4, 64—73 (1964).
2. Шкварников П. К., Черный И. В. «Радиобиология», 1, 296—303 (1961).
3. Шкварников П. К., Черный И. В. Там же, стр. 799—806.
4. Шкварников П. К., Черный И. В. «Изв. СО АН СССР», 10, 100—110 (1962).
5. Шкварников П. К., Черный И. В. «Радиобиология», 6, 297 (1964).
6. Шкварников П. К., Ливенси А. М. «Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук», 4, 23—34 (1963).
7. Можаяева В. С. «Радиобиология», 1, 604 (1961).
8. Можаяева В. С. «Селекция и семеноводство», № 3, 43 (1961).
9. Эйгес Н. С., Валева С. А. «Радиобиология», 2, 304 (1961).
10. Gaul H. Mutation and Plant Breeding. NAS—NRC, Pub. 891, 1961, p. 206—251.

ПОЛУЧЕНИЕ МУТАНТОВ У ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ СОРТА «ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫЙ ГИБРИД 186» ПОД ДЕЙСТВИЕМ γ -ЛУЧЕЙ И БЫСТРЫХ НЕЙТРОНОВ

В. С. МОЖАЕВА

Институт биофизики АН СССР и Научно-исследовательский институт сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы, Москва

Работа по получению новых форм у озимой пшеницы сорта «Пшенично-пырейный гибрид 186» (ППГ-186) при помощи γ -лучей и быстрых нейтронов начата Институтом биофизики АН СССР совместно с Научно-исследовательским институтом сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы в 1956 г. [1—4].

В качестве исходного сорта для получения мутантов был взят районированный сорт озимой пшеницы ППГ-186 (разновидность лютеценс).

Сорт высокоурожайный, раннеспелый, с очень крупным выравненным зерном (вес 1000 зерен 54—56 г). Хлебопекарные качества хорошие. Однако сорт имеет недостатки: во влажные годы на высоких агрофонах он склонен к полеганию и мало устойчив к грибным болезням (мучнистой росе, ржавчине, пыльной и твердой головне).

Целью работы было устранить указанные недостатки сорта при помощи ионизирующей радиации, сохранив при этом весь комплекс хозяйственно-ценных признаков.

Воздушно-сухие семена ППГ-186 облучались γ -лучами Co^{60} в дозах 10, 15 и 20 кр и быстрыми нейтронами в горизонтальном канале реактора ИРТ-1000 (средняя энергия 1—3 Мэв) в дозах 210, 425, 850 и 1060 рад (примесь γ -лучей от 140 до 560 рад).

Облученные семена и контрольные (необлученные семена того же сорта) высевались непосредственно в поле широкорядным способом с площадью питания 45×5 см.

С момента появления всходов и до уборки проводились фенологические наблюдения за растениями, кроме того, учитывалась полевая всхожесть, торможение роста растений по фазам развития, число выживших растений и т. д.

В результате наблюдений над развитием растений первого поколения M_1 оказалось, что после воздействия γ -лучей в дозах 10 и 15 кр на семена ППГ-186 не наблюдалось торможения роста растений и не было стерильных колосьев, тогда как после облучения семян быстрыми нейтронами угнетение роста растений и стерильность колосьев отмечены уже после воздействия в дозе 425 рад.

Во втором поколении (M_2) в течение всего вегетационного периода производился отбор измененных растений. Отбирались растения, отличающиеся от контрольных по окраске, типу, форме и продуктивности колоса; длине и толщине соломины, окраске вегетативных частей растения, по степени поражения грибными болезнями (мучнистой росой, ржавчиной), продолжительности вегетационного периода и т. д. Семена с отдельных измененных растений высевали для получения третьего поколения — M_3 . В нем проверялось наследование измененных признаков. Посев проводили по семьям широкоярым способом.

В M_3 было установлено, какие из изменений наследственны, и на основании полученных данных вычислено количество мутантов (в % к общему количеству выживших растений M_2). Под действием быстрых нейтронов среднее количество мутантов по всем дозам составило 5,7%, под действием γ -лучей — 1,5%. При оптимальных же дозах (10 кр и 425 рад) быстрые нейтроны дали жизнеспособных мутантов в пять раз больше (11,3%), чем γ -лучи (2,1%).

При анализе мутантов, полученных при разных воздействиях (быстрые нейтроны и γ -лучи), было выяснено, что отдельные типы мутантов при этом возникают с различной частотой (см. таблицу).

Основные группы мутантов, полученных под действием быстрых нейтронов и γ -лучей

Группа мутантов	Количество мутантов, %	
	γ -лучи	быстрые нейтроны
Эректоиды	11,1	32,2
Скверхеды	29,8	17,8
Спельтоиды	26,1	30,0
Прочие	33,0	20,0

Примечание. В результате воздействия γ -лучей был получен 81 мутант, а при воздействии быстрых нейтронов — 207.

Из таблицы видно, что после воздействия быстрых нейтронов наибольший процент мутантов приходится на низкорослые эректоидные формы — 32,2% (от общего числа мутантов 207), тогда как после γ -облучения этот тип мутантов составляет 11,1% (от общего числа мутантов 81).

Несмотря на сравнительно большой процент мутантов, полученных под действием быстрых нейтронов, практически ценных форм среди них меньше, чем среди мутантов, вызванных γ -облучением (рис. 1). Например, эректоиды, возникшие при использовании быстрых нейтронов, менее продуктивны и сильнее поражаются грибными болезнями, чем аналогичные формы,

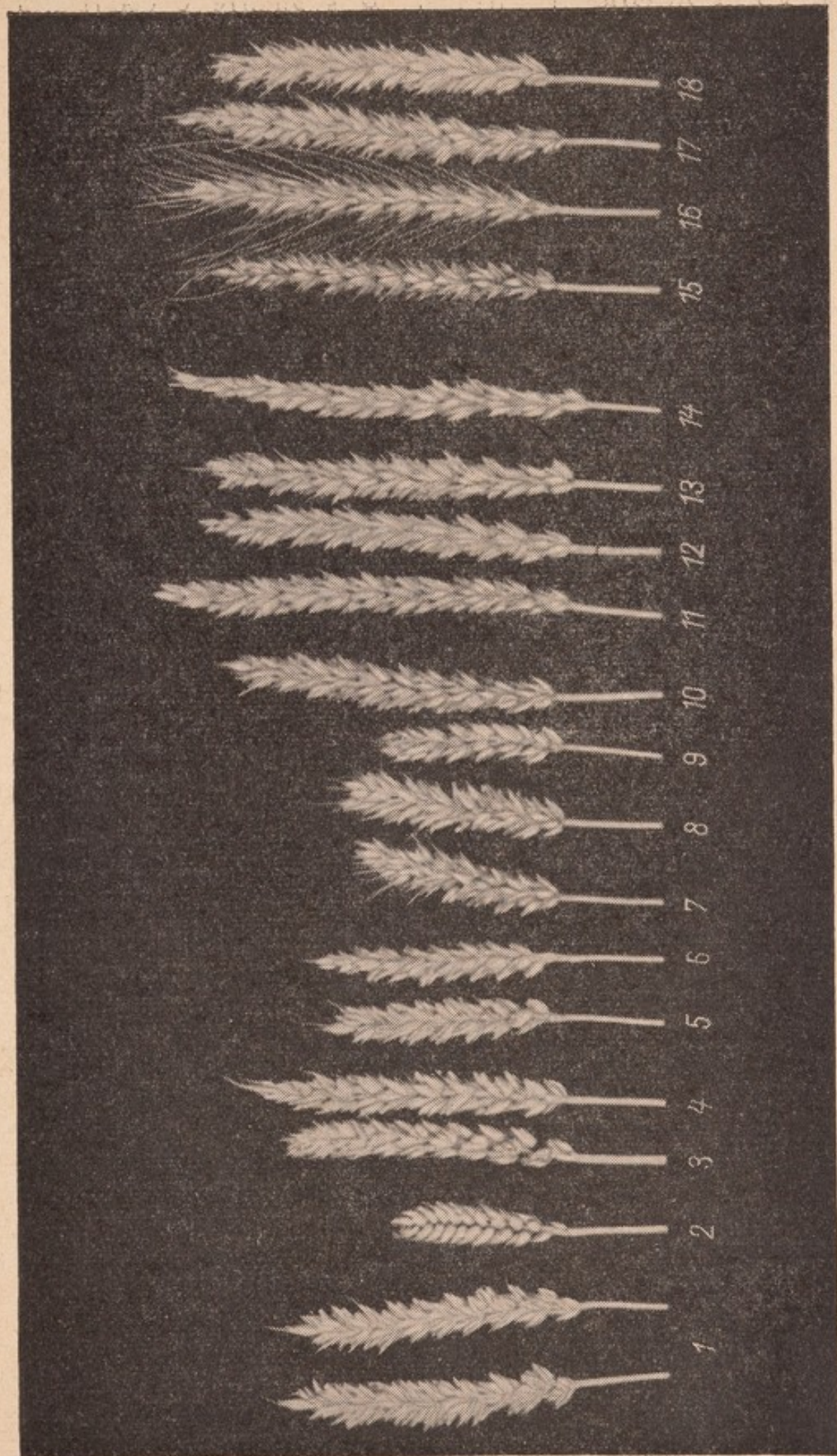


Рис. 1. Разнообразие колосьев хозяйственно-ценных мутантов «Пшенично-пырейного гибрида 186»:

1 — исходный сорт ППГ-186; мутанты, полученные под действием γ -лучей; 2 — эректоид-72; 3—6 — эректоиды; 7—9 — скверхеды; 10 — 14 — крупноколосые; мутанты, полученные под действием быстрых нейтронов; 15—17 — красноколосые; 18 — крупноколосый.

полученные под действием γ -лучей. В варианте с быстрыми нейтронами не было мутантов, устойчивых к грибным болезням.

В результате анализа мутантов оказалось, что в пределах мутантной линии, константной по основным признакам, отличающим мутант от стандарта (прочная соломина, компактный колос, сильный восковой налет, придающий голубую окраску стеблям и листьям), идет расщепление по отдельным второстепенным признакам. Так, при посеве 40 семей эректоида-72 было обнаружено разнообразие у ряда линий по длине соломины, крупности и стекловидности зерна; содержание белка в зерне растений отдельных линий колебалось от 11 до 17%. Зимостойкость сравнительно высокорослых линий была выше, чем у короткостебельных.

Следовательно, выщепление малых мутаций дает возможность путем отбора внутри мутантной линии получать более ценные формы по сравнению с первоначально выделенными.

Мутанты могут быть использованы двумя путями — непосредственно для выведения новых сортов при помощи отбора и в качестве исходного материала при гибридизации.

Так, в скрещиваниях с исходным сортом (ППГ-186) были использованы спельтоиды. Особенностью спельтоидов в наших опытах (с использованием как γ -лучей, так и быстрых нейтронов) была их высокая продуктивность. Спельтоиды имеют отличное зерно с высоким содержанием белка (до 20%); кроме того, растения устойчивы к грибным болезням. С целью использования этих признаков в 1960 г. скрестили исходный сорт ППГ-186 со спельтоидами.

В настоящее время получено третье поколение гибридов, среди которых имеются формы с пшеничным колосом и улучшенным качеством зерна (рис. 2).

Аналогичные скрещивания проведены и с другими мутантами. Среди гибридов F_2 между исходным сортом и эректоидами отобраны формы с короткой толстой соломиной, крупным стекловидным зерном (рис. 3).

Наиболее ценные гибриды, полученные от скрещивания ППГ-186 с различными мутантами, размножают и всесторонне изучают.

Использование мутантов путем гибридизации их с исходным сортом — перспективный прием создания исходного материала в селекции, так как в большинстве случаев у мягкой пшеницы не удастся под действием ионизирующих излучений изменить какой-либо один отрицательный признак сорта. Как правило, в нашем опыте наблюдалось возникновение ценных признаков и свойств наряду с нежелательными.

Путем скрещивания исходного сорта с мутантами того же сорта легче удастся ввести в сорт нужный признак, избегая при этом большого разнообразия форм, которые обычно возникают при межсортной и межвидовой гибридизации.



Рис. 2. Колос константной формы пшеничного типа (справа), полученный путем скрещивания ППГ-186 (слева) и спельтоида (в середине).



Рис. 3. Цилиндрический колос константной формы (справа), выделенный в F_2 от скрещивания ППГ-186 (слева) с эректоидом-72 (в середине).

При сочетании радиационного метода с другими методами селекции (гибридизация, отбор) открываются широкие возможности создания наиболее совершенных сортов сельскохозяйственных культур.

ЛИТЕРАТУРА

1. Можаяева В. С. «Селекция и семеноводство», № 3, 43 (1961).
2. Можаяева В. С. «Радиобиология», 1, 604—610 (1961).
3. Можаяева В. С. Тезисы Моск. конференции молодых ученых-биологов. М., МГУ, 1962, стр. 16.
4. Khvostova V. V. et al. Genetics today. Proc. XI Intern. Congr. Genetics, 1, 216 (1963).

НОВООБРАЗОВАНИЯ У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ, ПОЛУЧЕННЫЕ ПОД ДЕЙСТВИЕМ γ -ЛУЧЕЙ И ЭТИЛЕНИМИНА

В. И. МОЛИН

Восточно-Казахстанская сельскохозяйственная опытная станция

Известно, что ионизирующие излучения и некоторые химические соединения изменяют генотип растений и позволяют получать хозяйственно-ценный исходный материал. Но все же данных, указывающих на эффективность использования в селекции пшеницы таких распространенных мутагенов, как γ -лучи и этиленимин в разных условиях, еще не достаточно [1—4]. В связи с этим была поставлена задача — выяснить, какой из указанных мутагенов дает больше наследственных новообразований, представляющих селекционную ценность в Восточном Казахстане.

Материал и методика

Работа проводилась на Восточно-Казахстанской сельскохозяйственной опытной станции близ г. Усть-Каменогорска.

Материалом для исследования послужили два контрастных сорта яровой пшеницы: «Теремок», относящийся к виду *Tr. compactum*, и «Цезиум 74» — типичный представитель мягкой пшеницы *Tr. aestivum*. Первый — это стародавний местный сорт, возделывающийся на поливе в сухих районах Казахстана, второй выведен на нашей станции путем индивидуального отбора из негибридного сорта. Чтобы иметь для опытов чистый исходный материал, мы провели в 1960 г. отбор пшеничных колосьев и в 1961 г. их индивидуально высеяли на двух изолированных участках. После тщательной проверки во время вегетации семьи были объединены по сортам.

Обработка сухих семян γ -лучами Co^{60} проводилась в Москве в Институте биофизики АН СССР.

Семена замачивались также в растворе этиленимина (ЭИ) перед самым посевом. При этом были использованы следующие варианты: 1) контроль — сухие семена; 2) контроль — семена замоченные; 3) семена, обработанные γ -лучами в дозе 10 кр; 4) семена, обработанные γ -лучами в дозе 10 кр и 0,02%-ным этиленимином; 5) семена, обработанные 0,02%-ным этиленимином; 6) семена, обработанные 0,04%-ным этиленимином. По каждому варианту в M_1 высевалось 600—1000 семян.

Результаты

Действие этих мутагенов в 1962 г. на первое поколение M_1 оказалось различным (табл. 1).

Таблица 1

Влияние γ -лучей и этиленimina на рост двух сортов яровой пшеницы в M_1

Варианты опыта	Полевая всхожесть, %		Продуктивная кустистость		Вегетационный период, дни		Число зерен в колосе	
	«Теремок»	«Цезиум 74»	«Теремок»	«Цезиум 74»	«Теремок»	«Цезиум 74»	«Теремок»	«Цезиум 74»
Контроль:								
семена сухие . . .	89	90	2,8	2,3	86	83	24	24
семена замоченные	89	89	2,7	2,4	85	85	24	24
Гамма-лучи (10 кр) .	46	42	2,6	3,0	97	92	19	13
Гамма-лучи (10 кр) и этиленимин (0,02%)	79	83	2,5	3,2	91	88	20	17
Этиленимин (0,02%)	82	84	2,3	2,8	87	86	23	19
Этиленимин (0,04%)	84	85	2,5	2,5	87	86	22	20

Гамма-лучи в дозе 10 кр значительно снизили всхожесть, причем снижение оказалось почти одинаковым по обоим сортам (46—42%). При последующей обработке семян ЭИ повреждающее действие облучения на всхожесть резко снизилось (в чистом виде ЭИ снизил всхожесть весьма слабо).

На кустистости сорта «Теремок», как общей, так и продуктивной, обработка этими мутагенами по существу не сказалась, а у «Цезиума 74» кустистость даже повысилась. Вегетационный период под влиянием γ -лучей удлинился на 11 дней, и несколько меньше сказалось совместное действие γ -лучей и этиленimina.

По обоим сортам γ -лучи значительно снизили продуктивность. У растений, выросших из необлученных семян, в колосе было по 24 зерна, а у подвергнутых воздействию γ -лучами — по 13—19; следует заметить, что у «Теремка» оба мутагена привели к значительно большему снижению числа зерен в колосе, чем у «Цезиума 74». В общем, можно отметить, что γ -лучи в дозе 10 кр оказывали сильное угнетающее действие на рост и развитие растений. Про этиленимин этого сказать нельзя. Совместное действие указанных мутагенов занимает промежуточное положение.

В M_2 по всем вариантам у «Теремка» проанализирована 3631 семья и у «Цезиума 74» — 2784. Всего было проанализировано при этом 78 344 растения. Анализ большого количества материала показал, что сумма учтенных новообразований в боль-

Таблица 2

Общее количество новообразований в M_2 в зависимости от мутагена и сорта (1963 г.)

Варианты опыта	Количество семей с новообразованиями, %		Количество растений с изменениями, %	
	«Теремок»	«Цезиум 74»	«Теремок»	«Цезиум 74»
Контроль	1,4	2,7	0,1	0,7
Гамма-лучи (10 кр) . . .	51,1	15,7	7,3	2,3
Гамма-лучи (10 кр) и этиленимин (0,02%)	29,6	8,7	5,9	2,4
Этиленимин (0,02%) . .	12,6	5,6	1,3	1,5
Этиленимин (0,04%) . .	10,8	4,7	1,1	1,1

шой степени зависит от вида мутагенного воздействия и сорта (табл. 2).

Были учтены все новообразования, которые, как правило, не встречались в контроле. Сюда относятся изменения по форме и окраске колоса, по размеру остей, по толщине соломины и ее высоте, по вегетационному периоду (появились растения с пониженной озерненностью и дефективные).

Сопоставляя действие указанных мутагенов, мы видим, что больше всего новообразований получено при обработке семян γ -лучами. По сорту «Теремок» новообразования возникли в 51,1% семей; растений с новообразованиями было 7,3%. Эффективность действия этиленимина оказалась значительно ниже: при концентрации 0,02% новообразования наблюдались у того же сорта среди 12,6% семей, а измененных растений найдено всего 1,5%. Таким образом, судя по общему количеству новообразований, γ -лучи оказались эффективнее этиленимина в четыре раза. Удвоение концентрации этиленимина (0,04%) несколько снизило количество новообразований. Казалось бы, что совместное действие γ -лучей и ЭИ может увеличить количество новообразований. Однако обработка семян, подвергнутых ранее облучению этиленимином, привела к снижению числа новообразований на 50—55%.

В опытах Н. С. Эйгес и С. А. Валева с озимой пшеницей этиленимин оказался эффективнее γ -лучей по числу семей, содержащих новообразования в M_2 в 6,5 раза [5].

Замачивание семян в растворе этиленимина в нашем опыте оказало защитное действие. В какой степени здесь повлиял сам этиленимин, сказать трудно.

Сопоставление количества новообразований у обоих сортов по всем вариантам показывает, что сорт «Теремок» дал значительно больше измененных растений, чем «Цезиум 74». У «Теремка» форм с измененным колосом было 28%, у «Цезиума 74»

они отсутствовали. Новообразований с измененной окраской колоса у одного сорта найдено 2%, у другого они не обнаружены. «Теремок» дал относительно много новообразований с утолщенной прочной соломиной (8,2%), у «Цезиума 74» таких новообразований выделено очень мало (0,1%).

Были получены (преимущественно у «Теремка») следующие новообразования с хозяйственно-ценными признаками:

1) скороспелые, созревшие раньше исходного сорта на 4—6 дней;

2) позднеспелые, продуктивные (у них созревание задерживалось на 6—10 дней);

3) с прочной утолщенной соломиной (у исходной формы толщина соломины колебалась от 1,8 до 2,2 мм, у выделенных измененных форм — от 2,5 до 3,1 мм);

4) с крупным стекловидным зерном (у «Теремка» зерно средней крупности и мучнистое);

5) дружно вегетирующие с хорошо развитыми колосьями.

Кроме того, как уже отмечалось, было выделено много новообразований по форме и окраске колоса, с измененными размерами соломины. Вместе с тем, как и следовало ожидать, появилось много растений дефективных, ослабленных, с резко пониженной жизнеспособностью.

Естественно, что часть из выделенных нами новообразований в третьем поколении будет отнесена к ненаследственным изменениям. Но вряд ли это повлияет на зависимость количества мутантов от мутагена и сорта.

Полученные новообразования свидетельствуют о том, что метод создания нового исходного материала для селекции путем мутатенных воздействий заслуживает большого внимания. В некоторых случаях он, видимо, позволит создавать нужные исходные формы быстрее, чем это можно сделать при гибридизации, например, когда при сохранении положительных свойств сорта возникают мутанты, устойчивые к ржавчине, полеганию или с улучшенными хлебопекарными качествами зерна.

Имеющиеся в нашем распоряжении измененные растения после отбора в третьем поколении (1964 г.) наследственных новообразований послужат исходным материалом для дальнейшей селекционной работы по созданию сортов яровой пшеницы применительно к условиям обслуживаемой нами зоны.

Выводы

1. Судя по общему количеству новообразований, наиболее эффективными оказались γ -лучи: они дали измененных форм примерно в четыре раза больше, чем этиленимин.

2. При облучении сухих семян γ -лучами и последующей обработке раствором этиленимина количество новообразований по сравнению с действием только γ -лучей резко снизилось, но

было примерно в два раза больше, чем при обработке только этиленимином.

3. Количество новообразований по сортам, а также их типы оказались различными, следовательно, при получении индуцированных мутаций с селекционной целью важно не только подобрать мутаген и дозу, но и сорт.

4. Значительное количество новообразований с хозяйственно-ценными признаками лишний раз подтверждает перспективность использования в селекции экспериментального мутагенеза.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дубинин Н. П. Проблемы радиационной генетики. М., Госатомиздат, 1961.
2. Шкварников П. К., Черный И. В. «Изв. СО АН СССР», 10, 100 (1962).
3. Можаяева В. С. «Радиобиология», 1, 604—610 (1961).
4. Шкварников П. К., Черный И. В. «Радиобиология», 1, вып. 5, 799—806 (1961).
5. Эйгес Н. С., Валева С. А. «Радиобиология», 1, вып. 2, 304—307 (1961).

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ ИЗМЕНЕНИЙ КОЛОСА ПШЕНИЦЫ, ВОЗНИКШИХ ПРИ ОБЛУЧЕНИИ СЕМЯН γ -ЛУЧАМИ Co^{60}

В. Н. САВИН

Агрофизический научно-исследовательский институт, Ленинград

Известно, что облучение растений ионизирующими излучениями приводит к значительному увеличению наследственной изменчивости.

С 1957 г. нами изучается наследование различных типов изменений колоса растений пшеницы, полученных после облучения семян γ -лучами. В 1957 г. воздушно-сухие семена яровой пшеницы сорта «Диамант» были облучены γ -лучами в различных дозах. В табл. 1 приведены данные этого опыта.

Из табл. 1 видно, что доза 5 кр не повлияла на выживаемость растений, привела к некоторой стимуляции продуктивности растений и увеличила количество растений с измененным типом колоса. Облучение семян в дозе 10 кр привело к значительному падению выживаемости и продуктивности растений, при этом резко возросло число растений с измененным типом колоса. Эти изменения касались прежде всего расположения колосков на колосе. Подавляющее число изменений сводилось к тому, что отдельные колоски или группы колосков оказались смещенными вбок от центрального стержня колоса, многие колосья в различных частях не имели совсем колосков; встречались колосья однобокие, у которых колоски развивались только на одной стороне колоса; были найдены четыре колоса с различной степенью ветвистости. На рис. 1 приведены некоторые типы изменений колоса в M_1 . В 1957 г. среди растений M_1 , развившихся из семян, облу-

Таблица 1

Изменение продуктивности, выживаемости и изменчивости растений пшеницы при облучении семян γ -лучами

Доза, кр	Кустистость	Высота растений, см	Вес семян с одного растения, г	Выживаемость растений, % к контролю	Количество растений с изменившимся колосом, %
Контроль	1,17±0,17	74,0±2,33	1,31±0,17	100	0,1
1	1,20±0,18	78,5±2,01	1,35±0,13	94,3	0,15
5	1,37±0,15	83,1±1,55	1,68±0,16	97,3	2,81
10	1,03±0,01	63,1±2,18	0,98±0,11	67,6	13,81



Рис. 1. Различные типы изменений колоса в M_1 .

ченных в дозе 10 *кр*, было отобрано 60 колосьев с различными типами изменений. В 1958 г. семена каждого колоса были посеяны отдельно рядками длиной 1 м. Среди растений M_2 в 1958 г. в потомстве ветвистых колосьев не было ни одного растения с ветвистым колосом. Среди растений M_2 других линий лишь несколько оказались с такими изменениями колоса, какие были отмечены в M_1 . Во втором поколении в пределах каждой линии наблюдалось большое разнообразие растений по длине вегетационного периода, высоте и продуктивности. В M_2 были выделены растения с ветвистыми колосьями — пять растений из разных неветвистоколосых линий имели ветвистые колосья. Из 60 изучавшихся линий только в одной (№ 27) было обнаружено изменение в строении колосьев у всех растений одного рядка, т. е. у всех растений, развившихся из семян одного колоса M_1 .

У этих растений была значительно бо́льшая плотность колоса, чем у обычных растений сорта «Диамант». У пшеницы сорта «Диамант» колос рыхлый, индекс плотности колоса равен 15—16. Средний индекс плотности колоса у растений сорта «Диамант» в наших опытах в 1958 г. был равен 16. У измененных растений индекс плотности колоса был равен 18,2. Изменилась у этих растений и длина вегетационного периода, в среднем созревание наступило на 10 дней позднее.

В 1959 г. были высеяны отдельными рядками семена 38 колосьев, отличавшихся от типичных для сорта «Диамант» изменениями, аналогичными для наблюдавшихся у растений M_1 , а также семена общего сбора с 21 растения, с плотным колосом в M_2 . Среди растений M_3 в потомстве от ветвистых колосьев не было ни одного растения с ветвистым колосом. Среди растений M_3 линий, имевших в M_2 добавочные колоски в колосе или колоски, расположенные вбок от главного стержня, также не было ни одного растения с подобными изменениями в строении колоса.

Следовательно, такие морфологические изменения колоса, возникающие в M_1 и M_2 , как характер расположения колосков в колосе, различная степень ветвистости колоса и т. п., относятся к радиационным морфозам и не наследуются.

В 1959 г. все растения M_3 , являющиеся потомством плотноколосых растений M_2 , сохранили повышенную плотность колоса. Отличались они так же, как и в 1958 г., более поздним созреванием, хотя и имели большое разнообразие по длине вегетационного периода. Наличие значительного количества таких растений позволило определить их продуктивность. Несмотря на повышенную плотность колоса, эти растения были менее продуктивными, чем обычные растения сорта «Диамант», так как имели меньшую длину колоса, меньшую озерненность и значительно меньший вес 1000 зерен.

Однако наличие большого разнообразия растений по всем этим признакам при сохранении всеми растениями повышенной плотности колоса позволило начать среди них отбор наиболее продуктивных и раннеспелых. Как видно из табл. 2, отбор в данном случае оказался весьма эффективным.

Таблица 2

Влияние искусственного отбора на повышение продуктивности
плотноколосой формы пшеницы

Год	Вариант	Длина колоса, см	Число колосков в колосе	Индекс плотности колоса		Число зерен в колосе	Вес зерна с 1 колоса, г	Вес 1000 зерен, г
				абс.	% к контролю			
1959	M_3	7,2	14,1	18,2	113,1	29,1	0,905	28,2
	Контроль	7,9	13,7	16,5	100,0	29,2	0,995	37,8
1960	M_4	10,0	18,8	17,8	112,6	45,7	1,294	28,2
	Контроль	10,9	18,2	15,8	100,0	38,0	1,320	34,7
1961	M_5	8,9	17,0	18,0	114,0	40,8	1,331	33,1
	Контроль	9,0	15,2	15,8	100,0	36,1	1,298	36,0
1962	M_3	8,8	17,8	19,1	118,0	40,0	1,300	32,5
	Контроль	8,9	15,4	16,2	100,0	33,1	1,051	31,8
1963	M_7	9,8	18,7	18,1	117,5	42,0	1,680	39,8
	Контроль	9,7	15,9	15,4	100,0	35,0	1,350	38,6



Рис. 2. Колосья исходного сорта «Диамант» (а) и колосья плотноколосой формы (б).

Растения M_7 этой формы еще больше отличались по плотности колоса от исходного сорта, чем растения M_3 , M_4 и M_5 . Значительно увеличился абсолютный вес семян, полностью восстановилась озерненность колоса; в результате всего этого продуктивность колоса новой формы оказалась значительно больше продуктивности колоса исходного сорта. Очень важно отметить, что в результате отбора наиболее раннеспелых растений длина вегетационного периода плотноколосой формы сократилась, растения M_7 созрели только на 3—5 дней позже исходного сорта.

Несомненно, что раннеспелая плотноколосая форма представляет определенный практический интерес (рис. 2). Формообразовательный процесс при облучении растений γ -лучами не ограничивается первым и вторым поколениями, а продолжается и в последующих генерациях. Так, еще в 1959 г. среди растений M_3 появились новые типы изменений колоса, не имевшие места в M_1 и M_2 . Среди растений M_3 в одной линии (№ 28) из 24 растений восемь имели колосья с длинными остями. В трех других линиях (№ 20, 27 и 32) все растения каждой линии имели остистые колосья. Кроме остистости эти колосья отличались от ко-

лосьев, типичных для этого сорта, повышенной жесткостью, ломкостью, еще большей рыхлостью и удлинненностью колосков. Продуктивность колоса была в 4—5 раз меньше, чем у исходного сорта, главным образом за счет щуплости зерна и меньшей озерненности колоса (рис. 3).

Изучение потомства трех линий M_3 , в которых все растения имели остистые колосья, показало, что данный признак является наследственным. Все растения этих трех линий сохраняют остистость колосьев во всех поколениях — с M_4 до M_7 .

Иная картина оказалась при изучении потомства линии № 28, в которой были растения с остистыми и безостыми колосьями. В пределах этой линии в M_3 было отобрано восемь остистых и восемь безостых колосьев. Среди восьми линий безостых колосьев в M_4 в семи линиях не было ни одного растения с остистыми колосьями, а в одной линии наряду с безостоколосыми были и остистоколосые растения. Среди восьми остистоколосых линий в M_4 в четырех линиях все растения имели остистые колосья, в других четырех линиях наряду с растениями, имеющими остистые колосья, были растения и с безостыми колосьями.

В четвертом поколении среди безостых растений появился новый тип строения колоса. Отличались эти колосья от типичных для сорта «Диамант» повышенной рыхлостью, жесткостью, ломкостью; такие колосья похожи были на спельтоидные колосья.



Рис. 3. Колос остистоколосой формы в M_7 .



Рис. 4. Образование различных типов колоса в потомстве рыхлоколосой формы (1963 г., M_7);

1 — нормальный; 2 — рыхлый; 3 — остистый.

Подобные формы были названы нами рыхлоколосыми. Продуктивность этого типа колоса в M_4 была примерно в два раза меньше продуктивности типичных для данного сорта колосьев.

В дальнейшем, в 1961, 1962 и 1963 гг., изучались соответствующие поколения остистоколосых и рыхлоколосых форм, выделенных из линии № 28 третьего поколения. Как и в предыдущие годы, высевались рядками потомства отдельных колосьев. Выяснилось, что некоторые линии полностью сохраняют остистую форму колосьев у всех растений. В других же линиях все время наряду с остистоколосыми формами возникают и безостые рыхлоколосые формы.

Интересная картина наблюдалась в потомстве рыхлоколосых спельтоидных форм. Во всех линиях рыхлоколосых форм большая часть растений оказалась с рыхлым типом колоса, часто среди растений этих линий встречались растения с остистым типом колоса (рис. 4). Интересно то, что начиная с шестого поколения в потомстве остистоколосых и особенно рыхлоколосых форм стали появляться растения с типом колоса исходного сорта; потомство этих форм в M_7 полностью сохранило тип колоса, характерный для растений сорта «Диамант» (табл. 3).

Таким образом, наряду с наследованием возникших изменений в строении колоса в M_5 , M_6 и M_7 наблюдается процесс расщепления. Одновременно в пятом, шестом и седьмом поколениях шло восстановление продуктивности новых типов колосьев. Из табл. 4 видно, что продуктивность остистых и рыхлых колосьев в M_7 почти не отличалась от продуктивности колосьев, типичных для сорта «Диамант». Восстановление продуктивности указанных форм колосьев шло главным образом за счет значительного увеличения озерненности и абсолютного веса семян. Важно подчеркнуть, что отмеченное восстановление продуктивности

Таблица 3

Наследование различных типов изменений колоса

Тип колоса в M_6	№ линии 1962 г. (M_6)	Количество растений в M_7 , % к общему		
		с нормальным колосом	с рыхлым колосом	с остистым колосом
Остистый	46	—	—	100
	47	—	4,3	95,7
	51	12,5	25,0	62,5
	54	—	—	100
Рыхлый	45	36,7	57,1	6,2
	50	50,0	50,0	—
	53	24,9	52,3	22,8
	58	54,5	36,4	9,1
Нормальный	13	100,0	—	—
	52	100,0	—	—
	56	100,0	—	—

Восстановление продуктивности остистокосой и рыхлососой
форм пшеницы

Форма	Вариант	Длина ко- са, см	Среднее чис- ло колосков в колосе	Индекс плот- ности колоса	Среднее чис- ло зерен в колосе	Вес 1000 зе- рен, г	Вес зерна с од- ного колоса	
							г	%
Остисто- колосая	M ₅	7,0	10,1	13,0	14,1	22,3	0,315	24,3
	Контроль	9,0	15,2	15,8	36,1	36,0	1,298	100,0
	M ₆	8,0	12,0	13,7	21,8	28,9	0,630	60,0
	Контроль	8,9	15,4	16,2	33,1	31,8	1,051	100,0
	M ₇	9,0	12,5	12,2	30,0	35,0	1,050	77,8
	Контроль	9,7	15,9	15,4	35,0	38,6	1,350	100,0
Рыхло- колосая	M ₅	9,3	14,8	14,8	26,0	35,4	0,920	71,0
	Контроль	9,0	15,2	15,8	36,1	36,0	1,298	100,0
	M ₆	10,5	15,6	13,9	30,0	37,8	1,130	107,5
	Контроль	8,9	15,4	16,2	33,1	31,8	1,051	100,0
	M ₇	10,0	15,0	14,0	38,0	39,5	1,500	111,0
	Контроль	9,7	15,9	15,4	35,0	38,6	1,350	100,0

происходило без специального отбора. Однако отбор наиболее продуктивных колосьев, как это делалось нами с плотноколосой формой, ускоряет процесс восстановления.

Таким образом, некоторые изменения оказываются наследственными, стойко сохраняющимися в потомстве; многие изменения оказываются ненаследственными. Кроме того, полученные нами данные четко показывают возможность проведения отбора в M₃ и M₄, улучшающего продуктивность полученного мутанта.

ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ НА КОНСТАНТНЫЕ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫЕ ГИБРИДЫ ПРОМЕЖУТОЧНОГО ТИПА ($2n=56$)

П. П. БЕРЕЖНОЙ

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства
центральных районов нечерноземной полосы, Москва

В настоящее время к числу эффективных методов селекции растений можно отнести и метод создания исходного материала путем воздействия ионизирующих излучений на семена и растения.

До недавнего времени предпринимались лишь отдельные попытки использовать ионизирующие излучения с целью получения новых форм растений для селекционной работы. Новый метод был признан после успешного проведения некоторых работ, главными из которых были работы шведских генетиков и селекционеров.

В настоящее время в некоторых зарубежных странах, и в частности в Швеции, где работы возглавляет О. Густафссон, методом радиационной селекции получено несколько хозяйственно-перспективных форм у ячменя, пшеницы, овса. Среди них наибольший интерес представляют формы, неполегающие, устойчивые к грибным заболеваниям, с повышенным содержанием белка и с другими хозяйственно-ценными признаками и свойствами.

В Советском Союзе за последние годы в результате применения ионизирующих излучений получены интересные хозяйственно-перспективные формы у озимой и яровой пшеницы, томатов, картофеля, сои и других сельскохозяйственных культур [5—8].

Опыты ряда исследователей показывают, что воздействие ионизирующих излучений на растения гибридного происхождения значительно увеличивает частоту и спектр мутаций по сравнению с растениями чистых линий [10, 12].

Большое влияние на получение мутаций у растений оказывает полиплоидия. Сравнивая мутации у овса и пшеницы, Л. Стадлер еще в 1929 г. показал, что количество полученных мутаций обратно пропорционально плоидности [13]. Однако были проведены и другие исследования [1, 12], которые показывают, что частота мутаций у полиплоидов нередко даже выше, чем у диплоидов. В этом случае необходимо иметь в виду происхождение полиплоидов, т. е. получены ли они от увеличения количества хромосом одного и того же основного гаплоидного набора (автополиплоиды) или же они возникли в результате гибридизации (аллополиплоиды), а также учитываемый тип мутаций.

В задачу настоящего исследования входило, с одной стороны, изучение мутагенеза у неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов, с тем чтобы использовать полученные мутанты в качестве исходного материала для выведения зимостойких, высокоурожайных и высокобелковых сортов озимой пшеницы, а с другой — сравнительное изучение мутагенного эффекта и дозировок быстрых нейтронов и γ -лучей.

В качестве исходного материала были взяты константные промежуточные пшенично-пырейные гибриды (ПППГ) М-2, М-164 и № 45 с $2n = 56$ хромосом в соматических клетках, полученные в Лаборатории пшенично-пырейных гибридов Научно-исследовательского института сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы (ст. Немчиновка).

Известно, что в результате гибридизации пшеницы с пыреем в третьем и четвертом поколениях наряду с другими формами получают константные пшенично-пырейные гибриды с промежуточным типом колоса.

Промежуточные пшенично-пырейные гибриды в своих соматических клетках имеют 56 хромосом. Наличие хромосомно-сбалансированных форм с $2n = 56$ подтверждает, что они имеют не только пшеничные, но и пырейные хромосомы, а следовательно, и признаки и свойства пшеницы и пырея.

Эти константные формы гибридов обладают высокой устойчивостью к низким температурам (морозостойкостью) и к грибным болезням (мучнистая роса, ржавчина, твердая и пыльная головня). В зерне этих гибридов содержится 20—25% белка против 13—14% у обычных пшениц нечерноземной зоны. Они имеют крупный колос и большое число цветков в колоске. Следовательно, эти гибриды могут иметь большую продуктивность.

Однако сравнительно мелкое зерно (вес 1000 зерен 22—35 г), открытое цветение (как у пырея), недостаточно высокая жизнеспособность пыльцы и другие причины, приводящие к череззернице, резко снижают урожайность. Ясно, что эти формы не могут конкурировать с высокоурожайными пшенично-пырейными гибридами с 42 хромосомами, такими, как № 1, 186, 599 и другими, а следовательно, и не могут быть рекомендованы в производство.

Однако ввиду того, что низкоурожайные ПППГ обладают хозяйственно-полезными признаками и ценными биологическими свойствами, они представляют большой интерес как исходный материал для гибридизации с пшеницей и для радиоселекции.

В 1961 г. воздушно-сухие семена константных промежуточных пшенично-пырейных гибридов М-2, М-164 и № 45 подвергались острому облучению быстрыми нейтронами в горизонтальном канале реактора ИРТ-1000 в смешанном потоке быстрых нейтронов и γ -лучей в дозах 250 и 500 рад.

Кроме того, в том же году на γ -поле производилось хроническое облучение растений константного ПППГ М-2 γ -лучами Co^{60}

в течение всего вегетационного периода, а также лишь в период мейоза на разных расстояниях от источника.

Осенью 1961 г. семена с облученных на γ -поле растений и облученные быстрыми нейтронами в реакторе были высеяны непосредственно в грунт широкорядным способом.

Наблюдения за первым поколением (M_1) показали, что константные промежуточные пшенично-пырейные гибриды так же, как и пшеницы, имеют различную радиационную чувствительность. Наибольшей радиационной устойчивостью обладает гибрид М-2. На растениях M_1 в нашем опыте так же, как и по данным других исследователей, ярко выраженных морфологических изменений по всем дозам и видам облучения не наблюдалось.

Семена растений M_1 были высеяны на второе поколение (M_2) широкорядным способом. Наблюдения за ростом и развитием производились с момента появления всходов. С осени на растениях заметных изменений не было — всходы были дружными, растения развивались нормально.

Наблюдения весной показали, что все растения перезимовали хорошо. Начиная с фазы выхода в трубку у некоторых растений были отмечены изменения по мощности развития, по форме куста, окраске листовой пластинки.

В фазу колошения и созревания дополнительно были выделены растения, резко отличающиеся от исходных форм по типу, продуктивности, окраске и остистости колоса; по форме колосковой чешуи; по типу и форме зерна; по длине и толщине соломины; по устойчивости к грибным заболеваниям и т. д.

Наибольшее число измененных форм получено у константного ПППГ М-2 по всем дозам облучения как нейтронами, так и γ -лучами (табл. 1).

Все выделенные измененные растения условно разделены на восемь основных групп.

Данные, приведенные в табл. 1, показывают, что разнообразие новых форм растений и их частота зависят как от вида ионизирующих излучений, так и от дозы облучения. Наиболее широкий спектр измененных форм растений получен при облучении сухих семян быстрыми нейтронами в дозе 250 рад, а также при хроническом облучении растений на γ -поле, расположенных на расстоянии 11 и 9 м от источника Co^{60} . С увеличением дозы облучения увеличивается общее число измененных форм растений. Но при облучении растений в период мейоза этой закономерности не наблюдалось. Наибольшее число измененных форм растений было получено при хроническом облучении растений γ -лучами, меньше — при облучении γ -лучами в период мейоза и еще меньше — при облучении семян быстрыми нейтронами.

В табл. 2 приведена характеристика выделенных измененных форм растений.

Данные по одному из основных признаков — продуктивности колоса, — приведенные в табл. 2, показывают, что крайние пред-

Частота появления измененных форм растений, вызванных ионизирующей радиацией, во втором поколении константного ППГ М-2

Вид излучения и доза	Число проанализированных растений	Пшеничный тип		Крупноколосые		Эректоиды		Полустистые	
		шт.		шт.		шт.		шт.	
		%		%		%		%	
Быстрые нейтроны, 250 рад	751	2	0,3±0,2	10	1,3±0,91	2	0,3±0,2	4	0,6±0,28
» 500 рад	580	—	—	12	2,0±0,58	—	—	3	0,5±0,28
Хроническое облучение на γ-поле:									
13 м от источника	462	—	—	—	—	—	—	12	2,5±0,73
11 м »	440	7	1,7±0,62	2	0,4±0,95	—	—	6	1,3±0,54
9 м »	487	2	0,5±0,32	2	0,5±0,32	10	2,0±0,63	10	2,0±0,63
Облучение в период мейоза на γ-поле:									
15 м от источника	590	—	—	11	1,8±0,55	—	—	17	2,8±0,68
13 м »	528	—	—	4	0,8±0,37	—	—	11	2,1±0,62

Продолжение табл. I

Вид излучения и доза	Число проанализированных растений	Безостые		Спельтоиды		Пырейные		Карлики		Всего	
		шт.		шт.		шт.		шт.		шт.	
		%		%		%		%		%	
Быстрые нейтроны, 250 рад	751	15	1,9±0,5	2	0,3±0,2	2	0,3±0,2	7	0,9±0,35	44	5,9±0,86
» 500 рад	580	6	1,0±0,41	—	—	—	—	17	3,0±0,7	38	6,5±1,02
Хроническое облучение на γ-поле:											
13 м от источника	462	8	1,8±0,62	—	—	3	0,6±0,36	—	—	23	4,9±1,00
11 м »	440	3	0,7±0,4	1	0,2±0,67	4	1,0±0,47	12	2,6±0,61	35	7,9±1,28
9 м »	487	5	1,0±0,45	—	—	5	1,0±0,45	41	8,4±1,26	75	15,4±1,70
Облучение в период мейоза на γ-поле:											
15 м от источника	590	17	2,8±0,68	1	0,2±0,17	6	1,1±0,42	13	2,3±0,62	65	11,0±1,29
13 м »	528	29	5,4±0,98	—	—	2	0,4±0,26	6	1,2±0,47	52	9,9±1,30

Характеристика измененных форм

Группы растений	Высота расте- ний, см	Общая кустис- тость	Длина коло- са, см	Число колос- ков в колосе	Число зерен в колосе	Число зерен на растение
Пшеничного типа	122—134	22—30	15—21	20—22	11—58	340—703
Крупноколосые продук- тивные	118—130	10—37	18—23	20—24	50—72	90—1075
Эректоиды	66—92	3—6	9—14	14—20	15—43	26—82
Полуостистые	97—136	4—31	12—20	16—22	10—62	40—723
Безостые	110—155	2—16	11—19	14—24	4—47	11—395
Спельтоиды	88—134	2—25	9—20	14—24	5—60	8—582
Пырейного типа	75—115	2—9	5—18	10—20	3—25	9—298
Карлики	15—35	5—50	4—9	6—12	—	—
Исходная форма ПППГ М-2	120—135	4—15	14—17	17—20	23—37	44—293

ставители групп растений с пшеничным типом колоса, крупноколосых продуктивных, полуостистых и спельтоидов резко превосходят исходную форму по этому показателю. Так, если у исходного ПППГ М-2 число зерен на один колос составляет 37, то у крайних растений перечисленных групп в одном колосе содержится 58—62 и даже 72 зерна.

Остальные признаки и свойства выделенных измененных растений приводятся в описании по группам.

I группа — растения с пшеничным типом колоса (рис. 1, 2): продуктивность колоса разная (от высокой до низкой), зерно пшеничного типа, стекловидное; растения обладают высокой кустистостью; соломина толстая; высота растений на уровне исходной формы; растения устойчивы к грибным болезням.

II группа — растения с продуктивным, рыхлым, крупным, остистым белым и красным колосом, типа исходной формы (рис. 3); обмолот зерна трудный; тип и форма зерна, как у исходных растений; соломина толстая, прочная, несколько короче исходной формы; листья широкие, длинные, темно-зеленые, грубые; растения устойчивы к грибным болезням.

III группа — эректоиды: растения с плотным, прямостоячим, полупшеничного типа колосом разной продуктивности; зерно эректоидного типа, стекловидное; соломина короткая, толстая; листья широкие, длинные, темно-зеленые; растения устойчивы к грибным болезням.

IV группа — растения с полуостистым белым и красным колосом: различаются по продуктивности, длине колоса и соломины; тип и форма зерна приближаются к исходной форме; растения устойчивы к грибным болезням.

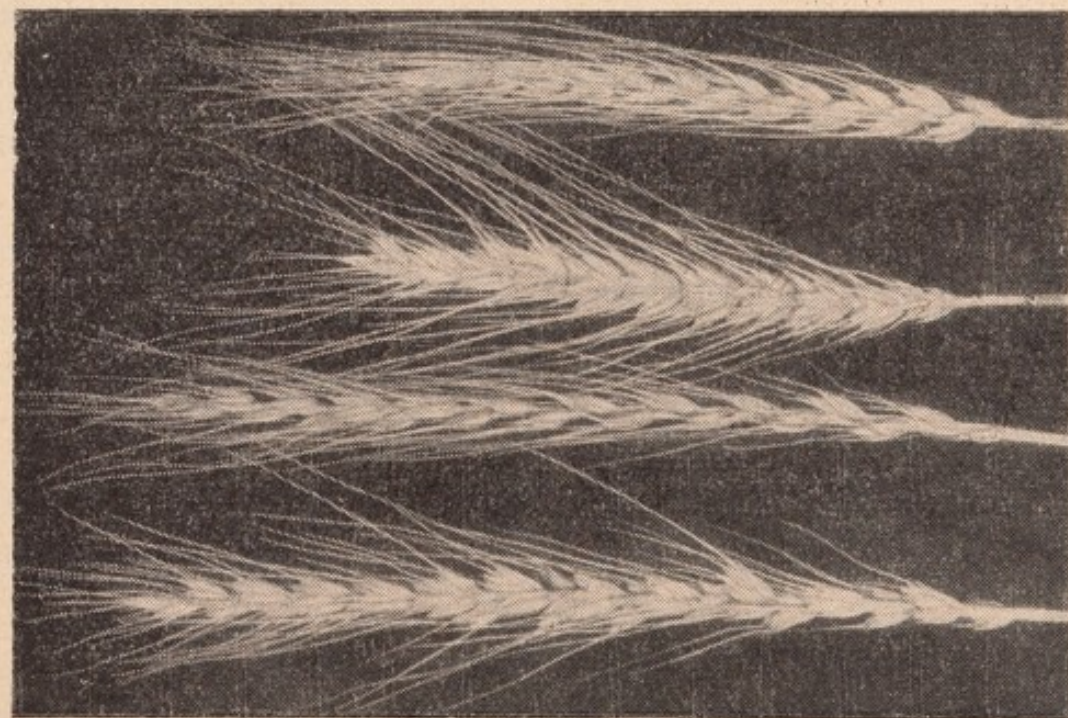
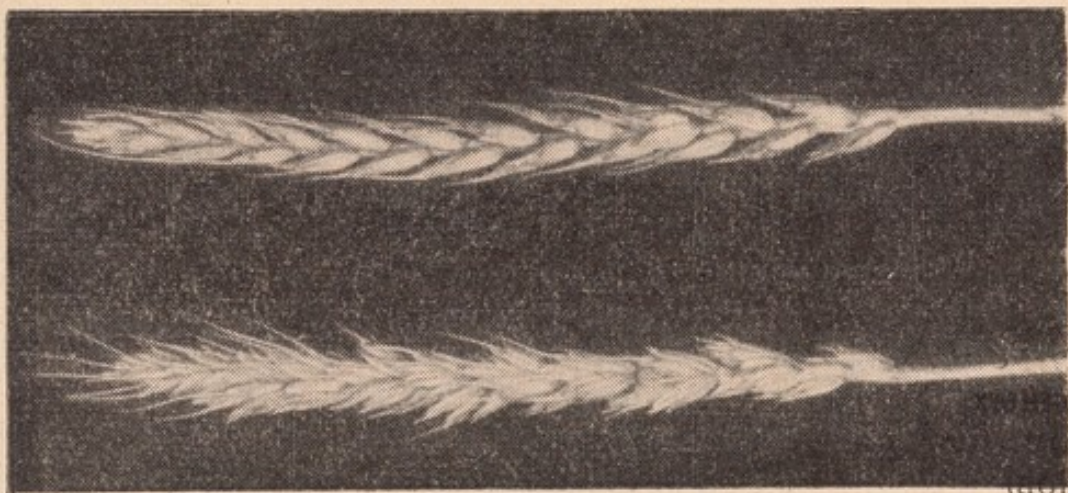


Рис. 1. Колосья исходной формы М-2 (слева) и измененная форма с пшеничным типом колоса (справа).



Измененная форма с пшеничным безостым колосом

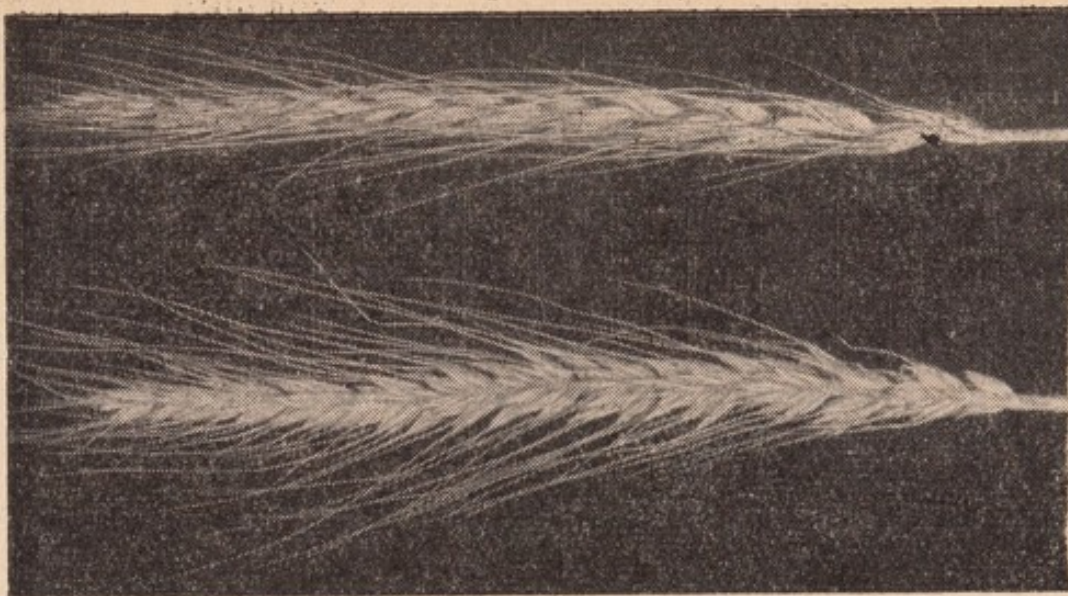


Рис. 3. Измененная форма крупноколосая, продуктивная (в колосе 72 зерна против 37 у исходной М-2).

V группа — растения с безостым белым и красным колосом: продуктивность и длина колоса на уровне исходной формы; зерно крупное, стекловидное; соломина длиннее исходной формы на 20—25 см, толстая, прочная; листья грубые, темно-зеленые; растения устойчивы к грибным болезням.

VI группа — спельтоиды: колос, как правило, низкопродуктивный, узкий, рыхлый, грубый; зерно стекловидное; растения с тонкой, непрочной соломиной, устойчивые к грибным болезням.

VII группа — растения с пырейным типом колоса: колос мелкий, рыхлый, тонкий, типа пырея, с низкой продуктивностью; соломина очень тонкая, непрочная, листья узкие; растения устойчивы к грибным болезням.

VIII группа — карликовые растения (аналогичные тем, которые получают при гибридизации пшеницы с пыреем): низкорослые (высота 15—35 см), непрерывно кустятся, иногда выколашиваются; колос мелкий, стерильный; соломина очень тонкая, непрочная.

Из описанных групп растений наибольший интерес для селекционной работы представляют растения с пшеничным типом колоса, высокопродуктивные крупноколосые и эректоиды. Растения этих групп в отличие от исходной формы обладают высокой устойчивостью к болезням, имеют прочную и сравнительно низкорослую, устойчивую к полеганию соломину, продуктивный колос, крупное стекловидное зерно пшеничного типа.

Таким образом, облучение семян и растений константных промежуточных пшенично-пырейных гибридов, имеющих $2n = 56$ хромосом, быстрыми нейтронами и γ -лучами вызывают образование новых форм растений. По данным анализа, многие из них могут служить хорошим исходным материалом для дальнейшей селекционной работы.

В заключение необходимо отметить, что воздействием ионизирующих излучений на ПППГ удалось получить формы растений с пшеничным и промежуточным типом колоса и резко повышенной плодовитостью по сравнению с исходными растениями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Батикян Г. Г. «Соц. растениеводство», 1 (1936).
2. Делоне Л. Н. «Селекция и семеноводство», 4, 23 (1957).
3. Делоне Н. Л., Хвостова В. В. «Вест. с.-х. науки», 5, 124 (1957).
4. Дубинин Н. П. «Ботан. ж.», 42, 3 (1957).
5. Кулик М. И. «Радиобиология», 1, 624 (1961).
6. Можяева В. С. Там же, стр. 604.
7. Хвостова В. В. и др. В кн. «Радиоактивные изотопы и ядерные излучения в народном хозяйстве СССР». М., Гостехиздат, 1961, стр. 114.
8. Шкварников П. К., Черный И. В. «Радиобиология», 1, 296 (1961).
9. Gustafsson A. Hereditas, 27, 1 (1941).
10. Gustafsson A. Hereditas, 33, 1 (1947).
11. Gustafsson A. Acta agric. scand., 4, 361 (1954).
12. McKey J. Там же, стр. 549.
13. Stadler L. J. Proc. Nat. Sci., 12, 876 (1929).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ В СЕЛЕКЦИОННОЙ РАБОТЕ С ОТДАЛЕННЫМИ ГИБРИДАМИ ПШЕНИЦЫ

В. М. ШЕПЕЛЕВ

Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск

При помощи ионизирующих излучений у нас и за рубежом у пшеницы получено несколько хозяйственно-ценных мутантов, отличающихся от исходных форм прочностью соломы (эректоиды), раннеспелостью и другими полезными признаками [1—3, 12—14].

Публикации по использованию ионизирующих излучений и других мутагенов для улучшения хозяйственной ценности пшенично-пырейных гибридов касаются лишь гибридов пшеничного типа [4—9]. Путем облучения семян озимого «Пшенично-пырейного гибрида 186» (ППГ-186) γ -лучами В. С. Можаяева получила большое разнообразие измененных форм, в том числе устойчивые к полеганию высокоурожайные эректоиды. ППГ-186 относится к группе недостаточно зимостойких гибридов пшеничного типа.

В условиях Западной Сибири многочисленные поиски зимостойких форм озимой пшеницы окончились неудачей. Видимо, одной из главных причин является то, что исследования проводились преимущественно на мягкой пшенице, амплитуда наследственной изменчивости которой по зимостойкости не выходит за пределы ряда *Triticum*. Вместе с тем среди представителей этого рода, насколько нам известно, отсутствуют формы, способные ежегодно зимовать в условиях сурового климата Сибири.

Исследования в лаборатории генетических основ селекции растений Института цитологии и генетики СО АН СССР в условиях полевых опытов 1959—1963 гг. позволили нам выделить формы, более зимостойкие, чем стандартные сорта озимой пшеницы «Ульяновка» и «Лютесценс 329». К числу наиболее зимостойких относятся пшенично-ржаные амфидиплоиды В. Е. Писарева 31АД72 и Н34АД. В среднем за 3 года (1959—1962 гг.) в результате перезимовки у этих амфидиплоидов сохранилось на 31 и 25% растений больше, чем у стандарта (табл. 1).

Но амфидиплоиды недостаточно плодovиты, поэтому используются лишь как исходный материал для селекции пшениц.

Как и пшенично-ржаные амфидиплоиды, большой интерес для селекции представляют промежуточные пшенично-пырейные гибриды (ПППГ). Заслуживают внимания константные ПППГ с 56 хромосомами, характеризующиеся высоким содержанием

Таблица 1

Перезимовка некоторых озимых пшенично-ржаных амфидиплоидов (в %)

Наименование сортов	1959/60 (средне- суровая зима)	1960/61 (суровая зима)	1961/62 (мягкая зима)	В среднем за 3 года
Стандарт — озимая пшеница «Ульяновка»	55	10	75	47
Озимый пшенично-ржаной амфидиплоид 31АД72	71	69	98	78
Озимый пшенично-ржаной амфидиплоид Н34АД	85	35	95	72

белка в зерне (от 13—14% до 19—25%), устойчивостью к грибным болезням и другими особенностями. Эти формы относятся к «дополненным» гибридам, так как содержат 42 хромосомы пшеницы и 14 хромосом пырея [10], представляют собой неполные амфидиплоиды, но вследствие нарушений мейоза [11] имеют пониженную плодовитость. Вместе с тем имеются формы и с высокой фертильностью (линии № 829, 822, 891, 845 и другие, созданные Г. Д. Лапченко). Однако они обладают такими отрицательными свойствами, как рыхлый промежуточный пырейно-пшеничный колос, плохая обмолачиваемость и слабая, склонная к полеганию соломина.

Учитывая положительный опыт использования ионизирующей радиации в селекции пшеницы и, в частности, ППГ-186, мы поставили небольшой эксперимент с целью выяснить возможность получения у промежуточных ППГ устойчивых к полеганию форм путем использования ионизирующих излучений. Для этого использовались γ -лучи Co^{60} . Облучению на установке Института биофизики АН СССР подвергались воздушно-сухие семена в дозах 10, 15 и 20 кр (мощность дозы 650 р/мин).

Было взято 48 линий ПППГ, созданных Г. Д. Лапченко в Институте сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы. Облучавшиеся семена трех линий (№ 822, 824 и 825) представляли собой шестое поколение от скрещивания многолетних пшениц М-164 и М-2 с последующим однократным самоопылением и четырехкратным опылением внутри гибридной популяции. Линия № 827 — шестое поколение рецiproкного аналога линий № 822, 824 и 825. Эти, а также другие ПППГ характеризуются иммунитетом к грибным болезням, зимостойкостью, но плохо обмолачиваются и склонны к полеганию.

Посев облученных семян проводился осенью 1959 г. и весной 1960 г. на экспериментальном участке Института цитологии и генетики СО АН СССР (близ Новосибирска).

В первый год опыта (поколение M_1) наблюдалось снижение всхожести и жизнеспособности проростков. Растения, выращен-

Таблица 2

Основные типы новообразований у промежуточных пшенично-пырейных гибридов после воздействия γ -лучами (M_2 , M_3)

Типы изменений	Линии ПППГ имеющие соответствующие новообразования							
	M-2	822	825	874	M-2	822	827	832
	M_2				M_3			
Эректоиды	—	+	—	+	—	+	—	+
Скверхеды с прочным неполегающим стеблем	—	—	—	+	—	+	+	—
Позднеспелые формы	—	—	—	+	—	—	—	—
Раннеспелые	—	—	+	+	—	—	—	—
Остистые в безостых линиях	—	—	—	—	—	+	—	—
Пырейно-пшеничный тип . . .	—	—	—	—	+	+	—	—
Формы пшеничного типа . . .	+	—	—	—	—	+	—	—

ные из облученных семян, особенно после облучения в дозах 20 и 15 кр, испытывали заметное угнетение. Среди них появлялись альбиносы, растения с недоразвитыми уродливыми колосьями, которые, как правило, оказывались стерильными или погибали при перезимовке.

В M_2 среди растений линии № 822 в 1962 г. и в M_3 среди растений линии № 827 в 1963 г. были отобраны формы с укороченным неполегающим стеблем: эректоиды и скверхеды, а внутри линий № 825 и 874 выделены раннеспелые формы.

Среди растений линий M-2 и № 822 в третьем поколении появились новообразования, отклоняющиеся в сторону растений пырейного типа (табл. 2). Часто наблюдалось появление ветвистых колосьев, однако последние были обнаружены у ПППГ и без облучения.

Что касается эректоидов и скверхедов с укороченным неполегающим стеблем, то как среди контрольных растений соответствующих номеров, так и вообще в посевах пшенично-пырейных гибридов промежуточной группы такие формы без облучения никогда не встречались.

Нам не удалось с достаточной точностью определить частоту возникновения тех или иных новообразований в каждой из линий, так как во время зимовки большинство растений M_1 погибло, и в M_3 по каждой из указанных линий сохранилось лишь от 5 до 39 семей. Поэтому мы располагаем лишь ориентировочными сведениями о мутабельности ПППГ — у 8 (16,6%) из 48 облученных линий были обнаружены новообразования. Такие ценные формы, как эректоиды и скверхеды, с прочным неполегающим стеблем возникли соответственно в четырех (8,4%) и трех (6,3%) линиях (см. табл. 2).

Однако важен самый факт получения устойчивых к полеганию форм — эректоидов и скверхедов — из зимостойких, но склонных к полеганию ПППГ.

Таким образом, путем искусственного получения мутаций можно добиться улучшения таких ценных исходных форм, как озимые константно-промежуточные пшенично-пырейные гибриды.

Следовательно, использование в селекции отдаленных гибридов γ -лучей и других мутагенов создает новые возможности в получении хозяйственно-ценных форм озимых пшениц.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шкварников П. К., Черный И. В. «Радиобиология», 1, 296 (1961).
2. Шкварников П. К., Черный И. В. Там же, стр. 499.
3. Шкварников П. К., Черный И. В. «Изв. СО АН СССР», № 10, 100 (1962).
4. Можаяева В. С. «Селекция и семеноводство», № 3, 43 (1961).
5. Можаяева В. С. «Радиобиология», 1, 604 (1961).
6. Можаяева В. С. Тезисы Моск. конференции молодых ученых-биологов. Изд. МГУ, 1962, стр. 16.
7. Эйгес Н. С., Валева С. А. «Радиобиология», 1, 304 (1961).
8. Сюй Чень-мань, Хвостова В. В. «Радиобиология», 2, 926 (1962).
9. Эйгес Н. С. Тезисы Моск. конференции молодых ученых-биологов. Изд. МГУ, 1962, стр. 26.
10. Хвостова В. В. и др. «Изв. СО АН СССР, Сер. биол. и мед.», № 1, 76—78 (1963).
11. Хвостова В. В., Праведникова Г. Л. «Докл. АН СССР», 139, 215 (1961).
12. Gustafsson A., Tedin O. Acta agric. scand., 4, 633 (1954).
13. Gustafsson A. Hereditas, 33, 1 (1954).
14. Mc Key J. Brookhaven symposia in Biology, 9, Genetics in Plant breeding, 141, 1956.

ОБЛУЧЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ КАК МЕТОД ПОЛУЧЕНИЯ НОВОГО ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ КУКУРУЗЫ

В. Н. ЛЫСИКОВ

Кишиневский сельскохозяйственный институт им. М. В. Фрунзе

В Советском Союзе в настоящее время широко развернуты работы по мирному использованию атомной энергии. Громадные успехи ядерной физики сделали возможным широкое применение различных источников ионизирующих излучений в биологии, медицине и сельском хозяйстве. И теперь атомная энергия становится настоящим помощником генетика и селекционера, а ее методы делаются все более разнообразными и действенными.

Впервые в СССР было начато изучение возможностей применения искусственных мутаций, получаемых под влиянием ионизирующих излучений, на Харьковской селекционной станции в 1927 г. проф. Л. Н. Делоне. Аналогичные работы по изучению рентгеномутаций как источника новых сортов сельхозрастений проводились начиная с 1928 г. на Одесской селекционной станции А. А. Сапегиним.

В 1933 г. И. В. Мичурин обратил внимание своего помощника И. С. Горшкова на необходимость начать работы по выявлению и использованию искусственных мутаций.

С целью изучить возможность создания обширного исходного материала для селекции кукурузы кафедрой селекции и семеноводства полевых культур и лабораторией радиобиологии Кишиневского сельскохозяйственного института им. М. В. Фрунзе по инициативе проф. А. Е. Коварского в 1955 г. было начато облучение селекционного материала кукурузы.

Было решено подвергнуть облучению еще недозревшую пыльцу, находящуюся в пыльниках, за несколько дней до ее окончательного созревания. При этом мы исходили из того предположения, что при возникновении мутаций в пыльце она будет передана всем клеткам молодого организма, сформировавшегося из зиготы, полученной при оплодотворении яйцеклетки, облученной пыльцой. И во втором и третьем поколениях мы надеялись получить значительно больший процент мутаций, чем при облучении семян.

В 1955—1957 гг. нами были поставлены опыты в питомнике получения самоопыленных линий второго цикла из американских гибридов совместно со старшим научным сотрудником экспериментально-селекционной базы КСХИ Ф. Д. Коган.

Трудность работы на первом этапе заключалась в том, что не было данных, каким видом ионизирующих излучений, в какой дозе, на каком этапе развития надо действовать на растение, чтобы получить в большом количестве ценные мутации. И если по облучению семян кукурузы имелись уже определенные сведения, по облучению ее пыльцы данных было мало.

Работа проводилась при самоопылении растений кукурузы. Для этого с предварительно заэтикетированных растений за 4—6 дней до созревания пыльников срезались метелки. На них надевались пергаментные изоляторы и они ставились в сосуд с водой. Затем дистанционно на уровне средней части метелки опускалась ампула с γ -излучателем — металлическим радиоактивным железом Fe^{59} .

Облученные таким образом в течение 1,5—3 суток метелки кукурузы получали дозу γ -излучений в пределах 1,5—2,5 кр. После облучения с метелок собирали пыльцу, которая и наносилась на рыльце своих же растений. Вся последующая работа проводилась, как с обычным необлученным линейным материалом кукурузы.

Хотя в потомстве не было выделено каких-либо резко отличающихся по морфологическим признакам форм (морфологических мутаций), все же из этого материала были выделены некоторые формы (так называемые микромутации), которые обладали хорошими комбинационными качествами при скрещивании с другими линиями (Ф. Д. Коган). Поскольку они представляли интерес для практического использования, их передали в отдел селекции кукурузы экспериментально-селекционной базы КСХИ (Т. С. Чалык).

Начиная с 1958 г. нами в содружестве с Отделом биофизики Молдавского научно-исследовательского института садоводства, виноградарства и виноделия (В. С. Семин) ведется систематическая работа по изучению воздействия ионизирующих излучений на пыльцу кукурузы. Для этого используется имеющаяся в институте кобальтовая γ -пушка типа ГУП-Co-60 и небольшой полоний-бериллиевый источник нейтронов.

Поскольку пыльца кукурузы весьма удобна для облучения, так как ее можно получить сразу в большом количестве и сравнительно долго (в течение суток) хранить и перевозить, не боясь снизить ее жизнеспособность, методика облучения была изменена. Теперь облучению подвергалась свежевысыпавшаяся пыльца, которую собирали в небольшие пергаментные пакетики и посылали на облучение.

При облучении γ -лучами доза, которую получала пыльца, колебалась в пределах 4,5—5 кр. При облучении нейтронами, поскольку дозиметрия нейтронного излучения довольно сложна, точная доза каждый раз не определялась, но она колебалась в пределах от $6 \cdot 10^7$ до $6 \cdot 10^8$ нейтрон/см².

Уже во втором поколении стали появляться первые измененные формы. В третьем поколении их было больше всего. Несмотря на то, что частота их появления была сравнительно небольшой (в пределах 1%), все же она примерно в 6—10 раз превышала частоту появления естественных мутаций на тех же формах при самоопылении кукурузы.

Измененные растения в большинстве случаев не могли иметь практического значения, так как представляли собой уродливые формы, обладающие к тому же весьма пониженной жизнеспособностью и стерильностью.

Среди измененных растений мы искали экземпляры, которые можно было бы использовать для дальнейшей селекционной работы.

В 1960 г. из материала второго поколения линии ВИР-44, облученной нейтронами, были выделены две формы карликового типа, обладающие нормальной жизнеспособностью и фертильностью. Изучение выделенных карликовых форм в третьем поколении в 1961 г. показало, что вышеуказанные формы хорошо сохраняют свои специфические признаки, некоторые из них не расщепляются (например, карлик К-2, табл. 1), дают довольно выравненное потомство и хорошо плодоносят (рис. 1—4).

Эти формы привлекли наше внимание, поскольку селекционеры как Советского Союза, так и США ведут работу по созданию высокоурожайных межлинейных гибридов карликового типа не



ноу
БИС

Рис. 1. Общий вид участка карликовой кукурузы.

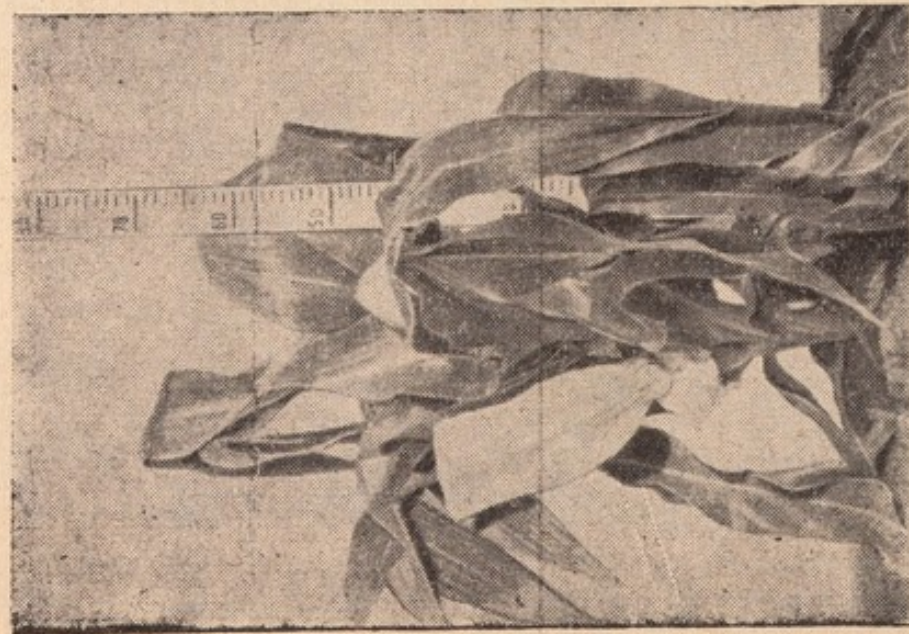


Рис. 2. Карликовая кукуруза (тип К-2), полученная облучением пыльцы нейтронами.

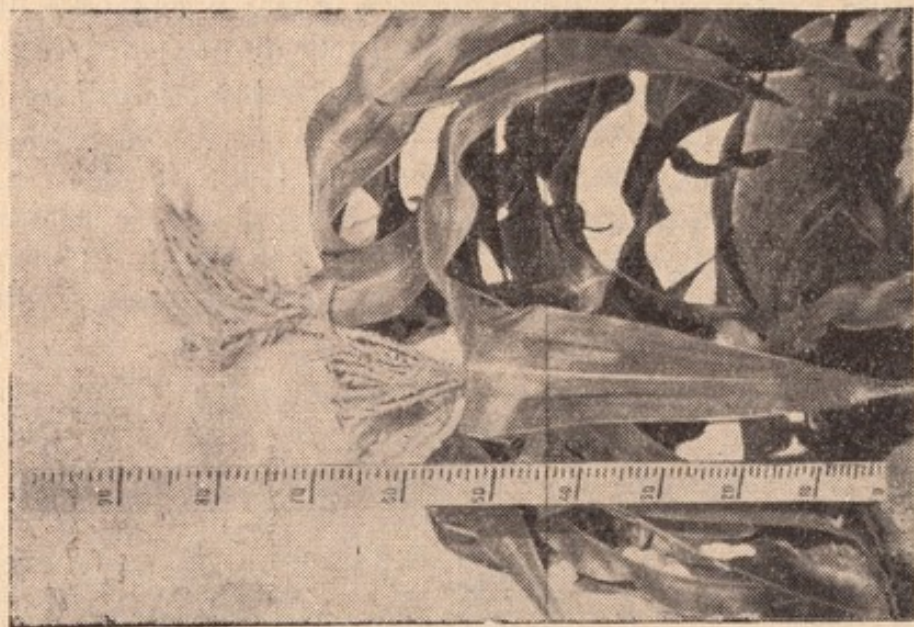


Рис. 3. Карликовая кукуруза (тип К-42), полученная облучением пыльцы на γ -установке.

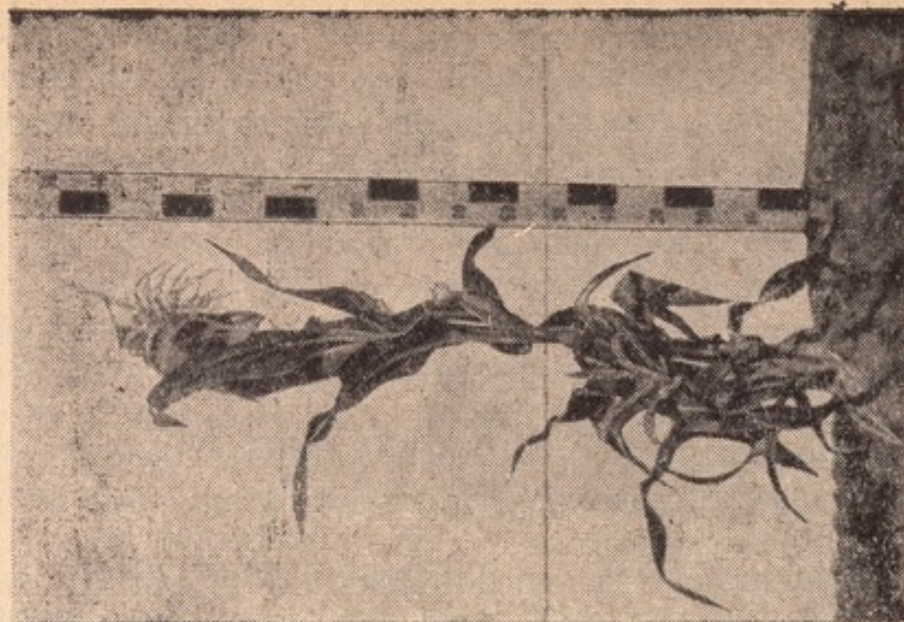


Рис. 4. Мутант — карликовая кукуруза в одном гнезде с исходной формой — обычной кукурузой типа ВІР-44.

Таблица 1

Данные о наличии карликовых растений кукурузы в опыте 1961 г.

Номер формы	Покоче- ние	Число рядов	Число растений			
			карлико- вых	свеж- карлико- вых	обычных	всего
К-1	H ₃ *	3	23	1	5	29
К-2	H ₃	3	67	3	—	70
К-3	H ₃	2	6	1	29	36
К-42	γ ₃ **	2	27	1	58	86

* Н-йтроны, третье поколение.

** Гамма-лучи, третье поколение.

только зернового, но и силосного направлений. Поскольку наши формы обладают хорошей облиственностью, небольшой высотой и хорошо плодоносят, весьма интересно испытать их комбинационную ценность.

В табл. 2 приведена краткая характеристика морфологических признаков лучших карликовых растений кукурузы.

Таблица 2

Характеристика морфологических признаков карликовых растений кукурузы в опыте 1961 г.

Номер формы	Высота растений, см	Число листьев	Число надземных узлов	Высота прикреп- ления нижнего початка, см	Число узлов до нижнего початка	Число веточек у султана
К-1	85	16	11	18	5	16
К-2	80	15	10	16	4	22
К-3	82	15	10	17	4	19
К-42	83	16	11	15	4	20
Стандарт ВИР-44	152	17	11	68	6	—

Характеристика некоторых особенностей плодоношения лучших карликовых растений кукурузы по данным 1961 г. приведена в табл. 3.

Пыльца лучших форм в этом же году была передана в Отдел селекции кукурузы Объединенной лаборатории генетики Академии наук Молдавской ССР и Селекционно-генетической станции КСХИ (Т. С. Чалык) для изучения возможности использования этих форм в ведущейся там работе по выведению высокоурожайных двойных межлинейных гибридов кукурузы карликового типа. В этом году одновременно была проделана работа (табл. 4) по дальнейшему изучению характера опыления, завязываемости зерна и изучению разных способов опыления полученных форм.

Таблица 3

Особенности плодоношения карликовых растений кукурузы в 1961 г.

Форма	Число растений					
	плодо- носящих	двухпо- чатковых	неплодо- носящих	мужского типа	пораженных пузырчатой головней	этиолиро- ванных и светло-зеле- ных
К-1	19	15	4	3	1	2
К-2	58	39	12	9	—	3
К-3	3	3	4	3	—	—
К-42	11	5	11	17	—	—

Таблица 4

Характер и объем работы по опылению карликовой кукурузы в 1961 г.

Форма	Число самоопы- лений	Число сестрин- ских скре- щиваний	Число перекрестных опылений				
			между разными формами	с ВИР-44	с ВИР-38	со сте- рильными	с новыми формами
К-1	9	7	4	—	—	—	—
К-2	23	18	12	37	10	47	4
К-3	3	1	—	—	—	—	—
К-42	2	1	8	13	19	48	—

Потомство различно опыленных початков было изучено в следу-
ющем году.

В 1962 г. была продолжена работа по изучению последующих поколений. Особое внимание было обращено на изучение карликов, ранее уже описанных, т. е. типа К-2, а также карликовых форм, впервые выделенных в этом году. Интересно отметить, что в 1962 г. был отмечен распад ранее однородного потомства карлика К-2 на несколько новых подлиний, весьма специфических по морфологическим признакам и свойствам.

В табл. 5 дана краткая характеристика основных морфологических признаков лучших подлиний кукурузы типа карлик К-2 по данным 1962 г. Все приводимые цифры представляют собой средние данные, полученные от измерения первых 10 растений подлинии.

Для сравнения в табл. 6 сведены средние данные по изучению 10 лучших карликовых растений кукурузы, полученных в результате γ -облучения в 1962 г. Эти данные свидетельствуют о наличии большого разнообразия форм карликовой кукурузы, возникших под действием ионизирующих излучений. Дальнейшее изучение их, возможно, даст ценный селекционный материал.

В этом же году для многих карликовых форм была четко установлена их рецессивность по основному интересовавшему нас

Таблица 5

Краткая характеристика лучших подлинных карликовой кукурузы (тип К-2), полученной от воздействия нейтронов (H_1) в опыте 1962 г.

Номер подлинной	Высота растений, см	Высота прикреплений первого початка, см	Длина метелки, см	Длина нижней веточки метелки, см	Число веточек в метелке	Число листьев	Ширина листа, см	Число междоузлий	Число междоузлий до первого початка
35	84,0	18,0	30,2	12,9	26,0	8,5	9,6	6,4	2,4
36	74,5	15,0	25,4	16,8	19,0	10,0	10,1	7,7	2,1
37	70,5	13,5	30,4	18,5	16,2	8,7	8,9	6,0	2,5
38	73,9	15,5	27,3	15,0	16,4	9,6	8,5	7,0	3,1
49	72,8	13,0	30,8	18,8	16,5	9,2	9,3	6,8	2,4
53	82,6	10,5	29,3	19,4	18,3	8,6	8,3	6,7	2,0
55	71,6	14,6	24,2	15,6	17,9	9,0	8,5	7,5	2,2
56	73,8	11,5	24,7	12,7	19,9	8,1	7,8	7,1	1,8
Стандарт ВПР-44	163,1	52,3	31,9	18,3	16,5	11,1	9,1	11,0	—

Таблица 6

Краткая характеристика лучших подлинных карликовой кукурузы, полученных в результате γ -облучения в опыте 1962 г.

Номер яруса	Номер подлинной	Высота растений, см	Высота прикреплений первого початка, см	Длина метелки, см	Длина нижней веточки метелки, см	Число веточек в метелке	Число листьев	Ширина листа, см	Число междоузлий	Число междоузлий до первого початка
9	12	64,8	13,4	25,8	17,1	13,7	8,9	7,8	6,8	2,5
	30	74,5	14,0	23,1	17,4	11,9	9,7	8,3	7,2	2,6
	55	75,9	20,2	27,8	13,0	20,1	8,8	10,0	6,8	2,9
	62	81,7	21,0	23,1	15,8	21,2	10,0	8,7	7,5	3,1
	63	86,8	25,0	28,6	17,0	22,6	9,5	10,8	7,3	3,4
	77	82,6	17,3	23,1	16,0	17,4	8,6	7,5	6,6	2,7
	78	86,0	20,0	26,6	14,0	19,0	8,9	7,7	6,5	2,7
10	17	123,2	34,5	30,8	15,0	17,0	10,2	9,5	8,8	3,7
	30	69,0	9,7	24,3	14,1	13,5	10,0	7,9	7,4	2,6
	34	81,4	16,4	25,3	16,3	16,4	9,3	8,8	7,1	3,3
Стандарт ВПР-44		163,1	52,3	31,9	18,3	16,5	11,1	9,1	11,0	—

признаку. Отдельные формы давали до 50% карликовых растений при скрещивании с обычными, высокорослыми формами, т. е. карликовость в этих случаях была доминантной.

Кроме карликовых форм следует отметить выделенные в 1962 г. из материала, полученного после облучения растений на γ -установке, еще два весьма своеобразных новообразования.

1) зеброидная форма типа «Аеджеп» со специфичной полосатой желто-зеленой окраской листа (рис. 5) и 2) дикая кукуруза,



Рис. 5. Зеброидная кукуруза — мутация типа «Аеджеп», полученная облучением пыльцы на γ -пушке.



Рис. 6. Дикая кукуруза — мутация типа «Корнграсс» с отмытой корневой системой (получена при облучении пыльцы на γ -пушке).

несколько напоминающая тип «Корнграсс» (рис. 6). Дикая кукуруза похожа на сорняк и напоминает куриное просо *Panicum crus Gallii*; она не имеет мужских генеративных органов, поэтому была опылена культурной кукурузой и завязала около 50 нормальных зерен. Эта форма весьма интересна как своеобразный возврат к предкам типа «Коикс» и пример получения сильно измененной формы.

Изучение новообразований в 1963 г. показало, что зеброидная кукуруза оказалась совершенно нежизнеспособной формой (всходы ее вскоре прекратили рост и засохли), а дикая кукуруза, вернее гибриды, полученные от скрещивания мутанта с культурной кукурузой, дали большое разнообразие.

Встречались растения, у которых в разной степени сочетались признаки обоих родителей. Чаще всего мы наблюдали формы, имеющие центральный стебель типа культурной кукурузы и боковые типа «Коикс».

Поскольку в 1962 г. было отмечено расщепление ранее выделенных линий карликовой кукурузы, в 1963 г. продолжалось их изучение с целью выделения наиболее константных по основным биоморфологическим признакам подлиний. Кроме того, была поставлена задача — изучить их хозяйственно-ценные свойства. Так, например, в этом году впервые изучалась (правда, на срав-

Краткая характеристика лучших подлиний карликовой кукурузы, полученных под воздействием нейтронов (H_3) в опыте 1963 г. (потомство типа К-2)

Номер делянки	Число растений на делянке	Число початков на делянке	Урожай почат- ков с делянки, кг	Вегетационный период, дни	Глазмерная оценка выга- вненности	Высота растений, см	Высота прикре- пления початка, см	Число листьев	Число узлов	Длина метелки, см
646	40	36	5,3	110	4	82	45	15	10	20
635	40	46	5,0	108	3	72	34	14	9	24
743	40	52	4,1	113	4	85	32	14	9	26
607	40	45	4,0	103	5+	65	35	16	11	24
620	36	36	3,7	108	5+	63	32	15	10	21
628	40	38	3,3	113	5+	84	37	16	11	24
615	39	41	3,2	108	5+	67	34	15	10	20
612	38	34	3,2	108	5+	76	36	15	10	28
754	40	29	3,2	111	4+	81	29	12	7	30
787	32	39	3,2	115	4	87	40	13	8	27
Стандарт ВИР-44	37	32	4,5	100	5	170	78	17	11	35

нительно небольших делянках) урожайность подлиний при свободном их опылении.

По признаку урожайности выделенные подлинии карликовой кукурузы весьма сильно различались между собой. Отдельные линии, обладающие некоторыми ценными морфологическими признаками, имели очень низкую урожайность (10—15 ц/га). Другие в тех же условиях дали урожай 50—53 ц/га (табл. 7). Судя по данным этой таблицы, продолжительность вегетационного периода колебалась в больших пределах (от 103 до 118 дней), хотя длина вегетационного периода у большинства форм составляла 108 дней. Наблюдалась изменчивость и по высоте растений; число листьев и узлов на растениях было менее изменчиво.

В табл. 8 приведена краткая характеристика лучших подлиний карликовой кукурузы пятого семенного поколения (1963 г.).

Накопленный нами опыт работы по воздействию ионизирующих излучений на пыльцу кукурузы и опубликованные в последнее время результаты исследований позволяют сделать вывод, что наилучшие результаты можно получить при воздействии на пыльцу в так называемый критический период развития. Таким критическим периодом для пыльцы кукурузы являются последние 4—6 дней до окончательного ее созревания (высыпания из пыльников), когда мейоз уже прошел. Это важно потому, что при облучении кукурузы в период мейоза пыльца очень сильно повреждается и резко уменьшается число завязавшихся семян.

Краткая характеристика лучших подлиний карликовой кукурузы, полученных в результате γ -облучения (γ_b), данные 1963 г.

Номер делянки	Число растений на делянке	Число початков на делянке	Урожай почат- ков с делянки, кг	Вегетационный период, дни	Глазомерная оценка вырав- ненности	Высота растений, см	Высота прикре- пления початка, см	Число листьев	Число узлов	Длина метелки, см
1005	40	44	40,0	108	5+	90	65	14	9	24
1064	40	49	35,0	107	4	79	43	15	10	27
1057	40	45	31,0	107	3	92	42	14	9	25
1051	38	36	31,0	106	4+	88	36	14	9	26
1004	38	32	29,0	108	4	75	51	14	9	21
1028	38	32	29,0	108	5	80	49	14	9	24
1054	38	38	29,0	110	4	87	39	14	9	23
1032	40	34	22,0	107	4	82	37	15	10	25
1035	38	25	19,0	105	4	81	38	14	9	20
Стандарт ВИР-44	37	32	4,5	100	5	170	78	17	11	35

Используемая для облучения оптимальная доза γ -лучей в этот период составляет 1,2—1,5 кр за 2—4 ч работы γ -пушки.

В последние годы мы поставили цель — получать не столько ясно выраженные морфологические мутации (сильно измененные формы), сколько морфологически мало заметные физиологические, или так называемые микромутации, отличающиеся повышенной фертильностью и жизнеспособностью и поэтому более перспективные для практического использования.

В 1961 г. начато изучение воздействия на мужские генеративные органы кукурузы (пыльцу) не только таких жестких потоков, как γ -лучи, или таких плотных, как нейтроны, но и более мягких — β -излучений изотопов фосфора P^{32} и серы S^{35} , а также ударной ионизации отрицательных аэроионов кислорода воздуха. Для этого нами совместно с В. И. Мачулан был сконструирован специальный лабораторный аэроионизатор, работающий по электроэффлювальному методу и обеспечивающий «статический ветерок» примерно в $3 \cdot 10^7$ отрицательных аэроионов на 1 см^3 воздуха.

В последнее время совместно с Отделом генетики растений Академии наук Молдавской ССР нами начато также изучение одновременного действия химических соединений и ионизирующих излучений и уже получены интересные результаты.

На основе полученных данных можно сделать вывод о перспективности применения ионизирующих излучений для получения ценных искусственных мутаций, которые увеличат исходный материал, используемый для селекции кукурузы.

ПОЛУЧЕНИЕ ЦЕННОГО ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА В СЕЛЕКЦИОННОЙ РАБОТЕ ПРИ ПОМОЩИ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ

Г. А. ДЕБЕЛЫЙ

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства
центральных районов нечерноземной полосы, Москва

Наряду с обычными методами создания исходного материала для селекции путем межсортовой и отдаленной гибридизации, индивидуального отбора и других методов в последние годы получил распространение способ искусственного выведения ценных исходных форм — мутантов с помощью ионизирующих излучений.

Из литературных источников известно о получении ценных исходных форм гороха с новыми полезными биологическими свойствами путем воздействия на семена и растения γ -лучами, тепловыми нейтронами и другими видами излучений [1—3].

В Швеции после облучения увлажненных семян гороха сорта «Клостер» рентгеновскими лучами выделены во втором поколении жизнеспособные продуктивные и штамбовые формы. Одно из жизнеспособных продуктивных растений явилось родоначальником рыночного сорта гороха «Строль», который испытывается и на сортоучастках нашей страны.

Этим же методом в Швеции получена ценная форма кормового гороха из исходного сорта «Парвус». Успешно используют этот метод и в нашей стране для выведения новых ценных сортов различных культур [2, 4, 5].

С 1957 г. Лаборатория зернобобовых Научно-исследовательского института сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы изучает мутагенную эффективность быстрых и тепловых нейтронов, а также γ -лучей при облучении сухих семян гороха. В работе преследовалась цель получить в потомстве облученных семян практически ценные формы растений, отклоняющиеся от исходных по продуктивности, вегетационному периоду, устойчивости к грибным заболеваниям и по другим полезным хозяйственным и биологическим признакам.

Сухие семена гороха облучали тепловыми нейтронами в дозах от $1,5 \cdot 10^{11}$ до $5 \cdot 10^{12}$ нейтрон/см², быстрыми нейтронами в дозах 300 и 600 рад, γ -лучами в дозах 5, 7 и 10 кр.

Быстрыми нейтронами и γ -лучами облучали семена районированных сортов гороха: желтозерного «Капитал», зеленозерного «Московский 572» и перспективного гибридного сорта селекции института «Немчиновский 51» (рис. 1). Тепловыми нейтронами

обрабатывали семена гороха сортов «Московский 572» и «Немчиновский 51».

В 1960 г. в Лаборатории были получены и посеяны семена с растений гороха сорта «Капитал» и пелюшки, выросших на γ -поле под постоянным воздействием γ -лучей. В зависимости от расстояния до источника излучения дозы облучения колебались от 25 р до 7 кр за весь вегетационный период.

Различные сорта гороха по-разному реагировали на воздействие физических факторов и доз облучения; поражаемость, выживаемость и мутабельность сортов были различны.

Гибридный сорт «Немчиновский 51» дал наибольший процент измененных форм по сравнению с давно выведенными сортами «Капитал» и «Московский 572». Больше всего измененных форм получено у сортов «Немчиновский 51» и «Московский 572» при воздействии на семена гороха тепловыми нейтронами и γ -лучами, наименьшее — при обработке быстрыми нейтронами.

У гороха сорта «Капитал» наибольшее количество измененных форм получено при выращивании его на γ -поле.

В настоящее время испытываются практически ценные мутанты, полученные у гороха сортов «Капитал», «Московский 572» и «Немчиновский 51» со следующими ценными хозяйственными признаками: 1) повышенная продуктивность; 2) большая ветвистость (рис. 2); 3) штамбовый стебель (рис. 3); 4) низкорослые; 5) устойчивые к грибным заболеваниям; 6) с измененными формой и размером боба; 7) с измененными окраской и размером семян; 8) с повышенным содержанием белка в семенах; 9) скороспелые.

Многие из перечисленных признаков сопровождаются изменением некоторых морфологических особенностей: наблюдается усиление серой пятнистости листьев, изменение формы и размера прилистников и т. д.

Больше всего выделено отклоняющихся форм с повышенной продуктивностью за счет увеличения размера бобов, числа семян в бобе или укрупнения семян; меньше форм, устойчивых к аскохитозу; еще меньше выделено скороспелых мутантов, и диапазон изменчивости этого признака небольшой.

Выделенные из облученного материала мутанты широко испытываются в селекционных питомниках данной лаборатории.

В селекционном питомнике в 1963 г. изучалось большое число линий, уклоняющихся по хозяйственно-полезным признакам (табл. 1).

В 1962 г. 38 линий, выделенных из облученного материала по различным хозяйственно-полезным признакам, испытывались в I контрольном питомнике на делянках площадью 6 м²; 13 линий из 38 превысили стандарт и исходные сорта по урожайности зерна на 2,5—73,3%. В 1963 г. семь линий из сорта «Немчиновский 51» и одна линия из сорта «Московский 572» испытывались повторно в I контрольном питомнике. Все семь линий из сор-

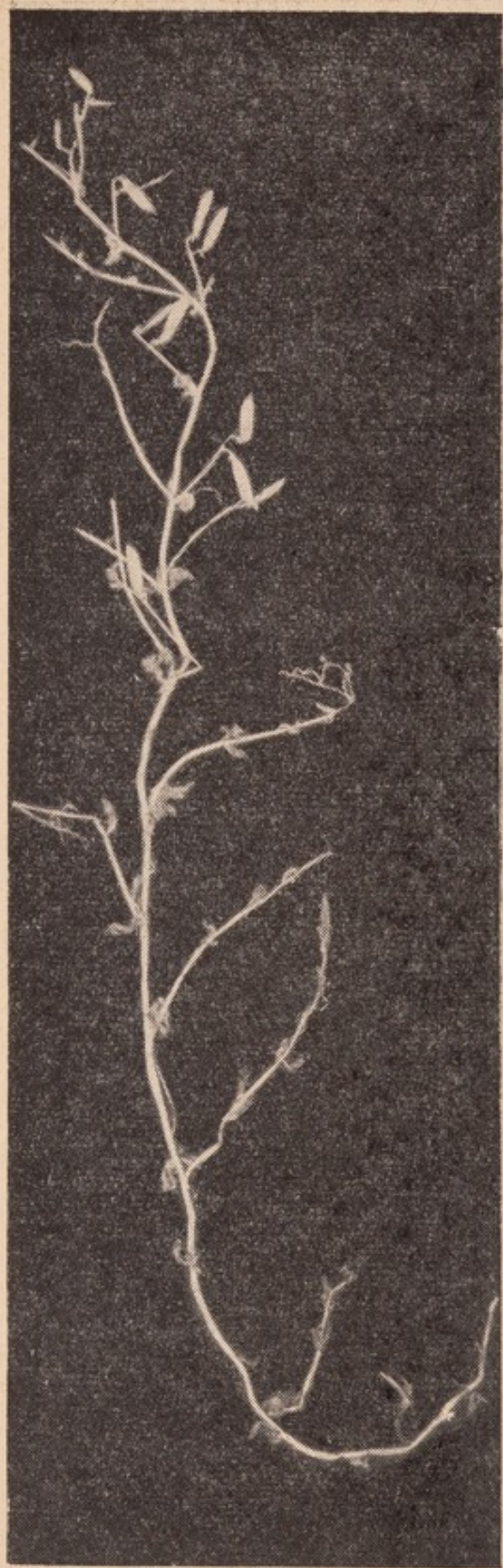


Рис. 1. Контрольное растение сорта «Немчиновский 51».



Рис. 2. Мутант с ветвистым стеблем, полученный под действием тепловых нейтронов.



Рис. 3. Штамбовый мутант, полученный под действием тепловых нейтронов,

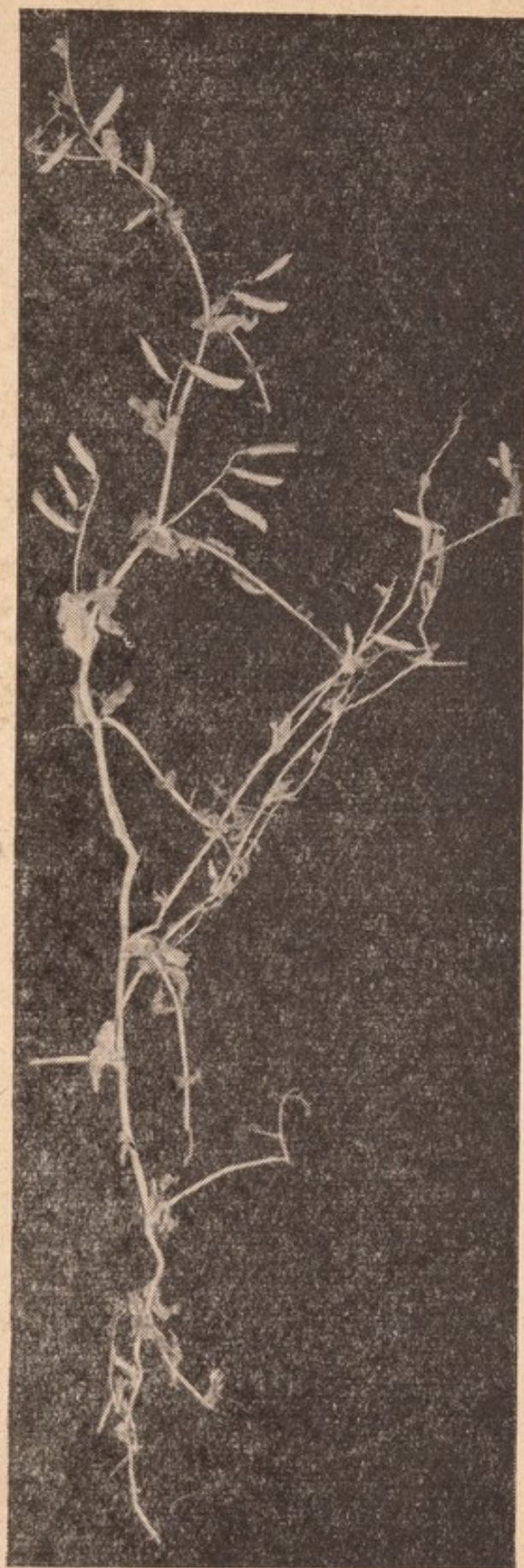


Рис. 4. Мутант трехбобовый, полученный под действием тепловых нейтронов.

Таблица 1

Число линий, выделенных из облученного материала и высеянных
в селекционном питомнике в 1963 г.

Сорт и доза облучения	Отклоняющиеся признаки						Всего
	высокая про- дуктивность	скороспе- лость	устойчивость к болезням	окраска и ве- личина семян	форма и раз- мер бобов	карлики	
М-572, 5 кр (γ)	4	2	2	3	1	1	13
М-572, $1 \cdot 10^{11}$ нейтрон/см ²	3	5	5	2	5	—	20
«Капитал», 7 кр	2	2	3	—	3	—	10
«Капитал», γ-поле	8	2	4	—	15	2	31
«Немчиновский 51», 10 кр (γ)	1	2	—	1	—	—	4
«Немчиновский 51», тепловые нейтроны	10	10	3	—	2	1	26
Итого	28	23	17	6	26	4	104

та «Немчиновский 51» превысили исходный сорт по урожайности зерна на 8—80%. Из семи линий три отличаются от исходного сорта более крупными бобами и семенами, две линии выделяются по продуктивности и устойчивости к аскохитозу и одна линия имеет много растений с тремя бобами на цветоножке (рис. 4).

Линия из сорта «Московский 572» отличается от исходного сорта более крупными бобами и семенами, содержит, по данным 1962 г., на 2,4% больше белка в семенах, чем исходный сорт. Его урожайность на 9% ниже, чем у исходного сорта. Три высокопродуктивные линии из сорта «Немчиновский 51» испытывались в 1962 г. во II контрольном питомнике на делянках площадью 25 м² в двукратной повторности при парном методе сравнения (табл. 2).

Таблица 2

Результаты испытания мутантов во II контрольном питомнике

Номер делянки	Доза облучения тепловыми нейтронами, нейтрон/см ²	Урожайность		
		средняя из двух повторных, ц/га	отклонение от контроля, ц/га	% к контролю
120	$7,5 \cdot 10^{11}$	40,2	+6,3	118,6
137	$7,5 \cdot 10^{11}$	39,7	+5,8	117,2
114	$1,5 \cdot 10^{12}$	35,6	+3,0	109,0
125	Контроль («Немчинов- ский 51»)	33,9	—	100,0

Как видно из табл. 2, выделенные линии превысили исходный сорт по урожайности на 3—6,3 ц/га; продолжительность их вегетационного периода такая же, как у исходного сорта, или немного больше.

По нашим наблюдениям, наибольший эффект при облучении семян гороха дают следующие дозы: γ -лучи — 7—10 кр (в зависимости от сорта), быстрые нейтроны — 600 рад, тепловые нейтроны — $(1,5 \div 3,0) \cdot 10^{12}$ нейтрон/см².

Воздействие ионизирующими излучениями представляет значительный интерес для селекционной работы.

Этим методом можно улучшить сорта, если выделять линии с хозяйственно-полезными признаками, отсутствующими у исходного сорта. Кроме того, ценные резко отклоняющиеся формы (штамбовые, низкорослые, устойчивые к грибным болезням и др.) могут быть использованы в качестве исходного материала для синтетической селекции методом гибридизации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гелин О. В сб. «Радиоактивные излучения и селекция растений». М., Изд-во иностр. лит., 1957, стр. 156.
2. Делоне Л. Н. «Селекция и семеноводство», № 4, 23 (1957).
3. Дубинин Н. П. Проблемы радиационной генетики. М., Госатомиздат, 1961.
4. Кулик М. И. «Радиобиология», 1, 624 (1961).
5. Можаяева В. С. Там же, стр. 604.
6. «Сельское хозяйство за рубежом», 2, 24 (1962).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ γ -ЛУЧЕЙ Co^{60} ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА В СЕЛЕКЦИИ ГОРОХА

К. К. СИДОРОВА

Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск

Для увеличения форм исходного материала в последние годы селекционеры стали использовать разные виды ионизирующих излучений. Эти излучения довольно часто вызывают появление ценных хозяйственных признаков, которых не было у растений исходной формы.

Включая такие наследственно измененные формы (мутанты) в селекционный процесс, применяя отбор и гибридизацию, можно создавать новые перспективные сорта. Сейчас уже получены положительные результаты в использовании этого метода. За рубежом созданы новые сорта зерновых, бобовых, масличных, овощных. Например, в Швеции методом радиационной селекции выведен высокопродуктивный сорт гороха «Строль» [1], в ФРГ — фасоль «Шеферс-Универсал» и т. д. Кроме того, по многим культурам получены перспективные мутанты, с которыми проводится селекционная работа.

В настоящее время исследования по радиационной селекции гороха ведут Бликст [2—5], Гелин [1, 3—5] и Эренберг [5] в Швеции, Готшалк [6] и Штуббе [7] в ГДР.

В работах этих авторов освещаются вопросы подбора для гороха мутагенов и доз, методы исследований; описаны также мутанты гороха, полученные под действием γ -лучей и химических мутагенов.

В СССР работы по использованию ионизирующих излучений в селекции гороха стали особенно широко проводиться только в последние 3—4 года. Исследования в этом направлении ведутся в Институте биофизики АН СССР, Институте цитологии и генетики СО АН СССР, Институте сельского хозяйства центральных районов нечерноземной полосы. Уже получены результаты, подтверждающие целесообразность использования ионизирующих излучений и химических мутагенов для создания хозяйственно-полезных мутантов гороха. Однако фактического материала по эффективности использования γ -лучей в селекции гороха еще мало.

Цель нашей работы заключалась в получении хозяйственно-полезных наследственных изменений у гороха при использовании γ -лучей Co^{60} . Кроме того, предстояло выяснить, имеются ли раз-

Таблица 1

Частота появления мутаций у гороха сорта «Торсдаг»

Показатели	Контроль	Гамма-лучи (5 кр)	t_d
Высеяно:			
растений в M_2	5888	6048	
семей в M_2	100	90	
Получено:			
мутантов в M_3	5	232	
мутантных семей в M_3	5	75	
Количество мутантов, % от числа высеянных растений	$0,08 \pm 0,04$	$3,8 \pm 0,24$	15
Количество семей с мутантами, % от числа высеянных семей	$5 \pm 2,18$	$83,3 \pm 4,0$	17

личия в радиационной устойчивости и мутационной изменчивости у разных сортов гороха, отличающихся по морфобиологическим признакам.

В 1961 г. семена гороха облучались γ -лучами в дозе 5 кр в Институте биофизики АН СССР. В качестве исходного материала был взят константный стародавний зерновой сорт «Торсдаг», районированный в 30 краях и областях нашей страны. Работа проводилась на опытном поле Института цитологии и генетики СО АН СССР вблизи Новосибирска.

В третьем поколении (1963 г.) получены мутантные линии, среди которых много форм с хозяйственно-полезными признаками (табл. 1 и рис.1).

Число индуцированных мутантов, полученных под действием γ -лучей, было почти в 50 раз больше, чем спонтанных мутантов в контроле. Если общее число мутантов принять за 100%, то на долю хозяйственно-полезных приходится 46%. Из десяти разных типов мутантов четыре (№ 12, 15, 16, 19) имеют хозяйственно-полезные признаки (табл. 2).

Ниже приведено описание хозяйственно-полезных мутантов гороха (рис. 2 и 3).

1. Скороспелый — тип № 19: на 5—10 см ниже исходного сорта; ветвления почти нет; созревает на 2—6 дней раньше; по продуктивности зерна несколько уступает исходному сорту или равен ему.

2. Продуктивный (главным образом по зерну) — тип № 12: растения на 4—8 см выше исходного сорта; ветвятся; на листьях часто виден сизый налет; созревает на 3—5 дней позднее исходной формы.

3. Высокопродуктивный по зеленой массе — тип № 16: растения на 10—30 см выше исходного сорта; стебель толстый, сочный, сильно ветвится; облиственность хорошая; листья крупные; созревает позднее исходного сорта на 6—10 дней; по количеству зеленой массы значительно превышает исходный сорт.



Рис. 1. Мутанты гороха, полученные у сорга «Торсдаг» при γ -облучении в дозе 5 кр:
 К — контроль (исходная форма); М — мутант.



Рис. 2. Высокопродуктивный мутант гороха. Получен при γ -облучении в дозе 5 кр:

К — контроль (исходная форма); М — высокопродуктивный мутант.



Рис. 3. Мутант гороха, устойчивый к полеганию. Получен при γ -облучении в дозе 5 кр:

К — контроль (исходная форма); М — мутант, устойчивый к полеганию.

4. Компактное расположение бобов — тип № 15: растения приземистые, имеют укороченные нижние междоузлия; бобы расположены в верхней трети стебля; 3—4 яруса плодоношения; не ветвится; по продуктивности зерна несколько уступает исходному сорту; более устойчив к полеганию.

Хозяйственно-полезные мутанты включены в контрольное испытание. Мутанты с компактным расположением бобов и более

Типы мутантов и частота их появления у гороха сорта «Торсдаг»

Типы мутантов	Номер типа	Число мутантов	Количество мутантов, %
Более скороспелый	19	52	$22,4 \pm 2,73$
С повышенной продуктивностью	12	21	$9,0 \pm 1,88$
Высокопродуктивный по зеленой мас- се, очень позднеспелый	16	32	$13,8 \pm 2,4$
С компактным расположением бобов	15	2	$0,8 \pm 0,91$
С измененной окраской листьев	8	32	$13,7 \pm 3,1$
Стерильные и полустерильные карли- ки	1,2 и 3	31	$13,7 \pm 3,0$
Малопродуктивные карлики, сильно ветвящиеся	4	18	$7,7 \pm 2,52$
С измененными соцветиями и листь- ями, стерильный	13	40	$17,3 \pm 3,2$
С измененной окраской венчика цвет- ка	7	3	$1,2 \pm 1,12$
Позднеспелый малопродуктивный . .	17	1	$0,4 \pm 0,65$
Общее число мутантов		232	100%

скороспелые предполагается скрестить друг с другом в целях создания нового сорта, отличающегося от «Торсдага» большей скороспелостью и повышенной прочностью стебля.

Для получения новых данных о сортовых различиях гороха по радиоустойчивости и мутабельности в 1962 г. в опыты было включено пять сортов и форм, резко различающихся по морфобиологическим признакам: зерновой «Торсдаг», овощной «Фелсам фаст» (*Feltham fast*), местный карликовый сибирский сорт «Ползунок» и две менее культурные формы — *P. abyssinicum* и *pr. japonicum* (табл. 3).

Семена гороха перед посевом облучали в Институте биофизи-ки АН СССР γ -лучами в дозе 10 кр. Семена всех сортов выращи-вались в одинаковых условиях. Полив и уход проводились со-гласно агрономическим правилам для нашей зоны.

Облучение семян снизило полевую всхожесть у всех образцов на 26—100%. Можно выделить сорта, более устойчивые, слабо и совсем неустойчивые к облучению (табл. 4).

Наиболее устойчивыми к облучению при дозе 10 кр в этом опыте оказались *P. abyssinicum* и «Торсдаг». У них полевая всхо-жесть по сравнению с контролем снизилась соответственно на 26 и 45%. У «Ползунка» и *pr. japonicum* снижение полевой всхо-жести было очень большим — соответственно на 92 и 96%. Не-устойчивым оказался овощной сорт гороха «Фелсам фаст».

Гамма-облучение в дозе 10 кр вызвало появление существен-ных морфобиологических изменений. Однако в данном случае можно говорить о разной реакции отдельных сортов. Наиболее

Характеристика форм гороха, включенных в опыт

Признаки	«Торреда»	<i>P. abyssinicum</i>	«Ползунок»	<i>Pr. japonicum</i>	«Фелсам фаст» (<i>Feltham fast</i>)
Вегетационный период, дни	Среднеспелый (80—85)	Среднеспелый (80—85)	Раннеспелый (75—77)	Позднеспелый (100—105)	Раннеспелый (75—77)
Рост, см	Высокий (90—100)	Низкий (35—40)	Очень низкий (25—30)	Низкий (40—45)	Низкий (25—32)
Листочек (размер)	Средний	Мелкий	Средний	Крупный	Крупный
Куст (форма)	Неветвистый	Ветвистый	Неветвистый	Ветвистый	Неветвистый
Стебель (толщина)	Средний	Тонкий	Средне-толстый	Толстый	Средне-толстый
Цветок (окраска)	Белый	Пурпуровый	Белый	Пурпуровый	Белый
Бобы (величина)	Средние	Мелкие	Средние	Средние	Крупные
Семена:					
величина (вес 1000 шт.)	Средние (180 г)	Мелкие (110 г)	Средние (200 г)	Средне-мелкие (140 г)	Крупные (300 г)
форма	Круглые	Округло-угловатые	Округло-угловатые	Округло-угловатые	Морщинистые
окраска	Желтые	Темно-фиолетовые	Желтые	Буро-зеленые	Зеленые
продуктивность	Высокая	Пониженная	Средняя	Средняя	Средняя

Влияние γ -лучей на полевую всхожесть и выживаемость
различных форм гороха в M_1

Форма и сорт	Полевая всхожесть		Выживаемость*	
	% к конт- ролю	отклоне- ние от контроля	% к конт- ролю	отклоне- ние от контроля
<i>P. abyssinicum</i>	74	— 26	84	—16
«Торсдаг»	55	— 45	100	0
«Ползунок»	8	— 92	100	0
<i>Pr. japonicum</i>	4	— 96	86	—14
«Фелсам фаст»	0	—100	0	0

* Выживаемость — отношение числа убранных растений к числу взошедших (в %).

устойчивым оказался «Торсдаг». На всех фазах вегетации у него было отмечено больше всего нормальных и измененных растений и мало дефективно-ослабленных и дефективных. При этом к периоду цветения многие изменения не наблюдались. У других сортов изменения морфобиологических признаков растений были выражены значительно сильнее. Например, в период цветения у «Торсдага» выделено 74% нормальных растений, 16% ослабленных и только 10% дефективных, у *P. abyssinicum* — 58% нормальных и 42% дефективных, у «Ползунка» все растения были дефективными.

По полевой всхожести малокультурный вид *P. abyssinicum* оказался более устойчивым к γ -лучам, чем зерновой сорт «Торсдаг». Однако морфобиологические признаки у *P. abyssinicum* изменялись сильнее, чем у «Торсдага». За период от всходов до полной спелости много растений у *P. abyssinicum* погибло, а 12% не дали семян. У «Торсдага» все растения дали семена. Разная реакция сортов на облучение в M_1 проявилась и в высоте растений. У *pr. japonicum* и «Ползунка» в варианте с облучением растения были значительно ниже, чем контрольные; у *P. abyssinicum* эта разница проявилась слабее, а у «Торсдага» γ -лучи стимулировали рост.

Следует отметить, что в первый период вегетации угнетающее действие γ -лучей на рост выражено очень сильно, а к концу почти исчезает (табл. 5).

Гамма-лучи у всех форм гороха вызвали удлинение вегетационного периода на 3—5 дней по сравнению с контролем.

Семенная продуктивность растений, выращенных из облученных семян, была ниже. Но и по этому признаку видны явные сортовые различия. Самое небольшое снижение продуктивности наблюдалось у сорта «Торсдаг» — на 7%; среднее — у *P. abyssinicum* — на 23% и значительное — у *pr. japonicum* и «Ползунка» — на 44 и 39% соответственно (семенная продуктивность выражалась в количестве семян на одно растение).

Динамика роста разных сортов гороха в M_1 при γ -облучении (% к контролю)

Форма и сорт	Даты									
	6/VI	11/VI	16/VI	21/VI	26/VI	2/VII	6/VII	12/VII	17/VII	21/VII
«Торсдаг»	112	108	111	115	105	102	100	100	106	107
<i>P. abyssinicum</i> . . .	78	67	81	87	93	94	94	94	94	94
<i>Pr. japonicum</i> . . .	67	75	70	71	67	72	73	77	81	82
«Ползунок»	50	57	50	78	75	81	78	83	91	91

Таким образом, наблюдения, проведенные в M_1 за ростом и развитием растений, показывают, что степень устойчивости разных сортов гороха к γ -лучам далеко не одинакова.

Наиболее устойчивыми при облучении в дозе 10 кр оказались зерновой сорт «Торсдаг» и малокультурный вид *P. abyssinicum*; малоустойчивым — овощной английский сорт «Фелсам фаст». Наличие сортовых различий по радиационной устойчивости на горохе отмечается В. В. Хвостовой и Л. В. Невзгодиной [8]. По их данным, сорт «Капитал» более устойчив, чем «Московский 572». Еще более устойчив к облучению кормовой горох — пелюшка.

Во втором поколении M_2 у сорта «Торсдаг» и малокультурного вида *P. abyssinicum* были выделены новообразования.

Результаты опыта показали, что между сортами по числу выделенных новообразований и их спектру наблюдаются явные различия. Среди растений сорта «Торсдаг» выделено 9,4% новообразований от общего числа растений M_2 , у *P. abyssinicum* — 2,9%. Число семей с новообразованиями у «Торсдага» было 88,0%, у *P. abyssinicum* — 39,0%.

Среди измененных форм, обнаруженных у сорта «Торсдаг», установлено 22 разных типа новообразований, а среди форм, выделенных у *P. abyssinicum*, — всего 9.

У «Торсдага», кроме типов мутантов, описанных в первом опыте, получены хозяйственно-ценные новообразования: со штамбовым стеблем; с тремя бобами на плодоножке вместо двух. У *P. abyssinicum* хозяйственно-ценных новообразований почти не было.

Эти данные по измененным формам у сорта «Торсдаг» подтверждают наши наблюдения о его высокой мутабельности и перспективности использования этого сорта в зоне его возделывания как исходного материала при создании новых форм.

Выводы

1. Использование γ -лучей позволяет получать у гороха наследственно-измененные формы с хозяйственно-ценными признаками, представляющие ценный исходный материал для селекции.

2. Имеются сортовые различия по устойчивости к облучению и по мутабельности.

3. Благодаря высокой мутабельности зерновой сорт гороха «Торсдаг» заслуживает особого внимания при использовании облучения семян для селекции растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гелин О. В сб. «Радиоактивные излучения и селекция растений». М., Изд-во иностр. лит., 1957, стр. 156.
2. Blixt S. Agri. Hort. Genet., 18, 3—4 (1960).
3. Gelin O., Blixt S. Mutation research 1961—1962 at the Plant Breeding Institute Weibulsholm Landskrona, Sweden, Report from the Institute, July, 1962.
4. Gelin O. et al. Agri. Hort. Genet., 16, 1—2 (1958).
5. Blixt S. et al. Agri. Hort. Genet., 18, 109 (1960).
6. Gottschalk W. Z. Vererbungslehre, 93, 2 (1962).
7. Stubbe H. Indian J. Genet. plant breeding, 19, 13 (1959).
8. Хвостова В. В., Невзгодина Л. В. «Цитология», 1, 403 (1959).

ПОЛУЧЕНИЕ НОВЫХ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ФОРМ ОВОЩНЫХ РАСТЕНИЙ В РЕЗУЛЬТАТЕ ОБЛУЧЕНИЯ СЕМЯН И СЕМЕННИКОВ γ -ЛУЧАМИ Co^{60}

Б. В. КВАСНИКОВ, С. Т. ДОЛГИХ

Научно-исследовательский институт овощного хозяйства
Министерства сельского хозяйства СССР, Москва

При разработке методики селекции овощных культур были проведены исследования с целью выявить возможность использования радиоактивного изотопа Co^{60} для получения новых хозяйственно-ценных форм овощных культур как исходного материала для селекции.

Облучение γ -лучами семян томатов, гороха, лука, салата, а также лука-севка и лука-матки проводилось в лабораторных условиях в Институте биофизики АН СССР на установке ГУБЭ-800.

Кроме того, семенные растения томатов, гороха, лука, салата, моркови и свеклы облучались в течение одного полного вегетационного периода на γ -поле.

Облучение семян проведено следующими суммарными дозами γ -лучей: томаты — 20 и 25 кр; горох — 5, 20 и 25 кр; лук — 5 и 10 кр; салат — 15, 20 и 25 кр; лук-севок — 0,600 кр; лук-матка — 0,600 и 0,800 кр.

Семенные растения во время вегетации на γ -поле получали следующие суммарные дозы γ -лучей: томаты — от 0,509 до 13,230 кр (интенсивность излучения от 0,352 до 9 р/ч); горох — от 0,454 до 4,582 кр (интенсивность излучения от 0,325 до 3,28 р/ч); лук — от 1,006 до 2,811 кр (интенсивность излучения от 0,519 до 1,45 р/ч); салат — от 0,518 до 11,498 кр (интенсивность излучения от 0,310 до 5,93 р/ч).

Семенные растения моркови облучались на γ -поле при следующей мощности: 0,145; 1,53; 5,45 р/ч, а растения свеклы — 0,59; 1,53; 6,5 р/ч.

Семена, собранные с семенников овощных растений, на следующий год репродуцировались на обычном агрофоне селекционного участка. Среди растений второго семенного поколения визуально отбирались лучшие по продуктивности, скороспелости, качеству продукции и другим хозяйственно-ценным признакам. Семена с этих растений высевались на следующий год отдельно по семьям.

Изучение и проверка большого числа семей по нескольким овощным культурам в третьем и последующих поколениях указывает на возможность использования γ -лучей Co^{60} в целях

получения следующих форм с хозяйственно-полезными свойствами:

1) овощные растения с повышенной продуктивностью, скороспелостью, а также с другими улучшенными хозяйственно-ценными признаками;

2) короткостебельные овощные культуры, удобные для механизированного возделывания;

3) овощные растения с мужской стерильностью цветков, а также с цветками гетеростильного типа, представляющие ценность для гибридного семеноводства.

1. Получение продуктивных, скороспелых и других форм овощных культур с улучшенными хозяйственно-ценными признаками

Проверка семенного потомства томатов, гороха и салата, выращенного из облученных γ -лучами семян, а также из семян, полученных с растений, облучавшихся на γ -поле, показала, что некоторые семьи значительно превосходят по урожайности, скороспелости и другим хозяйственно-ценным признакам исходные сорта овощных культур.

Томаты. Семена томатов «Штамбовый карлик» и «Талалихин» облучались в лабораторных условиях γ -лучами в дозе 20 и 25 *кр*.

Семенные растения этих же сортов томатов в процессе облучения на γ -поле получили суммарную дозу γ -лучей от 0,509 до 13,230 *кр*.

В 1962 г. изучалось семенное потомство третьего, четвертого и пятого поколений по продуктивности, скороспелости и другим показателям в количестве 332 семей.

Продуктивность отдельных семей определялась по урожайности плодов, а скороспелость — по срокам поступления урожая красных плодов.

При облучении семян наибольшее количество семей, превысивших исходный сорт по общему урожаю плодов (не менее чем на 10—15%), получено при облучении суммарной дозой 25 *кр* (табл. 1).

Так, например, у сорта «Штамбовый карлик» при облучении в дозе 25 *кр* число высокопродуктивных семей в четвертом семенном поколении составляло 51%, а при облучении в дозе 20 *кр* — только 31% (см. табл. 1). Однако большее количество семей, превышающих исходный сорт по скороспелости, получено в варианте облучения семян в дозе 20 *кр*.

В опытах с облучением на γ -поле семенных растений томатов «Штамбовый карлик» в вариантах облучения суммарными дозами 0,509 и 1,402 *кр* не получено ни одной семьи с улучшенными хозяйственно-ценными признаками.

В варианте облучения при суммарной дозе 2,095 *кр* (интенсивность излучения 1,45 *р/ч*) получено значительное количество

Таблица 1

Влияние облучения γ -лучами Co^{60} семян и семенных растений
на семенное потомство четвертого поколения томатов
сорта «Штамбовый карлик»

Суммарная доза облучения, кр	Количество семей, превысивших исходный сорт, %		Количество семей, имеющих морфоло- гические изменения %
	по урожаю плодов	по скороспелости	
<i>Семена, облученные в лабораторных условиях</i>			
20	31	22	6
25	51	12	87
<i>Семенные растения, облученные на γ-поле</i>			
0,509	0	0	0
1,402	0	0	0
2,095	72	9	9
4,017	31	18	25
6,242	0	8	33

семей томатов (72%), более продуктивных, чем исходный сорт. Облучение в суммарной дозе 4,017 кр (интенсивность излучения 2,78 р/ч) позволило получить до 18% семей, превышающих по скороспелости исходный сорт. В остальных вариантах облучения количество семей скороспелых форм составляло 8—9%.

Семьи томатов «Штамбовый карлик», выделившиеся в 1962 г., по некоторым хозяйственно-ценным признакам повторно проверялись в 1963 г.

Результаты изучения лучших семей томатов четвертого, пятого и шестого поколений показали, что они сохранили повышенную продуктивность и более высокую скороспелость (в сравнении с исходным сортом): например, по урожаю красных плодов за первую декаду плодоношения несколько семей из опыта по облучению семян превысили исходный сорт на 34—70%, а по общему урожаю плодов — на 27—40% (табл. 2).

Аналогичные результаты получены также в опытах с предварительным облучением семенных растений томатов на γ -поле. Так, например, отдельные семьи томатов оказались урожайнее исходного сорта плодов в первую декаду плодоношения на 22—40%, а по общему урожаю плодов превышали исходный сорт на 20—60%.

Наряду с повышением продуктивности и более дружной отдачей урожая плодов у некоторых семей плоды были крупнее, чем у исходного сорта. У сорта «Штамбовый карлик» средний вес одного плода составил 64 г. В этих же условиях у семьи 123-10 получены плоды средним весом 93 г, у семьи 125-1 средний вес плода составил 90 г, у семьи 143-8/13 — 89 г.

Таблица 2

Урожай лучших семей томатов «Штамбовый карлик»,
полученных в результате облучения семян и семенных растений
γ-лучами Co^{60}

Суммарная доза облучения, кр	Номер семьи	Изучаемое поколение	Урожай плодов на одно растение за 1-ю декаду плодоношения		Общий уро- жай плодов на одно растение		Средний вес одного плода, г
			г	% к ис- ходному сорту	г	% к ис- ходному сорту	
Семена, облученные в лабораторных условиях							
20	121-1	Четвертое	275	99	1086	127	50
20	121-25	»	383	134	1095	136	64
25	123-4	Пятое	355	170	1187	140	76
25	123-10	»	316	152	1084	127	93*
25	123-12	»	312	150	866	96	80
25	123-25/2	»	449	160	972	111	78
20	124-13	»	342	148	1255	115	70
20	124-38	»	272	139	979	111	78
25	125-1	Шестое	370	160	870	113	90*
25	125-4	»	338	140	1069	102	59
25	125-8	»	431	153	1071	128	75

Семенные растения, облученные на γ-поле

4,017	142-9	Пятое	174	130	1054	105	46
2,557	143-2	Четвертое	192	82	1076	127	50
2,557	143-3	»	394	140	1030	120	62
2,557	143-8/13	»	348	126	1417	160	89*
1,449	145-7	»	238	122	838	117	64
1,449	145-10	»	195	82	1195	134	79

* Средний вес плода у сорта «Штамбовый карлик» составлял 64 г.

Облучение семян и семенных растений γ-лучами оказало также влияние на содержание сухого вещества в соке. Это позволило отобрать несколько семей (124-33, 125-4, 149-2) с содержанием сухих веществ в соке до 6,1%, в то время как у исходного сорта количество сухого вещества составило 5,4%.

В процессе изучения хозяйственно-ценных признаков у семенного потомства томатов «Талалихин» также получены семьи с повышенной скороспелостью, с более дружной отдачей урожая, с повышенным содержанием сухого вещества в соке плодов в сравнении с исходным сортом.

Горох. Семена гладкозерного гороха «Майский» облучались γ-лучами в дозах 15; 20 и 25 кр. Семена мозгового гороха «Победитель» облучались γ-лучами в дозах от 5 кр и выше. Однако при облучении мозговых семян гороха в дозах выше 5 кр не было получено полноценных всходов растений.

Семенные растения мозговых сортов гороха «Неистошимый» и «Победитель» облучались на γ -поле в суммарных дозах от 0,454 до 4,582 *кр* при интенсивности излучения от 0,325 до 3,28 *р/ч*.

Семенное потомство указанных выше сортов гороха третьего и четвертого поколений (422 семьи) изучалось по основным хозяйственно-ценным признакам: продуктивности, скороспелости, устойчивости к болезням и др.

Изучение семенного потомства, полученного в результате облучения семян гороха «Майский», показало, что в варианте облучения в суммарной дозе 15 *кр* в 1962 г. ни одна из семей гороха по урожаю зерна не превзошла исходный сорт. В вариантах облучения 20 и 25 *кр* выделено от 7 до 16% семей с повышенной не менее чем на 10—15% продуктивностью в сравнении с исходным сортом и 6—7% семей с более дружным созревaniem бобов.

Изучение семенного потомства гороха «Победитель», семенные растения которого предварительно облучались на γ -поле, показало, что в каждом из вариантов облучения (от 0,610 до 4,582 *кр*) имелись семьи, более продуктивные, чем исходный сорт. Количество семей с повышенной продуктивностью составляло по отдельным вариантам облучения от 10 до 17%.

Максимальное количество семей (21%) с дружным созревaniem бобов получено в варианте облучения в суммарной дозе 2,151 *кр* при интенсивности облучения 1,54 *р/ч*. В остальных вариантах опыта выделено от 4 до 12% семей с дружным созреванием бобов.

Суммарные дозы облучения на γ -поле для семенных растений гороха «Неистошимый» составляли от 454 до 4582 *р*. Семьи с лучшими показателями хозяйственно-ценных признаков (продуктивность, скороспелость и др.) получены только в двух вариантах облучения, а именно в вариантах облучения в суммарных дозах 454 и 814 *р*, что соответствовало интенсивности облучения 0,325 и 0,583 *р/ч*.

В третьем семенном поколении растений гороха, предварительно получивших облучение в суммарной дозе 814 *р*, 25% семей превысили по продуктивности исходный сорт и 17% семей отличались более дружным созреванием бобов.

В 1963 г. проводилась повторная проверка урожайности семей гороха, полученных в предыдущие годы. Учет урожая зеленых бобов гороха у семенного потомства четвертого и пятого поколений показал, что в опытах с облучением семян гороха «Майский» лучшие семьи превысили по урожаю исходный сорт на 28—39% (табл. 3). Семья 2-41 имела более крупные бобы.

Отмечено также, что у семей гороха «Майский» 2-32 и 3-57 и семьи гороха «Победитель» 4-78, как правило, на плодоножке у большинства растений формировались по два боба, тогда как у исходных сортов таких растений было значительно меньше.

Таблица 3

**Урожай бобов лучших семей овощного гороха,
полученных в результате облучения семян
и семенных растений γ -лучами Co^{60}**

Исходный сорт	Суммарная доза облучения, кр	Номер семьи	Изучаемое поколение	Урожай зеленых бобов на одно растение		Средний вес одного боба, г
				г	% к исходному сорту	
Семена, облученные в лабораторных условиях						
«Майский»	20	2-15	Четвертое	48,0	128	9,2
	20	2-41	»	36,8	138	10,0
	25	3-48	»	37,3	139	9,5
	25	3-60	»	36,5	128	9,3
Семенные растения, облученные на γ -поле						
«Неистошимый»	0,814	8-116	Четвертая	71,1	135	14,0
	0,814	8-118	«	74,2	141	15,0
	0,814	8-123	«	54,2	120	14,7
	0,814	8-132	«	53,3	133	13,2
	0,454	9-157	«	73,3	139	15,0
	0,454	9-178	«	78,2	148	15,0
	0,454	9-179	«	72,5	138	15,5
«Победитель»	3,782	13-333	Пятое	57,6	133	11,0
	2,012	14-339	«	59,0	137	10,7
	0,610	15-367	«	60,0	139	11,5

Примечание. Средний вес одного боба у исходных сортов составил у сорта «Майский» 9,1 г, «Неистошимый» — 13,2 г, «Победитель» — 11,4 г.

В опытах с облучением семенных растений гороха «Неистошимый», «Победитель» лучшие семьи превысили исходный сорт по урожаю бобов на 20—48%. Семьи гороха «Неистошимый» 8-118, 9-157, 9-178 и 9-179 имели более крупные бобы.

Облучение семенных растений гороха «Победитель» на γ -поле в некоторых случаях повысило устойчивость растений к поражению аскохитозом. В вариантах облучения гороха γ -лучами в суммарных дозах 0,610; 1,191; 2,012 и 2,151 кр (интенсивность облучения соответственно 0,403; 0,853; 1,33 и 1,54 р/ч) выделено шесть семей, плоды и растения которых слабо поражались аскохитозом.

Салат. Было изучено 216 семей третьего и четвертого поколений салата «Майский», полученных в результате облучения семян и семенных растений на γ -поле.

Семена салата облучались в суммарных дозах 15; 20 и 25 кр. Семенные растения на γ -поле получали суммарные дозы γ -лучей от 0,518 до 11,498 кр (интенсивность облучения от 0,310 до 5,93 р/ч). Изучение продуктивности и энергии стрелкования у семенного потомства салата, полученного от облученных γ -лучами

Влияние облучения γ -лучами Co^{60} семян и семенных растений
на семенное потомство третьего поколения салата «Майский»

Суммарная доза облучения, кр	Количество семей, %			
	превысивших исходный сорт по продуктив- ности	с интенсивным стрелкованием в сравнении с исходным сортом	с более слабым стрелкованием в сравнении с исходным сортом	совершенно не образовавших стрелок на 6/VII
<i>Семена, облученные в лабораторных условиях</i>				
15	23	17	31	0
20	11	19	50	11
25	6	3	40	17
<i>Семенные растения, облученные на γ-поле</i>				
0,518	27	54	9	0
1,956	12	12	50	0
3,578	0	0	100	0

семян, показало, что во всех трех вариантах облучения имеются семьи, более продуктивные, чем исходный сорт. Наиболее эффективным является облучение семян наиболее низкой дозой γ -лучей — 15 кр. В данном случае получено до 23% семей, превысивших по продуктивности исходный сорт салата более чем на 10—15% (табл. 4).

В результате облучения γ -лучами в суммарных дозах 20 и 25 кр удалось выделить семьи салата с крайне замедленной энергией стрелкования. Позднее выбрасывание стрелки у салата является ценным признаком, так как благоприятно влияет на качество продукции.

Учет энергии стрелкования салата, проведенный 6/VIII, показал, что среди семенного потомства вариантов облучения 20 и 25 кр имеется от 11 до 17% семей, растения которых совершенно не образовали стрелок, в то время как у исходного сорта подавляющее большинство растений (83%) застрелковались.

Облучение семенных растений салата на γ -поле в зависимости от дозы облучения оказало различное влияние на хозяйственно-ценные признаки семенного потомства.

В вариантах облучения γ -лучами в более высоких дозах получено меньшее число семей с повышенной продуктивностью в сравнении с облучением более низкими дозами.

У семенного потомства, получившего небольшие суммарные дозы γ -лучей (0,518 кр), наблюдался сдвиг в характере строения розетки листьев салата в сторону листового типа в отличие от кочанного типа, свойственного исходному сорту. Облучение семенных растений небольшой дозой (около 0,518 кр) усиливало энергию стрелкования у семенного потомства, тогда как повышенные дозы облучения способствовали формированию растений с

замедленной энергией стрелкования. В отличие от опытов с облучением семян салата в семенном потомстве, полученном с γ -поля, не было выделено семей, растения которых совершенно не стрелковались.

Облучение семян и семенников γ -лучами позволило получить также формы салата с такими ценными признаками, как увеличенный размер листьев, приподнятая листовая розетка, более крупный кочан, более компактная листовая розетка, более нежные листья, различная интенсивность зеленой окраски листа, усиленная гофрированность листа.

2. Получение короткостебельных форм овощных культур, более приспособленных для механизированного возделывания

Среди семенного потомства растений, предварительно облучавшихся на γ -поле, а также растений, семена которых облучены γ -лучами, выделены семьи томатов с укороченным кустом и компактным расположением плодов и семьи с укороченными стеблями.

У томатов «Штамбовый карлик» короткостебельные формы выделены в третьем поколении в двух семьях (147-4 и 147-6) при облучении на γ -поле в суммарной дозе 1,308 кр, что соответствует интенсивности облучения 0,890 р/ч. Средняя высота растений в 1963 г. составила 25 см при высоте растений контроля 37 см. В последующем, четвертом семенном поколении короткостебельная форма у томатов сохранилась (рис. 1 и 2).

Помимо изменений размеров куста у короткостебельных форм томатов отмечены морфологические изменения листа, который в отличие от исходной формы характеризовался меньшей гофрированностью поверхности, слабо рассеченными краями и имел сходство с листом картофелелистной формы томатов.

Короткостебельные формы гороха выделены в третьем и четвертом поколениях в результате облучения семян гороха «Майский» в дозах 20 и 25 р (семьи 2-41 и 3-60). Высота стебля в 1963 г. составляла 80—90 см при высоте контрольных растений 110 см.

В семенном потомстве овощного гороха «Неистоимый», семенные растения которого предварительно выращивались на γ -поле в вариантах облучения в суммарных дозах 0,454 и 0,814 кр (мощность дозы соответственно 0,325 и 0,583 р/ч), выделены семьи (8-124, 9-157, 9-178), растения которых имели длину стебля 75—85 см, или были короче на 15—25 см в сравнении с контрольными растениями.

В семенном потомстве овощного гороха «Победитель» в варианте облучения на γ -поле в суммарной дозе 3,782 кр (мощность дозы 2,5 р/ч) получены короткостебельные растения (семья 13-333) длиной 50—55 см, или укороченные в сравнении с исходным сортом на 10 см.



Рис. 1. Карликовая форма томатов, полученных при облучении сорта «Штамбовый карлик» на γ -поле в суммарной дозе 1,308 кр.



Рис. 2. Исходная форма томатов «Штамбовый карлик».

Следует отметить, что большинство короткостебельных форм гороха оказалось более продуктивным, чем исходный сорт, по урожаю зеленых бобов. Формы томатов и гороха с укороченным стеблем представляют интерес в качестве исходного материала при селекции сортов, пригодных для механизированного возделывания.

3. Получение форм овощных культур с мужской стерильностью, а также с цветками гетеростильного типа, ценных для гибридного семеноводства

Использование форм с мужской стерильностью и форм с цветками гетеростильного типа облегчает получение гибридных семян овощных культур, так как у самоопылителей отпадает необходимость в кастрации цветков, а у перекрестноопыляемых культур можно получить семена с более высоким процентом гибридности.

В целях получения форм овощных культур, обладающих мужской стерильностью, и форм с цветками гетеростильного типа проводились опыты по облучению в лабораторных условиях семян, а также опыты по облучению на γ -поле семенных растений томатов, моркови, свеклы и лука γ -лучами Co^{60} . По культуре лука помимо облучения семян и семенных растений облучались лук-севок и лук-матка.

В год облучения семян и семенников овощных культур и в последующие годы изучения брались пробы пыльцы для определения ее жизнеспособности. Жизнеспособность пыльцы определялась путем окрашивания пыльцевых зерен ацетокармином с последующим просмотром под микроскопом. Все окрашенные пыльцевые зерна относились к фертильным, неокрашенные — к стерильным.

Кроме того, при выращивании на селекционном участке проводился тщательный осмотр всех цветущих растений в целях выделения растений с цветками стерильного типа или с гетеростильными цветками.

Томаты. В 1963 г. среди растений пятого семенного поколения томатов «Штамбовый карлик», облученных на γ -поле в суммарной дозе 2,095 кр, в семье 144-10 из 22 растений выделено 8 растений (36,3%) с мужской стерильностью цветков (рис. 3).

Цветки этих растений в начале вегетации совершенно не имели пыльников или имели щуплые пыльники, скрученные у основания. У некоторых растений пыльники были настолько изменены, что напоминали в одних случаях лепестки, а в других представляли собой тонкие нити, сросшиеся с пестиком. Столбик у таких цветков был утолщенный и ребристый.

В конце вегетации томатов у некоторых стерильных растений в цветках образовалось по 1—2 нормально развитых пыльника,



Рис. 3. Цветки томатов сорта «Штамбовый карлик»: вверху — исходная форма; внизу — стерильная форма, полученная на γ -поле при облучении в суммарной дозе 2,095 кр.

в которых сформировалась фертильная пыльца. Ввиду того что стерильные цветки томатов не имели пыльников, опыление цветков не происходило и они, как правило, осыпались.

При искусственном опылении пыльцой из цветков фертильных растений той же линии томатов завязывались плоды, в которых сформировались семена.

Растения томатов «Штамбовый карлик», имеющие стерильные цветки, отличались по внешнему виду от растений исходного сорта. Листья их в верхней части растения имели более крупные доли с округлыми краями, на ощупь они казались более кожистыми и грубыми. Растения со стерильными цветками имели более интенсивную зеленую окраску и зацвели позднее исходного сорта (рис. 4).

Растение с цветками гетеростильного типа выделено в четвертом семенном поколении в сорте «Талалихин» из семьи 133-40, в варианте облучения семенных растений в суммарной дозе 2,557 кр. Цветки этого типа имеют согнутые у основания пыльники и выступающий пестик (рис. 5). Определение жизнеспособности пыльцы показало, что половина пыльцевых зерен стерильные. Вследствие того что опыление своей пыльцой затруднено, большинство цветков осыпается, завязываются только единичные плоды.

Морковь. Семенные растения моркови «Нантская» в течение вегетации на γ -поле получили суммарные дозы γ -лучей 1,251; 2,968 и 10,570 кр. В 1963 г. в первом семенном поколении у растений второго года жизни выявлялись формы с мужской стерильностью. В каждом варианте опыта было высажено не менее 50 растений.

Во всех вариантах облучения моркови, а также у контрольных растений выделено по 1—2 стерильных растений (за исключением варианта облучения γ -лучами в дозе 10,570 кр, в котором из 60 растений выделено 4 с мужской стерильностью цветков).



Рис. 4. Растение томатов с мужской стерильностью цветков (сорт «Штамбовый карлик»).

Тычиночные нити у цветков с мужской стерильностью совершенно не просматриваются, так как находятся в согнутом состоянии.

При просмотре пыльников, взятых со стерильных цветков, под микроскопом в них не было обнаружено пыльцевых зерен.

Свекла. Семенные растения свеклы «Плоская грибовская» облучались на γ -поле в суммарных дозах 1,145; 2,968 и 12,610 кр.

В 1963 г. в первом семенном поколении у растений второго года жизни были просмотрены все цветущие растения.

В контрольном варианте, а также в вариантах облучения 1,145 и 2,968 кр не было обнаружено растений с мужской стерильностью цветков.

В варианте облучения 12,610 кр из 42 семенных растений выделено одно растение с мужской стерильностью. Из пыльников этого растения в отличие от обычных растений пыльца при встряхивании растений, как правило, не высыпалась. Пыльники отличались коричнево-серым цветом и содержали более мелкие (в сравнении с контролем) пыльцевые зерна.

При исследовании пыльцевых зерен со стерильного растения под микроскопом было установлено, что они нежизнеспособные.



Рис. 5. Цветки томатов «Талалихин»:

вверху — исходная форма; внизу — гетеростильная форма, полученная в результате облучения семенных растений на γ -поле в суммарной дозе 2,557 кр.

Лук. Семена лука сортов «Ростовский репчатый» и «Стригуновский» облучались γ -лучами в дозе 5 и 10 кр. Лук-севок сорта «Бессоновский» облучался в дозе 0,600 кр, лук-матка сорта «Ростовский репчатый» — 0,600 и 0,800 кр.

На γ -поле семенные растения лука облучались в течение всего вегетационного периода. Суммарные дозы облучения по сорту «Стригуновский» составили 1,006 и 1,880 кр, а по сорту «Ростовский репчатый» — 1,006 и 2,811 кр.

В результате облучения в лабораторных условиях семян лука в дозах 5 и 10 кр в первом семенном поколении у сорта «Ростовский репчатый» выделено 5—7% растений с мужской стерильностью цветков (табл. 5). У сорта «Стригуновский» в тех же условиях таких растений оказалось значительно больше — 53—63%.

Несколько большее количество растений с мужской стерильностью по обоим сортам выделено в варианте облучения в меньшей дозе — 5 кр.

Во втором семенном поколении лука проводилось изучение растений, полученных в результате облучения лука-матки и лука-севка γ -лучами в дозах 0,600 и 0,800 кр. У сорта «Ростовский репчатый» при облучении лука-матки выделено 2—2,7% растений, а по сорту «Бессоновский» в результате облучения лука-севка — 4% растений с мужской стерильностью.

В результате облучения семенников лука второго года жизни на γ -поле у сорта «Ростовский репчатый» в первом семенном поколении не было выявлено растений с мужской стерильностью, тогда как у сорта «Стригуновский» получено в тех же условиях

Получение форм лука с мужской стерильностью цветков
в результате облучения семян, севка, матки
и семенных растений γ -лучами Co^{60}

Изучаемое поколение	Название сорта	Объект облучения	Суммарная доза облучения, кр	Количество растений с мужской стерильностью цветков, %
<i>Облучение в лабораторных условиях</i>				
Первое	«Стригуновский»	Семена	5	63
	»	»	10	53
	«Ростовский репчатый»	»	5	7
	»	»	10	5
Второе	»	Матка	0,600	2,7
	»	»	0,800	2
	«Бессоновский»	Севок	0,600	14
<i>Облучение на γ-поле</i>				
Первое	«Стригуновский»	Семенные растения	1,006	49
	»	То же	1,880	38
	«Ростовский репчатый»	»	1,006	0
	»	»	2,811	0

38—49% растений с мужской стерильностью цветков. В данном случае, как и в других наших опытах, проявилась большая радиационная устойчивость сорта «Ростовский репчатый», чем у «Бессоновского» и «Стригуновского».

В результате просмотра семенных растений лука в контрольных вариантах среди растений сортов «Ростовский репчатый» и «Бессоновский» не было обнаружено стерильных форм. У сорта «Стригуновский» было найдено несколько стерильных растений в посадках обычным необработанным семенным материалом.

Семенные растения лука со стерильными цветками по внешнему виду несколько отличались от растений обычного фертильного типа. Соцветия растений со стерильными цветками в отличие от фертильных растений были менее яркими, имели меньший размер зонтиков (рис. 6 и 7). Пыльца из пыльников стерильных растений обычно не высыпается, и в результате прикосновения к ним руки не окрашиваются, тогда как при прикосновении к пыльникам фертильных растений пыльца остается на руке. Пыльники стерильных растений под микроскопом имеют щуплый вид, меньшие размеры, бледно-желтый или коричневый цвет.

Обнаружены пыльники совершенно без пыльцевых зерен. В тех же пыльниках, в которых содержалась пыльца, пыльцевые зерна были бесформенными и при фиксации ацетокармином не окрашивались, т. е. были нежизнеспособными.

Изучение семенных растений, полученных в результате вегетативного размножения путем посадки пристрелочными луковичками, показало, что признак мужской стерильности цветков передается по наследству. Это указывает на возможность использования форм с мужской стерильностью цветков в гибридном семеноводстве в целях облегчения получения гибридных семян.

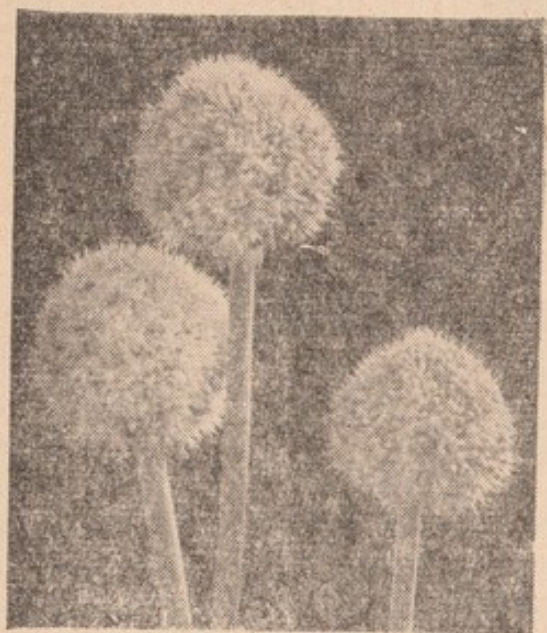


Рис. 6. Фертильные соцветия исходного сорта лука «Ростовский репчатый».

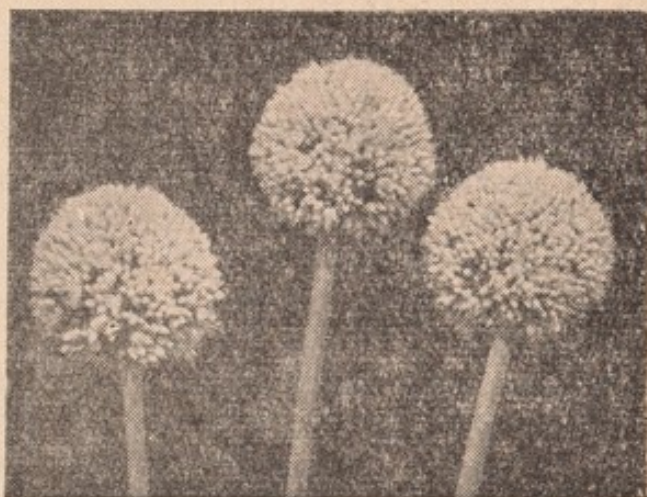


Рис. 7. Стерильные соцветия лука «Ростовский репчатый», полученные в результате облучения семян γ -лучами в суммарной дозе 10 кр.

Таким образом, облучение семян овощных культур γ -лучами и облучение семенных растений на γ -поле позволяют получить в последующих поколениях новые хозяйственно-ценные формы, отличающиеся повышенной скороспелостью, урожайностью, устойчивостью к болезням, лучшей приспособленностью к механизированному возделыванию, а также формы с мужской стерильностью и гетеростильными цветками, которые облегчают получение гибридных семян. Выявлена также возможность получения форм с сигнальными признаками.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ НОВЫХ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ФОРМ ТОМАТОВ

М. И. КУЛИК, И. А. ЯКОВЛЕВА

Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск

Томаты — один из объектов, на котором довольно интенсивно испытывались методы искусственного получения мутаций с помощью ионизирующих излучений. Наиболее часто эти исследования проводились с использованием рентгеновских и γ -лучей [1—7]. В отдельных работах применялись также нейтроны и радиоактивные изотопы. В обширных исследованиях Штуббе [1—5] в результате обработки семян томатов рентгеновскими лучами получено около 500 различных типов мутаций преимущественно рецессивного характера, затрагивающих различные морфологические и физиологические признаки растения. Представляло значительный интерес изучение возникновения у томатов мутаций, затрагивающих такие количественные признаки, как продолжительность периода вегетации, величина урожая и другие, а также сравнение частоты возникновения различных типов мутаций при воздействии разными видами ионизирующих излучений.

Целью нашего исследования, начатого в 1958 г., было сравнительное изучение мутагенного действия γ -лучей и тепловых нейтронов и их эффективности в получении мутаций, имеющих практическое значение. При этом имелось в виду также выяснить оптимальные дозы указанных излучений. В качестве исходного материала для работы были использованы сорта «Бизон 639», «Пушкинский 1853», «Грунтовый десертный» и «Штамбовый карлик».

Облучению подвергались сухие семена урожая 1956 г. При этом использовались следующие дозы γ -излучения: 1; 5; 10; 15; 20 и 25 кр, и потоки тепловых нейтронов: $1 \cdot 10^9$; $4 \cdot 10^9$; $1 \cdot 10^{10}$; $4 \cdot 10^{10}$; $1 \cdot 10^{11}$; $1 \cdot 10^{12}$ и $4 \cdot 10^{12}$ нейтрон/см².

Видимые мутации учитывались во втором поколении растений (M_2), для получения которого с каждого растения первого поколения брались семена не менее чем из трех плодов. Семена из каждого плода высеивались отдельными семьями. Наблюдения над растениями каждой семьи проводились в течение всего вегетационного периода. В процессе этих наблюдений учитывались изменения по высоте растений, интенсивности зеленой окраски, величине и форме листьев, плодовитости, времени созревания плодов, величине, форме и количеству плодов и др. Выявление

мутаций продолжалось и в третьем поколении. В третьем и в последующих поколениях проверялась также наследственная устойчивость выделенных изменений и изучались их биологические особенности и практическая ценность. Из 2416 семей M_2 (включая семьи контрольной серии) в 401 семье были обнаружены мутантные растения, в том числе в 274 семьях из 1431 после воздействия γ -лучами и в 123 из 754 после воздействия нейтронами [6]. Частота семей, содержащих мутантные формы растений, при разных дозах этих воздействий представлена в табл. 1. Если не принимать во внимание дозу γ -лучей в 20 кр, после которой выживаемость растений M_1 была очень незначительной, то можно сказать, что использованные нами дозы обоих видов излучений дали приблизительно одинаковую частоту мутаций в M_2 (15,1—25,2% семей с изменениями в одном случае и 12,6—20,4% в другом). Если же сравнить качество мутаций, вызванных γ -лучами и тепловыми нейтронами, то в этом отношении имеются несомненные отличия. При одинаковой общей частоте мутаций, вызванных γ -лучами и тепловыми нейтронами (соответственно 19 и 16,4%), типов мутаций в первом случае было в несколько раз больше, чем во втором.

Из табл. 1 видно также, что все мутационные изменения по признакам взрослых растений, наблюдавшиеся в данном исследовании, относились к 119 мутантным типам. Из них в материа-

Таблица 1

Частота и типы мутаций, вызванных γ -лучами и тепловыми нейтронами [6]

Вид излучения и доза, кр	Число изученных семей	Количество семей с изменениями, %	Число типов мутаций	Вид излучения и доза, нейтрон, см ²	Число изученных семей	Количество семей с изменениями, %	Число типов мутаций
Контроль γ -лучи:	152	2,6	—	Контроль Тепловые нейтроны:	79	0,3	—
1	424	15,1	40	$1 \cdot 10^9$	215	18,1	13
5	478	19,2	45	$4 \cdot 10^9$	199	14,6	8
10	257	18,3	25	$1 \cdot 10^{10}$	183	12,6	14
15	258	25,2	35	$4 \cdot 10^{10}$	157	20,4	14
20	14	42,9	6				
Всего по γ -лучам	1431	19,0	109*	Всего по тепловым нейтронам	754	16,3	28*

* 109 типов мутаций, полученных в опыте с воздействием γ -лучами, и 28 типов, полученных в опыте с воздействием тепловыми нейтронами, не являются суммами числа типов вызванных разными дозами этих излучений так как некоторые типы мутаций возникали при нескольких или при всех применявшихся дозах излучения. Например, тип мутаций, характеризующийся светло-зеленой окраской листьев возникал после воздействия γ -лучами в любой дозе, указанной в таблице; тип карликовой бесплодной мутации возникал после воздействия γ -лучами в дозах 15 и 20 кр, а плодовой карлик с поникающими листьями — только после γ -облучения в дозе 10 кр.

Таблица 2

Разнообразие типов изменений, вызванных γ -излучением в разных дозах

Доза, кр	Число изученных семей	Количество типов мутаций		Количество типов мутаций с полезными признаками	
		Всего	на 100 изученных семей	Всего	на 100 изученных семей
1	424	40	9,4	17	4,01
5	478	45	9,4	13	2,72
10	257	25	9,7	3	1,16
15	258	35	13,5	7	2,71

ле, обработанном γ -лучами, возникло 109 типов, а в материале, обработанном тепловыми нейтронами, — 28 (в четыре раза меньше). Среди последних 18 типов были сходны с типами, встречающимися и после воздействия γ -лучами. Этим и объясняется то, что общее число типов мутаций, полученных в данном исследовании, составляло 119 (109 + 10). Доля мутантов с полезными признаками, полученных в результате γ -облучения, была также больше (29,1%), чем мутантов, вызванных тепловыми нейтронами (21,4%). Достаточно большое число типов изменений, вызванных γ -лучами (109), позволяет сравнить разнообразие мутаций при разных дозах этого излучения.

Как видно из табл. 2, наибольшее число типов мутаций на 100 изученных потомств получено после воздействия γ -лучами в дозе 15 кр, после которого наблюдалась также наиболее высокая частота мутаций (см. табл. 1). Однако число типов мутаций с полезными признаками было наибольшим (4,01 на 100 изученных семей) после облучения γ -лучами в дозе 1 кр, после которого частота мутаций была наименьшей. Данные, полученные после облучения в дозе 20 кр, не приняты во внимание в связи с тем, что в этом случае выжило всего лишь 14 растений M_1 .

Таким образом, наибольший выход мутантов с полезными признаками в нашем исследовании наблюдался не при дозах облучения, обеспечивающих наибольшую частоту мутаций, а при дозе в 1 кр, при которой частота мутаций была наименьшей. По всей вероятности, это связано с менее угнетающим действием облучения в этой дозе на растения M_1 . Подтверждением этого служат данные табл. 3 о частоте морфологических аномалий, наблюдавшихся среди растений M_1 .

Эти данные показывают, что число растений с аномалиями резко возрастало уже при облучении в дозе 5 кр и достигало максимума при повышении дозы до 10 и 15 кр. Параллельно с повышением частоты морфологических аномалий в M_1 происходило повышение частоты хромосомных aberrаций, наблюдавшихся в меристематических клетках зародышевых корешков из облученных семян. Так, после облучения семян в дозах 5; 10; 15 и

20 кр количество клеток с хромосомными aberrациями составляло соответственно 34,6; 40,4; 50,8 и 66,4%.

Таблица 3

Частота морфологических аномалий,
вызванных γ -лучами

Доза, кр	Количество растений с морфологическими аномалиями %
1	2,2
5	18,7
10	39,5
15	37,2
20	1,9

Приведенные выше данные не подтверждают точки зрения Гауля [8], согласно которой более целесообразно применять высокие дозы облучения, при которых выживают не более 10—20% растений M_1 . В этом случае, по его мнению, частота обнаруживаемых в M_2 мутаций может быть удвоена по сравнению с облучением в дозе, обеспечивающей выживание 50% растений M_1 . Наши данные показывают, что важно подбирать дозу мутагенного воздействия не только по общей частоте вызываемых ею мутаций, но и по их качеству. Особое внимание при этом должно обращаться на выход практически ценных мутаций.

Тщательное изучение эффективности разных мутагенных факторов и разной их дозировки применительно к разным видам растений является поэтому одной из важнейших задач в разработке методов использования экспериментальных мутаций в селекции растений.

Практическая ценность экспериментально вызванных мутаций

Как отмечалось выше, доля мутантов с отдельными практически ценными признаками составляла 21,4% в опытах с использованием в качестве мутагенного фактора тепловых нейтронов и 29,1% в опытах с γ -лучами. Всего в настоящем исследовании среди растений M_2 выделено 637 таких мутантов. Большинство их не могло быть использовано непосредственно в производстве, а представляло лишь материал для гибридизации. Однако часть мутантов из этой группы характеризовалась некоторыми улучшенными качествами, заслуживавшими серьезного внимания. К числу их относились более раннее созревание, повышенная урожайность, улучшенная форма и увеличенный размер плодов, компактная форма куста и др.

Для дальнейшего испытания на продуктивность нами были отобраны более 400 потомств отдельных мутантов, отличавшихся

Таблица 4

Динамика сбора урожая зрелых плодов мутантных форм томатов

Мутанты	Урожай <i>т га</i>			
	1-й сбор	2-й сбор	3-й сбор	4-й сбор
1962 г.				
«Пушкинский 1853» (исходная форма)	4,0	9,0	18,9	39,2
474/2	9,6	15,7	26,2	42,9
505/4	7,7	14,4	25,9	40,8
868/2	7,9	13,8	26,6	44,3
514/9	7,9	13,4	25,2	44,3
245/11	9,6	15,9	27,8	42,7
1963 г.				
«Пушкинский 1853» (исходная форма)	1,1	7,9	17,5	27,6
474/2	1,5	11,6	23,4	34,8
505/4	0,7	8,7	17,6	27,0
868/2	0,9	8,0	15,6	27,1
514/9	0,9	8,9	19,0	31,0
245/11	1,6	12,5	23,2	35,1

в M_2 названными качествами. Значительную группу среди них составляли потомства мутантных растений, отличавшихся более ранним созреванием. В этом испытании более 200 потомств в той или иной степени превзошли по урожайности исходную форму. В числе их 47 потомств были выделены в качестве более скороспелых, чем исходные сорта «Пушкинский» и «Бизон», из которых они получены. Из них 10 потомств по урожаю зрелых плодов за вегетационный период превысили также наиболее скороспелые стандарты [9].

В 1961—1963 гг. продолжалось изучение лучших из этих линий в отношении раннеспелости, урожайности и вкусовых качеств. В течение последних двух лет это изучение проводилось нами по методике Государственной комиссии по сортоиспытанию.

В табл. 4 представлены данные о динамике сбора урожая зрелых плодов пяти более раннеспелых мутантов в сравнении с исходным сортом за 1962 и 1963 гг. Эти данные показывают, что в 1962 г. урожай зрелых плодов всех пяти мутантов в течение всего периода сбора плодов был больше, чем у исходной формы. Это превышение на разных этапах сбора достигало 3,0—5,5; 4,5—7,0; 6,0—8,0 и 1,5—5,0 *т/га*. В 1963 г. (очень засушливом и жарком) только три из указанных пяти мутантов превзошли исходный сорт по урожаю зрелых плодов на каждую дату сбора на 0,5; 1,0—4,6; 5—5,9 и 3,4—7,5 *т/га*. Два мутанта (505/4 и 868/2) в том же году оставались на уровне исходного сорта, хотя в те-

**Урожай зрелых плодов мутантных форм томатов,
вызванных воздействием γ -лучей**

Мутанты	Урожай, т га		Вкусовая оценка по пятибалльной системе
	по данным учета в коллекционном питомнике в 1960 г.	средний за 1961— 1963 гг. по данным предварительного и конкурсного сортоиспытаний	
«Пушкинский 1853» (ис- ходная форма)	7,5	26,2	3,5
245/11	19,2	38,9	4,0
868/2	17,1	35,3	4,3
514/9	19,8	36,2	4,1
899/9	16,4	33,8	4,0
356/2	15,6	37,3*	—
505/4	17,6	33,1	4,2
246/17	16,5	36,0*	—
474/2	22,3	31,4	4,2
263/3	17,6	37,1**	3,8
461/16	25,9	38,1**	3,6
867/5	19,5	35,3**	3,9
«Сибирский скороспелый» (стандарт)	—	30,3	3,7
«Бизон» (стандарт)	9,0	33,0	3,6

* Среднее за 1961 и 1962 гг.

** Среднее за 1962 и 1963 гг.

чение трех предыдущих лет они также значительно превышали по скороспелости исходный и районированные сорта. Это видно из табл. 5, в которой приведены урожаи зрелых плодов за вегетационный период по нескольким, в том числе и указанным выше, мутантам за несколько лет.

Разное поведение мутантных форм 505/4 и 868/2 в разные годы является, по нашему мнению, одним из тех неоднократно отмечавшихся в литературе [8, 10—13] случаев, когда на проявление некоторых мутационных изменений оказывают влияние различные внешние условия и генная среда. В частности, Эндлих [13] описал доминантную мутацию у томатов, которая в гомозиготном состоянии оказывала летальное действие, а в гетерозиготном состоянии степень выраженности мутантного признака сильно варьировала в различных условиях вплоть до полной рецессивности при слабом освещении и высокой температуре. Повидимому, формы 505/4 и 868/2 отличаются от других раннеспелых мутантных форм по их реакции на температуру, степень увлажнения почвы и другие условия.

Приведенные в табл. 4 и 5 мутантные формы томатов являются не только более раннеспелыми, они имеют также более крупные плоды, а некоторые из них (включая 505/4 и 868/2) и

значительно лучшие, чем у исходного и районированных сортов, вкусовые качества (см. табл. 5).

Имеются основания предполагать, что некоторые из проверяемых нами мутантных форм окажутся выгодными для непосредственного использования в производстве. Многие другие представляют интерес для использования их в гибридизации с другими мутантами и с культивируемыми сортами с целью сочетания в гибриде различных положительных качеств, а также с целью возможного усиления ценных качеств мутантов, получения эффекта гетерозиса и т. п.

В соответствии с этим нами проведены скрещивания многих полученных в наших исследованиях мутантов между собой и с другими формами. Гибриды от этих скрещиваний изучаются с точки зрения их практической ценности.

Из изложенного выше можно сделать вывод, что экспериментальное получение мутаций у томатов является важным дополнительным источником новых форм этой культуры, ценных для производства и для селекционной работы. Поэтому метод экспериментального получения мутаций должен занять свое место в практике селекции томатов наряду с другими методами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Stubbe H. Kulturpflanze, 5, 190 (1957).
2. Stubbe H. Kulturpflanze, 6, 89 (1958).
3. Stubbe H. Kulturpflanze, 7, 82 (1959).
4. Stubbe H. Kulturpflanze, 8, 110 (1960).
5. Stubbe H. Kulturpflanze, 9, 58 (1961).
6. Кулик М. И. «Докл. АН СССР», 138, № 1, 211 (1961).
7. Хвостова В. В. и др. «Радиобиология», 2, 790 (1962).
8. Gaul H. Mutation and plant breeding, NAS—NRC, Pub. 891, 206 (1961).
9. Кулик М. И. «Радиобиология», 1, 624 (1961).
10. Gustafsson A. Acta agric. scand., 4, 601 (1954).
11. Hallquist C. Hereditas, 39, 236 (1953).
12. Густафссон О., Тедин О. Радиоактивные излучения и селекция растений. М., Изд-во иностр. лит., 1957.
13. Endlich J. Kulturpflanze, 7, 131 (1959).

ПОЛУЧЕНИЕ ХОЗЯЙСТВЕННО-ПЕРСПЕКТИВНЫХ МУТАНТОВ У ТОМАТОВ ПОД ДЕЙСТВИЕМ γ -ЛУЧЕЙ И ЭТИЛЕНИМИНА

В. В. ХВОСТОВА, В. Д. ТУРКОВ, Л. В. НЕВЗГОДИНА.

З. И. ЕСИПОВА, Е. В. ВИНОГРАДОВА

Институт биофизики АН СССР,
Лаборатория радиационной генетики, Москва

В Лаборатории радиационной генетики Института биофизики ведется работа по получению мутантов у томатов [1] под действием различных мутагенных факторов с целью разработки практических приемов применения разных мутагенов в селекции.

В качестве исходного материала был взят сорт «Снигиревский 22», выведенный в экспериментальном хозяйстве биологического отделения АН СССР (Снигири). В настоящее время этот сорт проходит государственное сортоиспытание. Растения сорта 22 среднеспелые, период от появления всходов до первого сбора составляет 105—110 дней. Куст полуштамбовый, мощный, объем куста 1260 см³ (это большой недостаток исходного сорта). Плоды средние, средний вес 60—100 г, округлой формы, красные, поверхность гладкая, слегка ребристая у основания. Индекс формы 0,9—0,96. В плоде 5—7 камер радиального расположения, семян — среднее число.

В 1958 г. на воздушно-сухие семена томатов воздействовали γ -лучами в дозах 20, 30 и 40 кр, после чего семена были посеяны в теплице.

Оказалось, что доза 40 кр летальная, а 30 кр сильно снизила всхожесть (выжило 16% растений). При воздействии же γ -лучами в дозе 20 кр не наблюдалось снижения всхожести и жизнеспособности растений; рост проростков также не тормозился, напротив, в теплице была отмечена его стимуляция. Развитие растений из семян, облученных в дозе 20 кр, шло также быстрее, чем контрольных: цветение и завязывание плодов наблюдались у них на 2,5 недели раньше.

В 1959 г. семена того же сорта были обработаны этиленимином, обработка проводилась в течение 24 ч при концентрации 0,04; 0,03; 0,02; 0,01 об. %. При наибольшей концентрации (0,04 об. %) наблюдались снижение всхожести семян, гибель проростков (выжило 32,5%) и торможение их роста.

Таким образом, 0,04%-ный раствор этиленимина сильно повреждал проростки. Эти растения были высажены в поле и собраны с них плоды. С растений M_1 плоды были собраны в теплице в течение весны — лета 1959 г. Для получения поколения M_2 были посеяны семена в 1960 г. Семена из каждого плода высевали

семьями отдельно по 20 растений в семье. Также по семьям были высеяны семена из плодов, собранных с растений, развившихся из семян, обработанных этиленимином. В период развития растений вели отбор измененных растений по окраске, форме листьев, форме и размеру куста, форме и окраске плодов, числу плодов, а главное, по срокам их созревания.

Из 234 изученных семей M_2 , полученных после воздействия γ -лучами, с изменениями оказались 153, из которых 118 унаследовали эти изменения и в следующем году (50%). А из изученных семей, полученных после воздействия этиленимином, с изменением оказалось 60 семей, изменения унаследовались у 42 (19%). После воздействия γ -лучами семей с наследственными изменениями оказалось в 2,5 раза больше, чем после воздействия этиленимина. Со всех измененных растений были собраны плоды. Семена из них для получения M_3 были высеяны в 1961 г. отдельными семьями. Через каждые 10 мутантных семей высаживали 1 ряд стандарта № 22. Большинство изменений оказалось наследственным (табл. 1).

В некоторых случаях по отдельным признакам наблюдалось расщепление.

Все полученные нами мутанты можно разбить на следующие группы: 1) измененная окраска листа; форма листа; 2) измененная форма куста; 3) измененная форма плода; 4) измененное развитие: а) раннеспелые; б) позднеспелые.

Таблица 1

Количество семей M_2 , в которых были обнаружены изменения формы томатов

Мутаген	Число изученных семей	Число семей с изменениями в 1961 г.	Число семей с наследственными изменениями (по данным 1961 г.)	Количество семей с мутантами, %
Гамма-лучи:				
20 кр	180	120	95	$52,8 \pm 3,7$
30 кр	54	33	23	$42,6 \pm 6,7$
Всего	234	153	118	$50,4 \pm 3,27$ (среднее)
Этиленимин:				
0,01%	75	27	21	$28,0 \pm 5,2$
0,02%	52	12	7	$13,5 \pm 4,8$
0,03%	50	13	9	$18,0 \pm 5,8$
0,04%	23	8	5	$21,7 \pm 8,6$
Всего	200	60	42	$21,0 \pm 2,9$ (среднее)
Контроль	30	—	—	—

Часто у отдельных растений встречалось сочетание нескольких измененных признаков: карликовые растения с мелкими листьями, листья светлые, скрученные вниз, плетистые растения с темными листьями и т. д. Отмечена некоторая специфичность в действии мутагенов: после воздействия γ -лучей было выделено 16 карликовых форм, а после обработки этиленмином — ни одной.

Хозяйственный интерес представляют раннеспелые карликовые типы мутантов (они же устойчивы к фитофторе). В 1960 г. было отобрано 10 растений, которые дали самые первые красные плоды 17—24 июля. В 1961 г. созревание первых плодов было отмечено 19—20 июля, тогда как плоды у исходного сорта созрели лишь к 5 августа. Был произведен учет урожая красных и зеленых плодов на одно растение у раннеспелых семей и соответственно у стандарта. Оказалось, что в 1961 г. у раннеспелых семей № 333 и 297 общая урожайность была несколько ниже, чем у стандарта, но урожай красных плодов на 1 сентября был в 1,5—2 раза выше.

Из карликовых форм наиболее интересной была однородная семья № 67, выделенная в 1961 г.: растения этой формы в 2 раза ниже (23 см) контроля (45—50 см); объем куста в среднем 595 см³, у контроля — 1260 см³. Листья мелкие, края загнуты кверху (лодочкой); форма плодов плоская (индекс — 0,5, у контроля — 1); начало созревания — 29 июля (у стандарта 5 августа); при созревании приобретают темно-красную окраску; плоды малосемянные, редко можно получить 1,5—2 десятка семян из плодов. Мелкие плоды совсем не имеют семян, а при просмотре пыльцы под микроскопом оказалось, что количество стерильной пыльцы достигает 50%, возможно, это объясняется наличием хромосомных перестроек. Особенностью этого номера является «самонормирование» плодов на растении. На кусте остается только 4—5 плодов, остальные завязи сбрасываются. Дозариваются плоды очень быстро, лежкость их около месяца. Биохимический анализ плодов, произведенный Ленинградским сельскохозяйственным институтом, показал, что по количеству общих сахаров и кислот карликовые формы значительно превосходят контроль:

	№ 67	Контроль
Сухое вещество. %	7,4	6,6
Сумма сахаров на сырой вес. %	2,58	1,74
Кислотность (в пересчете на яблочную кислоту)	0,95	1,06
Отношение сахар:кислота	2,7	1,6

Эта форма, по-видимому, особенно интересна для закрытого грунта. Из-за малой площади питания сажать эти растения можно вдвое гуще, чем растения стандарта (рост их ограничен).

Раннеспелая семья № 333 — растение чуть ниже контроля, слабооблиственное. Листья жесткие, лодочкообразные. Плоды

мелкие, их много, ярко-красные, гладкие, округлые, с 3—5 камерами неправильной формы. Дозариваются плоды очень быстро, лежать могут до месяца.

Растения семьи № 297 имеют куст, по высоте мало отличающийся от стандарта, но листья более мелкие, темные; плоды темно-красные, у плодоножки темно-зеленые, округлые, на вкус очень сладкие.

Семья № 8 напоминает № 333, но плоды гораздо крупнее.

В 1962 г. из-за неблагоприятных погодных условий не удалось получить зрелые плоды на открытом грунте ни у одного растения. Однако дозаривание плодов в бумажных пакетах у раннеспелых форм № 333 и 297 проходило интенсивнее и лучше, чем у контроля. Эти неблагоприятные погодные условия в 1962 г., вызывающие сильное развитие фитофторы, явились для томатов как бы провокационным фоном, на котором четко выявились растения, устойчивые к фитофторе. Наиболее устойчивыми оказались мутанты № 333 и 67.

Из табл. 2 видно, что самый низкий балл пораженности плодов фитофторой оказался у семьи № 333 (при этом была использована пятибалльная шкала: 0 баллов — здоровое растение, 5 баллов — все растение поражено). Из всех плодов этой семьи поражены были только 67%, тогда как у контроля пораженность равнялась 5 баллам, а количество пораженных плодов составляло 100%. Эти мутанты (№ 333 и 67) проявили себя устойчивыми к фитофторе и в условиях Ленинградской области, где проводилась аналогичная работа на опытном поле лаборатории селекции плодо-овощных культур Ленинградского сельскохозяйственного института под руководством проф. И. А. Веселовского.

Таблица 2

**Пораженность растений и плодов фитофторой
(в условиях Подмосковья)**

Мутант	Пораженность плодов, балл	Количество пораженных плодов, %
Контроль	5	100
№ 333	3	67
№ 67	4	80
№ 8	3—4	70
№ 297	4	86
№ 12	3—4	70

Данные о пораженности растений и плодов фитофторой представлены в табл. 3.

В качестве контроля были взяты гибриды томатов местных ленинградских сортов.

В 1963 г. было высеяно 675 растений мутанта № 67. Все растения № 67 были однородные, но среди них 2 были совсем без

пасынков. Предполагается дальнейшее изучение и размножение этих растений. Вообще с мутантной линией № 67 необходимо до

Таблица 3

Пораженность растений и плодов фитофторой
(в условиях Ленинградской обл.)

Мутант, сорт	Поражен- ность, балл	Количество пораженных плодов на 15.IX 1962 г. %
№ 333	2—3	44,8
№ 67	1—2	29,8
«Скороспелка 1165» . .	4—5	98,0
«Штамбовый Алпатьева 905-а»	4—5	97,5

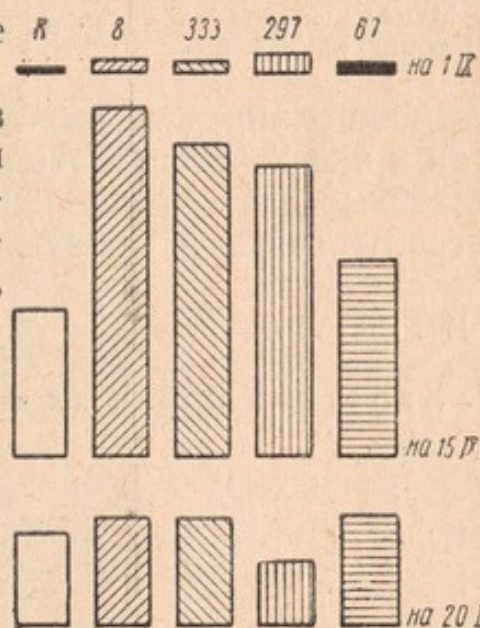
сдачи в производственное испытание провести селекционную работу. Растения этой линии проявили также и в 1963 г. устойчивость к фитофторе и вершинной гнили. В 1963 г. была учтена урожайность и динамика созревания плодов у раннеспелых форм № 333, 8, 297, 67 и соответствующего стандарта.

Как видно из табл. 4, средний уро

Таблица 4

Средний урожай томатов на один куст

Мутант	Вес, г	Число растений
Контроль	721	581
№ 67	590	675
№ 333	743	1166
№ 297	762	497
№ 8	726	390



Динамика созревания плодов томатов у исходной формы «Снигиревский 22» (К) и у испытывавшихся мутантов (№ 8, 333, 297 и 67) со всех высаженных растений.

жай всех плодов (зеленых и красных) на один куст у № 333, 297 и 8 не ниже, а несколько выше, чем у стандартного сорта «Снигиревский 22». По урожаю красных плодов мутантные формы значительно превосходят стандарт: № 8 дал 83% красных плодов, № 333—77%, № 297—67% при 44% зрелых плодов в контроле.

Динамика созревания плодов в 1963 г. в экспериментальном хозяйстве «Снигири» (Московская обл.) показана на рисунке.

Данные испытаний в условиях Ленинградской области мутантов № 67 и 33 при сравнении их с районированными сортами приведены в табл. 5.

Таблица 5

Сводная таблица по урожайности, фитопатологическим
и биохимическим показателям для томатов за лето 1963 г.
в условиях Ленинградской области

Мутант, сорт	Число растений	Средний урожай плодов с одного куста, г	Фитопатоло- гические по- казатели		Биохимические показатели		
			пораженность растений фи- тофторой, балл	количество пораженных фитофторой плодов на куст, %	содержание аскорбиновой кислоты мг %	сумма саха- ров (по Берт- рану), %	соотношение сахар : кис- лота
333	280	600	2	15,2	19,84	3,1	4,3
67	240	370	3	40,5	24,18	4,3	4,6
«Штамбовый Алпатьева 903-а»	70	350	5	95,0	19,4	2,98	3,3
«Скороспелка 1165»	60	375	5	100,0	21,16	3,19	3,5

Таким образом, как под действием γ -лучей (№ 8, 333, 67), так и под действием этиленimina (№ 297) удалось получить интересные для селекционера формы. Мутанты № 333 и 8 будут испытываться в производственных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Хвостова В. В. и др. «Радиобиология», 2, 790 (1962).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАДИАЦИИ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ФОРМ КАРТОФЕЛЯ

Н. Д. ТАРАСЕНКО, Е. А. СОЛОМКО

Институт цитологии и генетики СО АН СССР. Новосибирск

Картофель является исключительно благоприятным объектом для применения метода экспериментального получения мутаций в селекции. Вегетативное размножение и однолетний цикл развития этой культуры открывают значительно большие возможности для успешного использования этого метода на картофеле по сравнению с другими культурами.

Различные по своему значению и сложности селекционные задачи могут решаться на этой культуре путем обработки мутагенными факторами как вегетативных частей растения, так и семян и генеративных органов. Во всех этих случаях вегетативное размножение позволяет быстро закреплять и доводить до практического использования различные наследственные изменения, в том числе и такие, которые при половом размножении сопряжены с многими осложнениями: нарушением мейоза, бесплодием, гибелью зародышей и др.

Лаборатория экспериментального мутагенеза Института цитологии и генетики СО АН СССР проводит исследования по применению различных мутагенных факторов для получения мутаций у картофеля в течение ряда лет.

В настоящем сообщении излагаются некоторые результаты сравнительного изучения мутагенной эффективности γ - и рентгеновских лучей, быстрых нейтронов и этиленимина при воздействии ими на семена, клубни и черенки картофеля.

1. Воздействие мутагенными факторами на семена картофеля

Использование семян картофеля для обработки мутагенными факторами позволяет сочетать метод экспериментального получения мутаций с внутривидовой и межвидовой гибридизацией. Получение мутаций у гибридного материала выгодно тем, что оно значительно расширяет пределы изменчивости. Это происходит за счет того, что возникновение мутаций типа хромосомных перестроек расширяет возможности рекомбинации различных признаков. Последнее осуществляется в результате того, что путем хромосомных перестроек удастся разъединять многие тесно

сцепленные признаки, наследующиеся обычно совместно. После разрыва сцепления они получают возможность комбинироваться с другими признаками независимо друг от друга. Эта возможность приобретает исключительно важное значение при отдаленной гибридизации, когда требуется перенести какой-либо единичный важный признак из генома дикого вида в геном культурного растения, не нарушая существенно сложившейся системы признаков культурного сорта. Этот путь уже дал весьма интересные результаты при отдаленной гибридизации зерновых культур [1—3].

Большое теоретическое и практическое значение имеют исследования по получению мутаций, снимающих нескрещиваемость у некоторых растений [4], а также по повышению процента кроссинговера [5—8] или вызывания его в участках хромосом, в которых он не происходит естественно.

Все указанные проблемы и пути их решения имеют значение также и в селекции картофеля с использованием отдаленной гибридизации.

В некоторых наших исследованиях [9, 10] показано, что обработка семян картофеля ионизирующими излучениями и некоторыми химическими соединениями, расширяя амплитуду изменчивости количественных и качественных признаков, увеличивает возможности для отбора. Таким путем нами получены формы, отличающиеся повышенной урожайностью, повышенным содержанием крахмала и белка и др. В табл. 1 приведены данные об изменчивости сеянцев картофеля по продуктивности.

Из табл. 1 видно, что как γ -лучи, так и быстрые нейтроны увеличивали изменчивость сеянцев по продуктивности, при этом последний вид излучения несколько сильнее, чем первый.

Из табл. 2 видно, что обработка семян картофеля γ -лучами и быстрыми нейтронами вызывала появление мутантных форм по изучавшимся нами признакам (продуктивность и повышение содержания крахмала), выходявших за пределы изменчивости этих признаков у контроля, и таким образом увеличивала возможности для отбора.

Таблица 1

Количество клонов первой вегетативной репродукции, превышающих по урожайности контрольные (% общего числа)

Мутаген, доза	Число исследованных клонов	Прибавка (по отношению к общей урожайности), %			
		15	30	45	60
Гамма-лучи, 15 кр	294	1,05	0,35	0,70	0
Быстрые нейтроны, 1 крад	195	4,50	0,50	0,50	0,50

Таблица 2

Отбор клонов, полученных от семян из облученных семян,
по продуктивности и содержанию крахмала

Мутаген, доза	Число изученных клонов	Количество клонов с содержанием крахмала 18—23 % и продуктивностью 2000 г на растение, %
Контроль	147	0,00
Гамма-лучи, 15 кр	294	0,36
Быстрые нейтроны, 1 крэд	195	1,53

Таблица 3

Отбор клонов, полученных от семян * из облученных семян,
по продуктивности и содержанию белка

Мутаген, доза	Количество клонов (в %) с различным содержанием белка, %		
	1,90	2,00	2,10
Контроль	2,50	0,09	0,00
Гамма-лучи, 15 кр	5,82	0,49	0,49
Быстрые нейтроны, 1 крэд	7,33	2,67	0,27

* Сеянцы имели продуктивность 1000 г на растение.

Таблица 4

Изменчивость клонов по некоторым качественным признакам

Мутаген	Количество клонов, %								
	с непра- стающими клубнями	не завязы- вающих клуб- ни	химерных по форме долей и пигмента- ции	с окрашен- ными клуб- нями	крупнолист- ных	с неветви- стыми кустами	с более ко- ротким ве- гетативным периодом	с листьями «двойной» сложности	с деформиро- ванными клубнями
Контроль	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Гамма-лучи	1,73	0,35	1,05	0,35	0	8,2	8,7	0	1,73
Быстрые нейтроны	2,55	1,54	1,54	1,54	3,01	0	12,7	0,50	1,03

Судя по данным табл. 3, γ -лучи и быстрые нейтроны увеличивали изменчивость картофеля по содержанию крахмала в клубнях.

Есть основания ожидать, что путем облучения семян и вегетативных частей картофеля и последующего отбора можно значительно увеличить содержание белка в клубнях картофеля.

Необходимо отметить, что обработка семян γ -лучами и быстрыми нейтронами оказывала большое влияние также на некоторые качественные и морфологические признаки. Как видно из табл. 4, этим путем получены мутантные формы, выходящие за

пределы обычной изменчивости. Изучение изменчивости сеянцев по морфологическим признакам проводили в первой вегетативной репродукции. Каждый клон состоял из 10—30 растений.

Радиационная чувствительность семян картофеля в сильной степени зависит от сортовых особенностей, степени гибридности, а также от физиологического состояния облучаемого материала.

В наших исследованиях чувствительность изменялась также в зависимости от состояния покоя. Семена, хранившиеся более 2 лет, были более чувствительными, чем семена, хранившиеся не более 2 лет. Облучение свежесобранных семян в период покоя даже высокими дозами (15 кр) увеличивало энергию прорастания и число выживших растений.

Судя по частоте обнаруженных мутаций, более эффективными оказались γ - и рентгеновские лучи в дозах 10—15 кр при обработке семян свежесобранных, а также хранившихся не более 2 лет.

Быстрые нейтроны целесообразно применять для обработки семян и картофеля в дозах 1—2 крад.

Названные выше дозы γ - и рентгеновских лучей и быстрых нейтронов существенно не влияли на выживаемость сеянцев картофеля. Однако рентгеновские лучи и быстрые нейтроны в нашем опыте оказались более эффективными по сравнению с γ -лучами.

Возможно, что быстрые нейтроны будут более эффективными для всех вегетативно размножаемых растений, поскольку они вызывают относительно больше крупных хромосомных перестроек, обуславливающих значительные нарушения редукционного деления и снижение плодовитости при семенном размножении, а при вегетативном размножении эти перестройки не могут иметь таких отрицательных последствий. Однако по этому вопросу необходимы еще дальнейшие исследования.

2. Обработка мутагенными факторами вегетативных частей растения

Обработка вегетативных частей растений (клубней и черенков) с целью получения мутаций производилась γ - и рентгеновскими лучами, а также тепловыми и быстрыми нейтронами. Мутации выявлялись в первой и в последующих вегетативных репродукциях, полученных от облученного материала.

Поскольку выявление соматических мутаций у картофеля осложнено широко распространенным у этой культуры химерным строением растения, хорошо показанным еще в работах Т. В. Асеевой [11], мы в своих исследованиях провели ряд опытов сравнительного изучения частоты мутации, выявляющихся естественным путем, с одной стороны, и в результате применения различных приемов расхимеривания — с другой. Хотя воздействие радиацией само по себе вызывает иногда перекомбинацию тканей в химерных органах и тем самым способствует расхимер-

риванию химерных организмов, все же оно не может гарантировать доведение этого процесса до конца. Поэтому можно было предполагать, что применение дополнительных приемов расхиMERивания облученного материала должно повышать частоту выявления вызванных наследственных изменений.

В качестве приемов расхиMERивания мы использовали отделение и укоренение ростков по мере прорастания клубней, нарушение целостности наружных тканей в зоне глазков, удаление глазков на глубину до 0,8 см [12].

Первая из этих операций всегда проводится нами на облученных клубнях и на клубнях первой вегетативной репродукции от облученных клубней (или черенков), а последняя, т. е. вырезание глазков,— только на клубнях первой и последующих вегетативных репродукций. Вырезание глазков сравнительно с другими приемами давало наилучшие результаты. Следующим по эффективности нужно считать отделение ростков.

Эффект, полученный от дополнительных приемов расхиMERивания, можно видеть на примере данных табл. 5: искусственное расхиMERивание повышает частоту выявленных изменений в 1,5—5 раз и выявляет также некоторое количество скрытых мутаций, имеющих в исходном материале, т. е. в контроле.

Таблица 5

Частота мутаций, выявляющихся естественным путем
и в результате искусственного расхиMERивания

Сорт картофеля	Число клонов	Вариант опыта	Количество клонов (%) с изменениями, выявлен- ными		
			естествен- ным путем	в резуль- тате рас- хиMERива- ния	всего
«Ранняя роза»	142	Контроль	0	12,6	12,6
	130	Рентгеновские лучи, 600 p	20,9	39,0	59,9
	100	Гамма-лучи, 3000 p . .	9,5	40,00	49,5
«Седов»	100	Контроль	0	3,4	3,4
	140	Рентгеновские лучи, 600 p	8,33	47,8	56,1
	100	Гамма-лучи, 3000 p . .	3,15	34,54	37,7

Особенности мутагенного действия
разных видов излучения

Исследования с применением расхиMERивания облученного материала показали, что влияние разных видов ионизирующих излучений на частоту соматических мутаций неодинаково (табл. 6). Наибольшее число клонов, у которых отмечены изменения, наблюдалось после обработки γ-лучами. Число типов изменений, выявленных при воздействии разными излучениями,

Частота появления мутаций и количество возникших типов мутантов
в результате воздействия тепловыми нейтронами,
γ- и рентгеновскими лучами

Сорт картофеля	Рентгеновские лучи				Гамма-лучи				Тепловые нейтроны			
	Число изученных клонов	Количество изме- ненных клонов, %	Число типов му- тантов		Число изученных клонов	Количество изме- ненных клонов, %	Число типов му- тантов		Число изученных клонов	Количество изме- ненных клонов, %	Число типов му- тантов	
			всего	на 100 клонов			всего	на 100 клонов			всего	на 100 клонов
«Ранняя роза»	403	39	57	11,6	190	50	27	14,2	108	42,8	20	10,8
«Седов»	205	26,4	14	6,8	202	37	12	5,9	378	43	26	6,9
«Эпрон»	522	19	50	9,7	253	38	21	8,3	372	19,6	18	4,8

также неодинаково. Из табл. 5 видно, что наибольшее разнообразие изменений наблюдалось после воздействия рентгеновскими лучами, за исключением сорта «Седов», у которого более разнообразными были изменения после облучения нейтронами. После облучения клубней картофеля γ-лучами относительно чаще возникали отрицательные изменения (карлики, кудряши, растения с укороченными листовыми черенками, сильно облиственные и др.).

Гамма-лучи вызывали также другие изменения, в том числе изменение окраски цветка и клубней; повышение урожая клубней, появление более обильно цветущих форм и др. Однако эти изменения после γ-облучения возникали реже, чем после облучения двумя другими видами радиации.

В опытах с воздействием рентгеновскими лучами более часто возникали мутации, затрагивавшие важные физиологические признаки, в том числе такие, как урожайность, содержание крахмала и др. Эффективность тепловых нейтронов занимала промежуточное положение между рентгеновскими и γ-лучами. Большинство изменений, возникших после воздействия тепловыми нейтронами, затрагивало мелкие признаки куста, однако возникали также и более продуктивные формы.

В табл. 7 приводятся данные о частоте соматических мутаций, вызванных у двух сортов картофеля γ-лучами в разных дозах. Они показывают, что при облучении в небольших дозах (1,5—3 кр) наблюдалась практически одинаковая частота изменений. По другим нашим данным, при облучении γ-лучами в дозе 5 кр значительно увеличивалось число дефективных форм, а облучение в дозе 10 кр для клубней картофеля было уже летальным.

Приведенные данные о различиях в мутагенном действии рентгеновских лучей на картофель проверяются нами и на других сортах этой культуры.

Таблица 7

Частота мутаций, вызванных γ -лучами в разных дозах

Сорт картофеля	Доза γ -излучения, кр	Число клонов в опыте	Количество измененных клонов, %
«Ранняя роза»	1,5	96	38,5
	3	131	44,3
«Эпрон»	1,5	154	25,0
	3	146	33,0

Зависимость частоты изменений, вызванных радиацией, от сорта

Частота мутаций, вызванных ионизирующими излучениями, в наших опытах заметно различалась у разных сортов картофеля.

Из табл. 6 видно, что число клонов, в которых были обнаружены наследственные изменения при всех видах излучений, варьировало в зависимости от сорта.

Относительное число форм с ценными признаками у разных сортов также было различным. Наибольшее количество таких форм (от 27 до 35%) наблюдали у сорта «Седов».

Значительное влияние на частоту и разнообразие наследственных изменений оказывает физиологическое состояние облучаемого материала, в частности степень покоя. Радиационная чувствительность клубней в состоянии прорастания значительно выше, и поэтому в них, очевидно, сильнее действует внутрисоматический отбор, благодаря чему относительно больше изменений элиминируется в ходе индивидуального развития растения. Особенно мало выжило растений после облучения рентгеновскими лучами в дозе 8 кр и γ -лучами в дозе 3 кр. Клубни же в состоянии покоя менее чувствительны к радиации, и к ним могут применяться более сильные дозы (до 6—8 кр рентгеновских лучей).

В наших опытах наблюдались самые различные изменения по степени их выраженности — от почти незаметных до очень резких, менявших весь облик растения. Слабо выраженные изменения касались чаще всего различных морфологических признаков (величины и формы листьев, пигментации листьев и стеблей, высоты растений и др.). Однако это не значит, что подобные изменения не затрагивают физиологических признаков. Скорее наоборот, малые мутации по физиологическим признакам более часты. Примером таких мутаций, по нашему мнению, являются приведенные в первой части данного сообщения изменения урожая клубней, содержания в них белка и крахмала.

В результате исследований получено много форм картофеля, имеющих практическое значение. Некоторые из них, различавшиеся по урожайности, содержанию крахмала, устойчивости к

Таблица 8

**Результаты испытаний шести мутантных форм картофеля
по данным предварительного сортоиспытания**

Сорт, мутант	Урожайность, ц/га		Содержа- ние крах- мала, %	Устой- чивость к фито- фторе
	по проб- ным копкам	на конец вегетации		
«Ранняя роза», № 524-26	—	309	15	Нет
«Белая роза» (мутант «Ранней ро- зы»)	—	398	17,2	Относитель- но устойчив
«Эпрон»	59,5*	339	13,4	Нет
№ 504 (мутант «Эпрона»)	80,0*	368	16	»
№ 506 » »	140,8*	260	19	Устойчив (по клубням)
«Лорх» (стандарт)	131,0**	361,8	19	Нет
«Седов» (исходный сорт)	154,2**	290,3	15	»
№ 129 (мутант)	169,7**	380,1	22,9	Устойчив
№ 209 »	183,4**	409,9	17	»
№ 140 »	—	295,8	23,4	»

* На 24/VII 1963 г.

** На 6/VIII 1963 г.

фитофторе, по раннеспелости, по форме клубней и другим признакам, подвергались нами испытанию и сравнивались с районированными сортами. Некоторые данные испытаний шести мутантов, проведенных в 1963 г., представлены в табл. 8. Из этой таблицы видно, что все приведенные в ней мутанты представляют значительный интерес по устойчивости к фитофторе, некоторые — по урожайности (№ 129, 209, 504), раннеспелости (№ 504, 506) и содержанию крахмала (№ 129, 140 и 504).

Вышеизложенное показывает, что обработка семян и клубней картофеля ионизирующей радиацией эффективно повышает общую частоту мутаций и частоту возникновения хозяйственно-ценных мутаций. Что касается вопроса, какому из этих способов обработки отдать предпочтение в практической работе, то в каждом отдельном случае его решение должно увязываться с теми конкретными задачами, которые ставит перед собою селекционер. При селекции на иммунитет к болезням целесообразнее обрабатывать семена отдаленных гибридов. Если же необходимо улучшить сорт, т. е. «исправить» какой-то определенный признак, может быть достаточно обработка вегетативных органов растения.

Выводы

1. Метод экспериментального получения мутаций при помощи ионизирующих излучений и некоторых химических соединений является эффективным в селекции картофеля.

2. Хорошие результаты дает обработка семян и клубней картофеля рентгеновскими лучами и быстрыми нейтронами.

3. Оптимальными дозами рентгеновских лучей и быстрых нейтронов являются соответственно: для свежесобранных семян картофеля 10—15 *кр* и 1—2 *крад*; для семян, хранившихся в течение 2—3 лет, 5—10 *кр* и 1—2 *крад*; для покоящихся клубней 4—6 *кр* и не более 1 *крад*; для прорастающих клубней 0,6—3 *кр* и 0,25—0,50 *крад*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Seers E. R. Brookhaven Sympos. Biol., 9, 1 (1956).
2. Elliott F. J. Heredity, 48, No. 2, 72 (1957).
3. Dick W. E. Atomic energy in agriculture, London, Butterworth, 1957.
4. Gaul H. Arb. Dtsch. Landwirtsch. Ges., 44, 54 (1957).
5. Mavor J. W., Svenson H. K. Genetics, 9, 588—608 (1924).
6. Patterson J. T., Suche M. U. Genetics, 19, 223—236 (1934).
7. Whittingnill M. J. cell. comp. phys. 45. suppl. 2. (Symposium on genetic recombination), 1955.
8. Yost H. T., Benneyan R. N. Genetics, 42, No. 2 (1957).
9. Тарасенко Н. Д. «Радиобиология», 3, 427 (1963).
10. Тарасенко Н. Д. «Радиобиология», 4, 770 (1964).
11. Асеева Т. В. Химеры у картофеля. Московская областная с.-х. станция, вып. 20, 1927.
12. Соломко Е. А. «Радиобиология», 2, 634 (1962).

ПОЛУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ФОРМ У ПОДСОЛНЕЧНИКА ПУТЕМ ОБЛУЧЕНИЯ РЕНТГЕНОВСКИМИ ЛУЧАМИ

Ю. Д. БЕЛЕЦКИЙ

Ростовский-на-Дону государственный университет

В настоящее время экспериментальное получение мутаций приобретает все большее значение в селекции растений. Под действием ионизирующих излучений и химических мутагенов получены хозяйственно-ценные формы у зерновых, зернобобовых, плодовых, масличных и других растений [1, 2].

Основная задача работы, которая была начата нами в 1961 г., состояла в том, чтобы показать влияние физиологического состояния облучаемых семян (воздушно-сухих и намоченных) на генетический эффект рентгеновских лучей. Решение ее потребовало выявления и учета возникающих мутаций в гомозиготном состоянии, что достигалось при помощи метода инцухта.

Известно [3], что при облучении намоченных семян спектр мутаций шире, чем при облучении сухих, однако гораздо сильнее выражен поражающий эффект, что обусловлено различиями в радиационной чувствительности сухих и намоченных семян. Нам кажется, что для того, чтобы наиболее отчетливо оттенить влияние физиологического состояния облучаемого материала на генетический эффект, необходимо до некоторой степени уравнивать радиационную чувствительность семян при различных физиологических состояниях, что достигается подбором соответствующих доз.

Семена, точнее, плоды подсолнечника сорта ВНИИМК 6540 урожая 1959 г. облучались рентгеновскими лучами (110 кв. 4 ма, фокусное расстояние 40 см, без фильтра, мощность дозы 60 р/мин) в воздушно-сухом состоянии в дозе 4 кр и намоченном в дозе 1 кр. Намоченные семена получали путем проращивания семян подсолнечника в чашках Петри при температуре 20—22° С в течение суток.

При облучении в этих дозах индуцируется примерно одинаковое число хромосомных перестроек в корешках проростков, развившихся из облученных семян, и не наблюдается торможения роста растений X_1 . После облучения сухих семян обнаружено $19,9 \pm 1,03\%$ ана- и телофаз с хромосомными aberrациями, примерно такое же количество измененных клеток найдено после воздействия рентгеновскими лучами на намоченные семена — $21,2 \pm 1,1\%$.

Опытный материал и контроль высевались в полевых условиях рядками длиной 10 м на расстоянии 40×60 см друг от друга. В X_1 в незначительных количествах (0,5—1,0%) были отмечены фасциация и ветвление стебля, пролиферация соцветий, которые по наследству не передались. У опытных растений наблюдалось изменение сроков цветения; снижение плодовитости имело место лишь при облучении намоченных семян.

В X_2 было проанализировано 3485 растений (потомство 162 растений), выросших из облученных сухих семян, и 1779 растений (потомство 105 растений), выросших из облученных намоченных семян. Контроль был представлен 2232 растениями (потомство 90 растений). При изучении X_3 было установлено, что количество растений с наследственными изменениями среди выделенных в X_2 составляет $15,84 \pm 0,62\%$ в потомстве облученных сухих семян, $15,06 \pm 0,84\%$ в потомстве облученных намоченных семян и $10,2 \pm 0,64\%$ в контроле. Кроме того, в X_3 выщепились новые типы мутаций, главным образом физиологические (изменения вегетационного периода).

Таким образом, облучение рентгеновскими лучами увеличивает количественно мутагенный эффект всего лишь в 1,5 раза. Облучение семян при различных физиологических состояниях, индуцируя примерно одинаковое количество хромосомных перестроек, вызывает также примерно одинаковое количество точковых мутаций.

В настоящем сообщении мы остановимся лишь на мутациях, представляющих практический интерес. Заметим сразу, что все рассматриваемые полезные мутации в контроле не наблюдались.

Прежде всего это относится к формам с укороченными междоузлиями (2—2,5 см против 4,5—7,5 см в норме). Такие растения, как правило, ниже контрольных: высота их 80—130 см, а высота контрольных растений около 160 см. Диаметр корзинки от 15 до 26 см (в контроле 13—23 см). По мнению специалистов, растения с укороченными междоузлиями устойчивы к ложной мучнистой росе.

Практический интерес представляют формы с богатым листовым покровом. Они характеризуются мощными листьями: длина и ширина листовой пластинки составляет 25—28 см (17—22 см в контроле); диаметр корзинки от 23 до 30 см.

Среди мутаций ветвистости наблюдается интересный тип ветвления — боковые побеги первого порядка, достигающие длины до 140 см, развиваются лишь из пазух первой пары настоящих листьев. Правда, большинство таких растений поражается заразой.

Особый практический интерес представляют раннеспелые формы, зацветающие на 5—12 дней раньше контроля. Как правило, все раннеспелые растения низкорослы. Высота их не превышает 80—100 см, иногда 60—65 см. Диаметр корзинки раннеспелых мутантов варьирует от 15 до 24 см. Масличность семян или несколько ниже, или не уступает контрольной (40,2—45,1%),

то же наблюдается и в отношении лужистости (27,0—28,5%). Большинство таких форм не поражается заразой и ржавчиной. По нашим данным, вегетационный период исходного сорта (третье поколение) в 1963 г. равнялся 97 дням, раннеспелых форм — 80—92 дням.

Получение раннеспелых низкорослых форм в настоящее время считается в селекции подсолнечника очень перспективным. По мнению В. С. Пустовойта [4], раннеспелые формы являются хорошим предшественником для озимых культур. Л. А. Жданов [5] считает, что низкорослые раннеспелые формы представляют большой интерес для районов недостаточного увлажнения.

В некоторых семьях, где были выявлены мутации раннеспелости, встречаются также и хлорофильные мутации. Надо полагать, что хлорофильные мутации, находясь в гетерозиготе у раннеспелых форм, оказывают определенное влияние на раннеспелость. Нами подмечено, что раннеспелые мутации, выявленные в семьях, где встречаются хлорофильные мутации особенно редких типов, созревают значительно раньше остальных. Это свидетельствует о том, что под действием облучения и инцухта можно добиваться таких перестроек наследственности, которые трудно достижимы в естественных условиях.

Наряду с раннеспелыми формами получены и такие, которые приступают к цветению на 7—10 дней позже контрольных растений. Вегетационный период позднеспелых форм в 1963 г. составил 100—112 дней.

Получены также формы, которые, не отличаясь от контроля по срокам цветения, созревают раньше его на 5—9 дней. Большинство их поражается заразой, но есть и иммунные формы.

Непосредственный учет растений по таким признакам, как масличность, лужистость и урожайность, не проводился, так как эти признаки чрезвычайно быстро меняются под действием среды, что требует их изучения на большом материале в течение многих лет. Об урожайности той или иной мутантной формы можно судить косвенно, по размерам корзинки. Что же касается масличности, то необходимо заметить, что исходный сорт является высокомасличным. Получение при помощи облучения раннеспелых форм, не уступающих исходному сорту по содержанию масла, свидетельствует о том, что облучение может изменять один признак, не нарушая комплекса других ценных признаков.

Физиологическое состояние облучаемых семян оказывает большое влияние на частоту возникновения полезных мутаций. Суммарная частота некоторых ценных мутаций (с укороченными междоузлиями, с мощным листовым покровом, раннеспелых) достоверно выше при облучении намоченных семян. При облучении сухих семян такие изменения обнаружены в 15 семьях из 162 ($9,26 \pm 2,27\%$), при облучении намоченных — в 22 семьях из 105 ($20,95 \pm 3,97\%$). Это согласуется с данными О. Елина [6],

который показал, что облучение намоченных семян гороха и вики дает лучший практический эффект.

На основании изложенного можно сделать вывод, что облучение рентгеновскими лучами применимо в селекции подсолнечника для получения исходного материала, причем более перспективно облучение намоченных семян.

ЛИТЕРАТУРА

1. Радиоактивные излучения и селекция растений. Сб. статей. М., Изд-во иностр. лит., 1957.
2. Дубинин Н. П. Проблемы радиационной генетики. М., Госатомиздат, 1961.
3. Дубинин Н. П. и др. В сб. «Итоги науки. Биологические науки». Т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1960, стр. 292.
4. Пустовойт В. С. Крат. отчет о научн.-исслед. работе за 1959—1960 гг. Всес. н.-и. ин-та масл. и эфир.-масл. культ. Мин. сельск. хоз. СССР. Краснодар, «Сов. Кубань», 1962, стр. 10.
5. Жданов Л. А. Там же, стр. 21.
6. Елин О. В сб. «Радиоактивные излучения и селекция растений». М., Изд-во иностр. лит., 1957, стр. 156.

ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫЕ ФОРМЫ ХЛОПЧАТНИКА, ПОЛУЧЕННЫЕ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ОБЛУЧЕНИЯ

Ш. И. ИБРАГИМОВ, Р. И. КОВАЛЬЧУК,
В. П. СОЛОВЬЕВ, П. ПАЙЗИЕВ

Институт генетики и физиологии растений АН УзССР, Ташкент

В последние годы в научно-исследовательской работе все шире стали применять ядерные излучения с целью изменения наследственных свойств сельскохозяйственных растений [1—11].

Наряду с предпосевным облучением семян в целях стимуляции роста, развития и повышения продуктивности хлопчатника большой интерес представляет работа с измененными формами растений. Среди них встречаются скороспелые, высокоурожайные, с повышенной крупностью коробочек, дружным раскрытием коробочек, с шелковистым и крепким волокном, неполегающие, устойчивые против заболевания вилтом и т. д.

Интерес для селекции представляют прежде всего такие формы, у которых признаки изменены в положительном направлении.

Некоторые новые формы представляют интерес непосредственно для селекции, другие могут быть использованы для гибридизации.

В Институте генетики и физиологии растений АН УзССР в лабораториях биологии развития растений и биологии оплодотворения растений с целью изменения наследственных свойств хлопчатника промышленного сорта 108-ф облучались его сухие семена γ -лучами Co^{60} в дозах от 0,5 до 25 кр, а также растения на различных стадиях их развития (0,5—30 кр).

Так как при селекционной работе с хлопчатником главными целями являются повышение урожайности, сокращение вегетационного периода и повышение устойчивости против заболевания вилтом, в первом, втором и последующих поколениях на отбор крупнокоробочных, скороспелых, неполегающих и вилтоустойчивых форм нами было обращено особое внимание.

При облучении растений на различных стадиях их развития появляется много сильно измененных форм (особенно во втором поколении), изучение которых в последующих поколениях представляет такой же большой интерес, как и изучение форм, возникающих в результате предпосевного облучения семян хлопчатника.

В 1962 г. нам удалось во втором поколении получить значительно измененные устойчивые формы хлопчатника, которые сочетают в себе ряд ценных признаков.

Эти ценные изменения получены в результате однократного облучения растений в стадии бутонизации в дозе 2 кр.

Особенно большой интерес представляет одна из новых форм (мутант № 1), полученная из сорта 108-ф, которая морфологически отличается от исходной формы.

Куст мутанта № 1 (рис. 1 и 2), во-первых, сравнительно компактен, и высота его достигает 110—115 см, во-вторых, листья и куст мутанта темно-зеленого цвета. Сильно выражено опушение стебля и листьев, что способствует меньшей поражаемости паутинным клещиком. Листья намного крупнее, чем у исходной формы — сорта

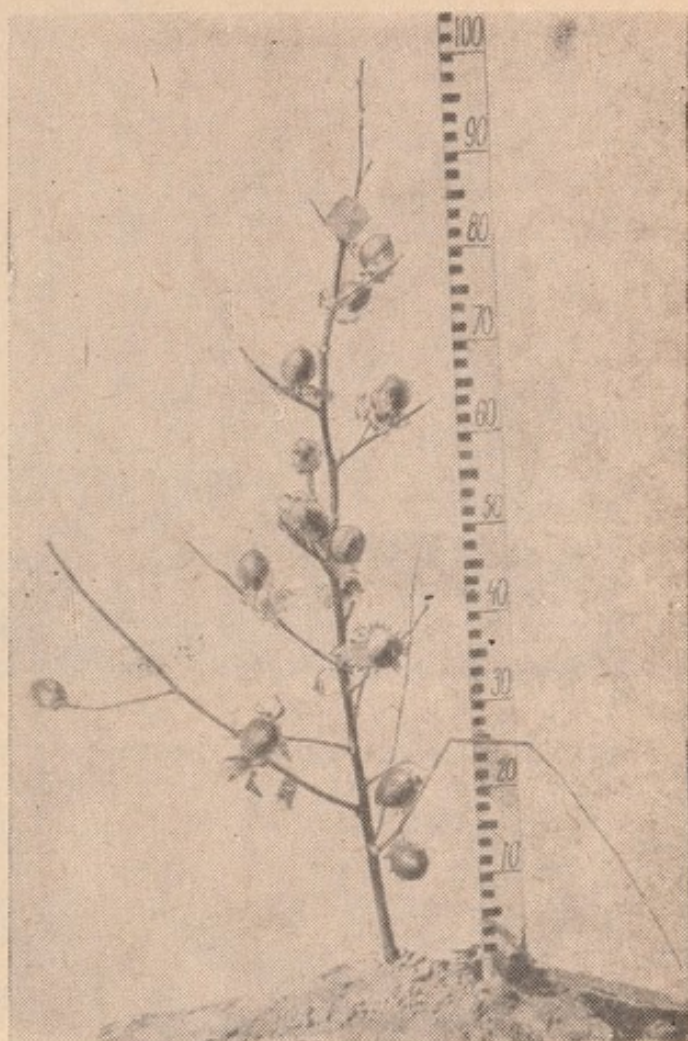


Рис. 1. Мутант № 1 (M_2).

108-ф (рис. 3). Цветок мутанта № 1 также крупнее, чем у сорта 108-ф. У мутантной формы наблюдается повышенная устойчивость растений к полеганию, что объясняется наличием более утолщенного прочного стебля.

Во втором поколении мутант № 1 особенно резко отличался от исходной формы величиной коробочки, вес которой достигал 9,1 г в среднем по кусту, т. е. на 2,1 г больше, чем у исходной формы (7,0 г).

Чтобы выяснить, сохраняются ли в потомстве третьего поколения те изменения, по которым производился отбор вышеописанной формы, необходимо было провести испытание потомства этой формы на крупность коробочек, неполегаетость и другие полезные признаки.

В 1963 г. получено третье поколение; анализ его показал, что мутантная форма сохранила такую же крупную коробочку (табл. 1, рис. 4).

Семена полученного мутанта по своей морфологии несколько отличаются от семян сорта 108-ф, в частности менее выражен-

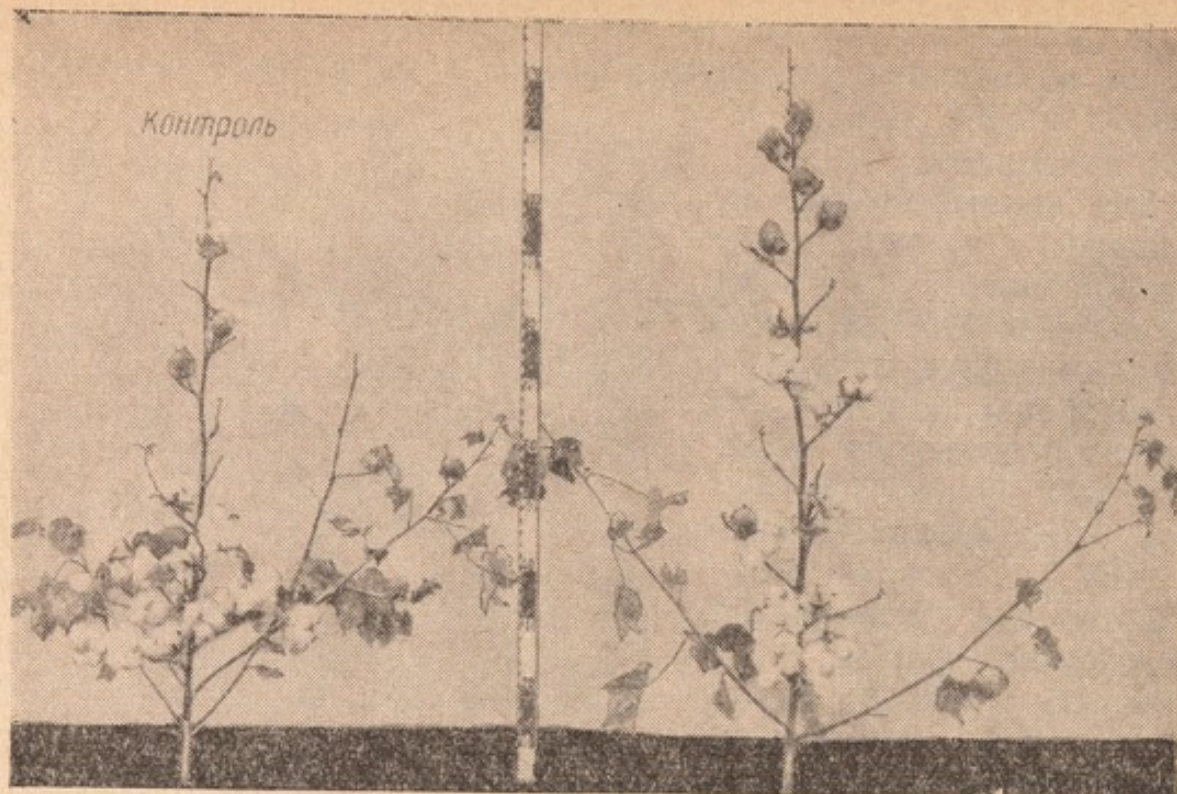


Рис. 2. Исходная форма хлопчатника 108-ф (слева) и мутант № 1 (M_3) (справа).

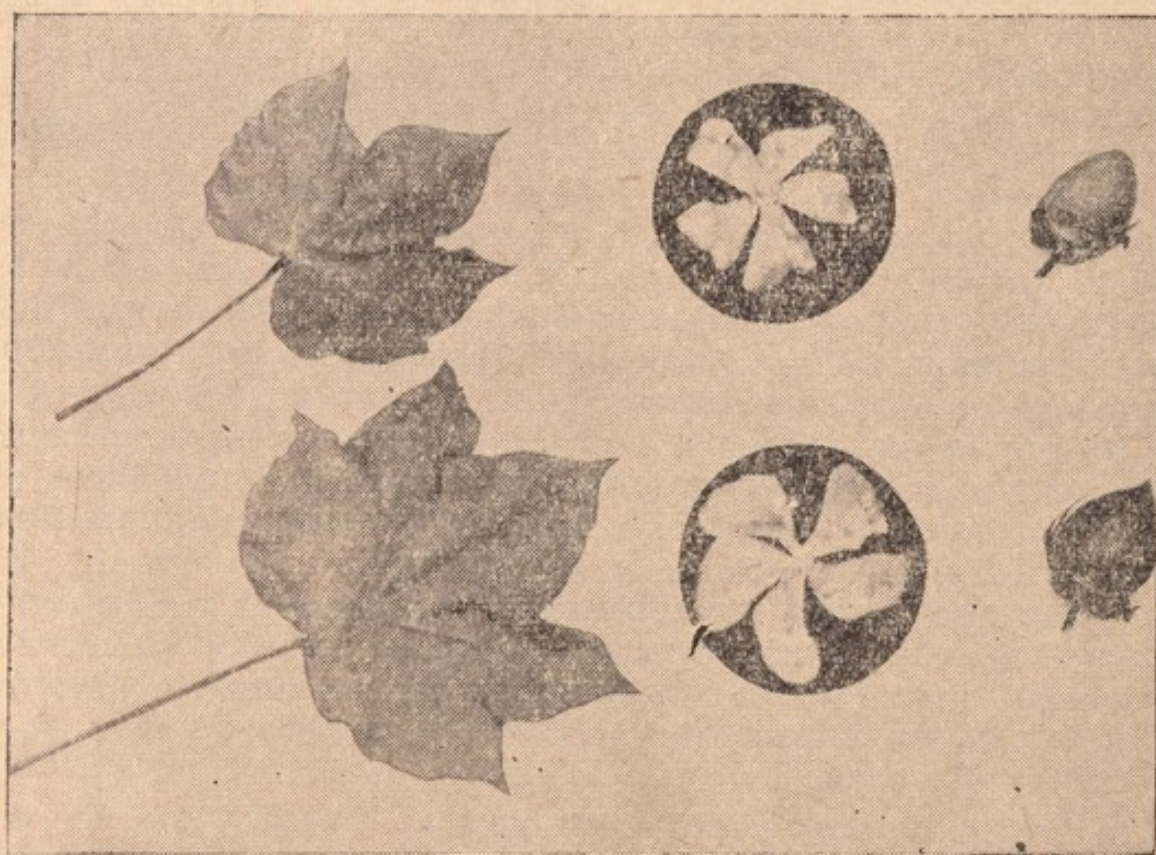


Рис. 3. Лист, цветок и коробочка исходной формы хлопчатника 108-ф (вверху) и мутанта № 1 (M_3) (внизу).

Хозяйственно-технологические показатели мутанта № 1
и исходной формы хлопчатника сорта 108-ф

Материал	Вес коробочки, г	Выход волокна, %	Диаметр волокна, мм	Абсолютный вес 1000 семян, г
Исходная форма	7,0	34,8	32,8	142,0
Мутант № 1	9,7	36,1	34,5	171,3

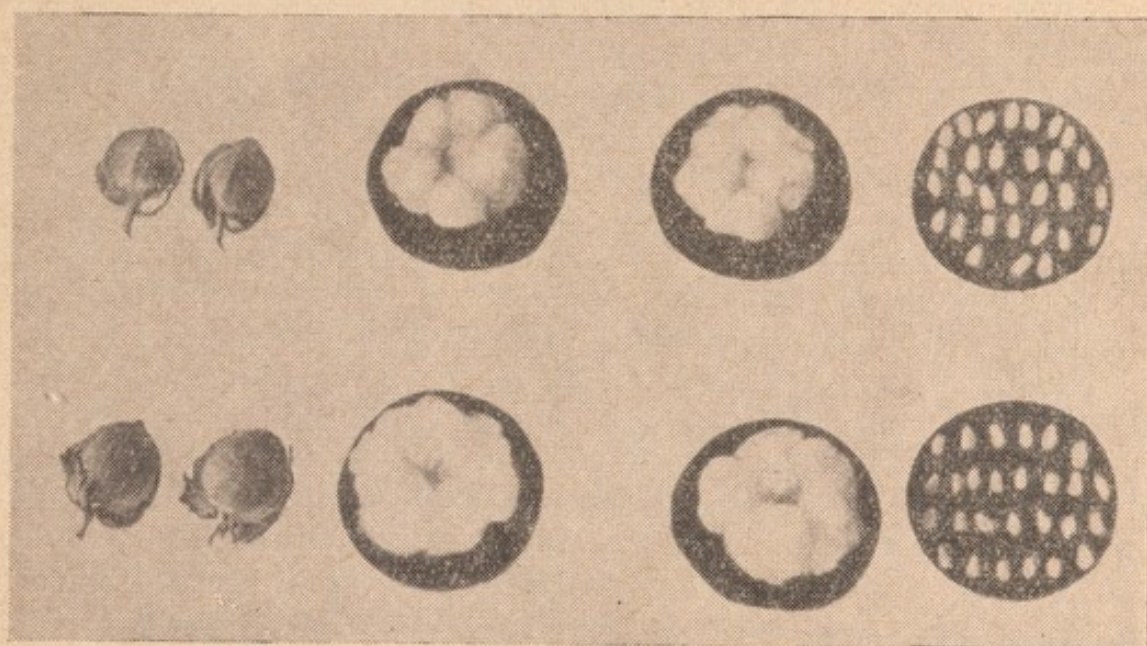


Рис. 4. Зеленые коробочки, раскрывшиеся коробочки и семена исходной формы 108-ф (вверху) и мутанта № 1 (М₃) (внизу).

ной овально-удлиненной формой и меньшей сплюснутостью с боков. Подпушек у семян более длинный и густой, что особенно четко выражено в холозальной и микропиллярной частях. Семена мутанта значительно крупнее, чем у сорта 108-ф (см. рис. 4 и табл. 1).

При описании на 25/VIII 1963 г. растений мутант № 1 и исходной формы установлено, что средняя высота растений у мутанта № 1 превышает исходную форму на 10—15 см. По наличию плодовых ветвей мутант также превосходит сорт 108-ф на 2,5 ветви (табл. 2), а это ведет к большому накоплению плодовых элементов, а следовательно, к повышению урожайности.

Коробочки начали раскрываться у данной формы на 5 дней раньше (30/VIII), чем у исходной формы (4/IX). Сохранился также и признак неполегаяемости кустов.

Вторая интересная форма хлопчатника получена путем направленного отбора среди растений, выращенных из семян, облученных в дозе 20 кр. Во втором и третьем поколениях была

Описание растений мутанта № 1 и исходной формы сорта 108-ф
на 25 августа 1963 г.

Материал	Высота растений, см	Узел закладки	Число плодовых ветвей	Число ко- робочек
Исходная форма, сорт 108-ф	95—100	6,8	15,0	7,0
Мутант № 1	110—115	6,2	17,5	10,3

получена форма, которая при хорошей морфологической однородности растений, мощном росте, большом накоплении плод-элементов имеет более мелкие (на 0,7—1,0 г) коробочки (рис. 5—8). Волокно у мутанта очень тонкое и шелковистое, напоминающее волокно тонковолокнистых сортов хлопчатника. Несмотря на очень большое количество коробочек, куст не полегает. По скороспелости новая форма уступает исходной. В целом она ценна как устойчивая мутация, возникшая под воздействием облучения и представляющая интерес для селекции.

Таким же методом направленного отбора среди растений, выросших из семян, облученных в дозе 1 кр, получена нерасщепляющаяся форма (мутант № 3), у которой интенсивно происходит накопление плод-элементов и рост самого куста (рис. 9).

Мутант № 3 во втором и третьем поколениях полностью сохранил новые признаки. Эта высокоурожайная форма по технологическим показателям не уступает исходной форме, а по выходу волокна и его крепости даже превышает исходную форму сорта 108-ф. Вес коробочки мутанта № 3 равен весу контроля.

Исходя из вышеизложенного, можно сделать следующие выводы.

В результате изучения всех измененных форм, полученных от облучения в последующих поколениях, представляется возможным выяснить степень изменчивости разных хозяйственно-ценных признаков хлопчатника под действием радиации и проследить, какие из них способны передаваться по наследству. Это позволяет ближе подойти к сущности действия излучений на растения и наметить пути получения новых форм хлопчатника с ценными в хозяйственном отношении качествами путем дальнейшего направленного отбора.

Имеется возможность путем облучения растений так же, как и облучения семян хлопчатника, получить новые формы растений, которые положительно отличаются по некоторым хозяйственно-ценным признакам от необлученных при сохранении этих свойств в последующих поколениях.

При облучении растущих растений частота появления новых форм в потомстве, а возможно, и тип этих форм изменяются в



Рис. 5. Исходная форма 108-ф (слева) и мутант № 2 (M₂) (справа).



Рис. 6. Мутант № 2 (M₂).



Рис. 7. Исходная форма 108-ф (слева) и мутант № 2 (M_3) (справа).

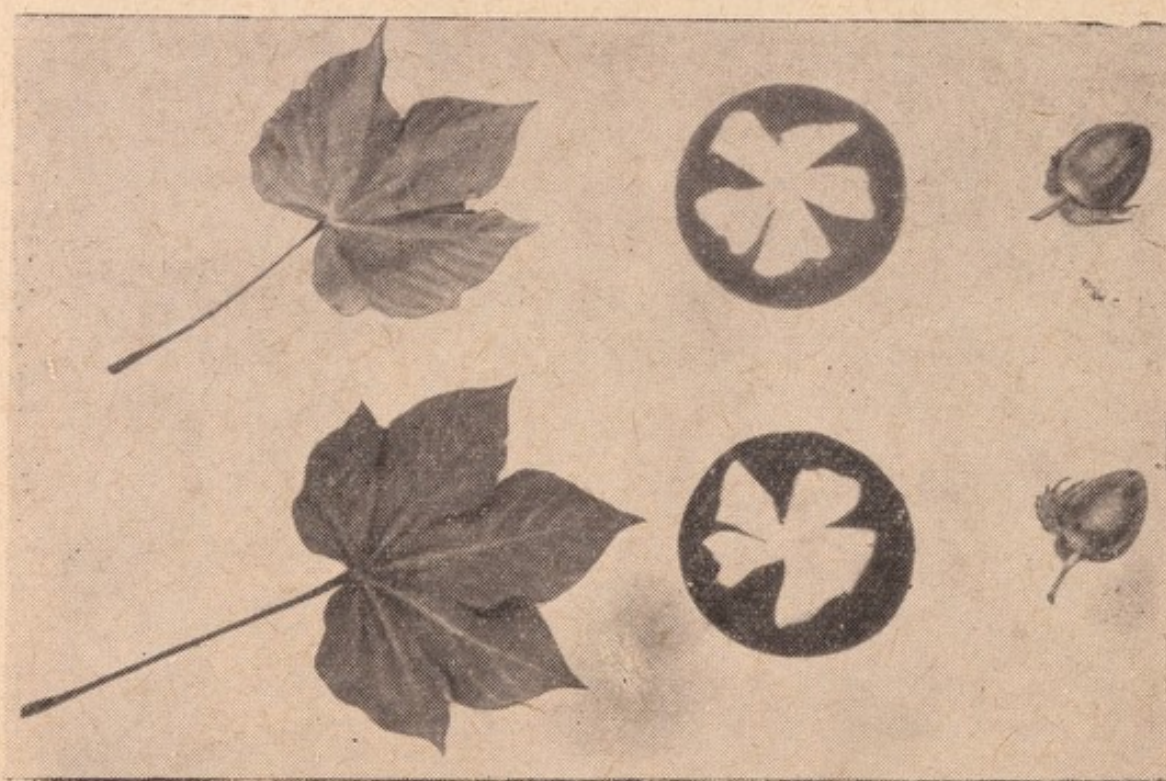


Рис. 8. Лист, цветок и коробочка исходной формы 108-ф (вверху) и мутанта № 2 (M_3) (внизу).



Рис. 9. Исходная форма 108-ф (слева) и мутант № 3 (M_3) (справа).

зависимости от стадии жизненного цикла, на которой они возникают. Сейчас продолжаются работы с целью решения этих вопросов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Батыгин Н. Ф. Морфогенез растений. Т. II. Изд. МГУ, 1961.
2. Васильев И. М. «Агробриология», № 2, 259 (1961).
3. Ибрагимов Ш. И., Ковальчук Р. И. «Докл. АН УзССР», № 1, 44 (1963).

4. Ибрагимов Ш. И. и др. «Хлопководство», № 7, 38 (1962).
5. Ибрагимов Ш. И., Соловьев В. П. «Сельское хозяйство Узбекистана», № 11, 38 (1962).
6. Ибрагимов Ш. И., Ковальчук Р. И. В сб. «Предпосевное облучение семян сельскохозяйственных растений» (материалы научн. конф., Москва), 1963, стр. 36.
7. Хвостова В. В. и др. «Радиобиология», 2, № 5, 790 (1962).
8. Можаяева В. С. «Радиобиология», 1, № 4, 604 (1961).
9. Хвостова В. В. Тезисы докладов семинара по применению источников ядерных излучений для повышения урожайности сельскохозяйственных культур и получение новых хозяйственно-ценных форм растений. 1963, стр. 29.
10. Валева С. А. Там же, стр. 33.
11. Кулик М. И. Там же, стр. 43.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИЗЛУЧЕНИЙ И ХИМИЧЕСКИХ МУТАГЕНОВ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ НОВЫХ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ФОРМ ХЛОПЧАТНИКА

А. А. КУЛИЕВ

Институт генетики и селекции Министерства производства и заготовок сельскохозяйственных продуктов АзербССР, Баку

Влияние ионизирующих излучений и химических веществ на изменчивость хлопчатника изучено очень мало [1—5], а специальные исследования, посвященные анализу изменений наследственности у хлопчатника под влиянием ионизирующих излучений и химических веществ, пока не опубликованы.

В Институте генетики и селекции АзербССР ведется работа по получению мутантов у хлопчатника под действием различных мутагенных факторов (γ -лучи, быстрые нейтроны и этиленмин).

Настоящая работа является результатом трехлетних исследований по изучению влияния различных мутагенных факторов на хлопчатник.

Объектом исследования в наших опытах был выбран советский хлопчатник сорта 2421, выведенный Азербайджанским научно-исследовательским институтом хлопководства.

Сорт 2421 — амфидиплоид (число хромосом $2n = 52$), среднеспелый, районирован с 1956 г. в западной и карабахской зонах Азербайджана. Сорт 2421 наряду с положительными имеет некоторые отрицательные качества: он недостаточно скороспелый для многих хлопкосеющих районов нашей республики, особенно для районов с коротким вегетационным периодом; не в полной мере отвечает требованиям, предъявляемым механизированной уборкой урожая, вследствие недостаточной скороспелости, растянутого темпа накопления урожая хлопка-сырца.

Поэтому желательно получить у этого сорта мутанты раннеспелые, компактные и более отвечающие требованиям механизации.

С этой целью воздушно-сухие семена хлопчатника сорта 2421 были подвергнуты воздействию γ -лучей Co^{60} в дозах 0,5; 1; 2; 5; 10; 20 и 40 кр. Облучение проводилось на γ -установке ГУБЭ-800 в Институте биофизики АН СССР в 1960—1962 гг. Мощность установки была 470 (1960 г.), 376 (1961 г.) и 323 р/мин (1962 г.).

Облучение быстрыми нейтронами проводилось на реакторе ИРТ-1000 в смешанном потоке быстрых нейтронов и γ -лучей в различных дозах (табл. 1).

Таблица 1

Облучение хлопчатника в смешанном потоке нейтронов и γ -лучей

Доза, рад								
ней- троны	γ -лучи	общая	ней- троны	γ -лучи	общая	ней- троны	γ -лучи	общая
1960 г.			1961 г.			1962 г.		
—	—	—	85	15	100	85	51	136
—	—	—	170	30	200	170	102	272
—	—	—	340	60	400	340	204	544
650	428	1078	680	120	800	680	408	1088
3720	2450	6170	—	—	—	—	—	—

Энергия быстрых нейтронов составляла от десятых долей мегаэлектронвольт до 5 Мэв (в среднем 1 Мэв). Мощность дозы была в 1960 г. 1083 рад/ч, в 1961 г.—1025 рад/ч, в 1962 г.—967 рад/ч.

Для обработки семян хлопчатника использовался раствор этиленимина (табл. 2). Сухие семена хлопчатника намачивали в растворе этиленимина в течение 24 ч с таким расчетом, чтобы семена были покрыты раствором. После обработки семена промывались в течение 1,5—2 ч в проточной воде.

Таблица 2

Обработка хлопчатника этиленимином

Номер опыта	Концентрация раствора этиленимина, %		
	1960 г.	1961 г.	1962 г.
1	0,03	0,03	0,03
2	0,07	0,07	0,07
3	—	0,1	0,1
4	—	0,2	0,2

Посев облученных и обработанных этиленимином семян проводился на научно-экспериментальной базе Института генетики и селекции в 1960—1962 гг.

Посев семян первого поколения (M_1) производился по следующей схеме: 1960 г.— 50×50 см, 1961 и 1962 гг.— 60×60 см; при посеве на второе (M_2) и третье (M_3) поколения — 60×30 см. Высевалось по два семени в каждое гнездо с длиной ряда 42 м.

Результаты опыта первого года показали, что γ -лучи в дозах 0,5—2 кр и 0,03%-ная концентрация этиленимина вызывали стимуляцию роста и развития и повышали урожайность хлопчатника. Поэтому при исследованиях на второй и третий год влияние этих доз изучалось более подробно, т.е. опыт закладывался в четырехкратной повторности на делянке площадью 100,8 м². При

облучении нейтронами в дозе 6170 рад (3720 рад Н + 2450 рад γ) все всходы погибли, поэтому эта доза была исключена из опытов и заменена меньшими (100, 200 и 400 рад); при этом были использованы более высокие концентрации этиленимина (0,1 и 0,2%).

Урожай хлопка-сырца в М₁

Полученные нами данные о влиянии разных доз облучения и концентраций этиленимина на урожайность хлопчатника приведены в табл. 3 и 4. Как видно из этих таблиц, действие облучения и этиленимина на урожайность хлопчатника зависит от дозы облучения и концентрации этиленимина. Небольшие дозы γ-излучения (0,5—2 кр) и концентрации этиленимина (0,03%) положительно действуют на урожайность хлопчатника.

Например, при облучении γ-лучами в дозе 0,5 кр урожай хлопчатника увеличился в среднем за 3 года на 2,5—6,0 ц/га (7—15%) по сравнению с контролем (38,8 ц/га). Прибавка урожая в течение 3 лет в опытных вариантах по годам колебалась в пределах 1,0—6,3 ц/га (3—18%). При сравнительно прохладных и дождливых погодных условиях 1960 и 1962 гг. в наших исследованиях лучшие результаты получены при γ-облучении в дозе 0,5 кр, а при сухих жарких погодных условиях аналогичный результат наблюдался после облучения в дозе 1 кр.

Фенологические наблюдения показывают, что растения, выращенные из предварительно облученных стимулирующими дозами семян, развиваются раньше, чем контрольные. С увеличе-

Урожайность хлопка-сырца

Таблица 3

Мутаген	Варианты опытов	Урожай, ц/га				Отклонение от контроля, %				Отклонение изреженности от контроля, %			
		1960 г.	1961 г.	1962 г.	Средний за 3 года	1960 г.	1961 г.	1962 г.	Среднее за 3 года	1960 г.	1961 г.	1962 г.	Среднее за 3 года
Гамма-лучи	Контроль	42,4	36,0	38,0	38,8	00	00	00	00	00	00	00	00
	0,5 кр	49,3	41,9	43,2	44,8	+16	+15	+14	+15	+8	+22	+9	+13
	1 кр	46,5	42,3	41,6	43,5	+10	+18	+9	+12	-4	+13	+5	+7
	2 кр	—	40,1	39,0	39,5	—	+11	+3	+7	—	+2	+4	+9
	5 кр	35,5	34,5	29,2	33,6	-16	-4	-23	-13	-12	-4	-2	-2
	10 кр	20,1	28,5	14,7	21,1	-53	-21	-61	-46	-46	-29	-11	-19
Этилен-имин	Контроль	45,7	37,2	39,4	40,7	00	00	00	00	00	00	00	00
	0,03%	50,5	42,6	45,5	46,2	+10	+15	+16	+14	+12	+5	+15	+8
	0,07%	45,0	35,1	41,7	40,6	-2	-6	+6	+00	-19	-18	+5	+4
	0,1%	—	29,1	34,9	32,0	—	-22	-11	-16	—	-39	-5	-11
	0,2%	—	23,4	27,7	24,9	—	-37	-30	-35	—	-55	-18	-24

Т а б л и ц а 4

Урожайность хлопчатника, семена которого были облучены
быстрыми нейтронами

Год	Доза, рад	Урожай, ц/га	Отклонение от контроля, %	Отклонение изреженности от контроля, %
1960	Контроль	46,6	00	00
	1078 (650Н + 428 γ)	28,8	-51	-31
	6170 (3720Н + 2450 γ)		Все погибли	
1961	Контроль	37,7	00	00
	100 (85Н + 15 γ)	38,4	+ 2	- 4
	200 (170Н + 30 γ)	36,5	- 2	-11
	400 (340Н + 60 γ)	32,5	-13	-17
	800 (680Н + 120 γ)	21,5	-43	-34
1962	Контроль	40,1	00	00
	136 (85Н + 51 γ)	41,5	+ 3	+ 5
	272 (170Н + 102 γ)	39,2	- 2	- 3
	544 (340Н + 204 γ)	33,2	-17	-14
	1088 (680Н + 408 γ)	16,7	-58	-31

нием дозы (начиная с 5 кр) появляются разные типы изменений у растений в M_1 (стерильные, полустерильные, позднеспелые, уродливые и т. д.), за счет чего и уменьшается урожайность хлопчатника. Однако и среди растений, полученных из семян, облученных γ-лучами в высоких дозах (10—40 кр), встречаются высокоурожайные.

При обработке семян раствором этиленimina значительный прирост урожая составил в среднем за 3 года 5,5 ц/га (при концентрации 0,03%), или 14%, а при концентрации 0,07% урожайность совпала с урожайностью контроля. При увеличении концентрации раствора этиленimina до 0,1 и 0,2% урожайность хлопчатника уменьшается в среднем на 16,35%.

Данные о влиянии быстрых нейтронов на урожайность хлопчатника приведены в табл. 4. Как видно из этой таблицы, в отличие от других мутагенов (γ-лучей и этиленimina) при нейтронном облучении ни одна из использованных нами доз не оказалась стимулирующей. Незначительное положительное действие нейтронов наблюдается при облучении в дозах 100 рад (85 рад Н + 15 рад γ), 136 рад (85 рад Н + 51 рад γ), но эти дозы не дают резкого отличия от контроля, а с увеличением до 400 рад (340 рад Н + 60 рад γ) они оказывают отрицательное влияние на урожайность хлопчатника. Причиной этого является сильное повреждающее действие нейтронов на семена, вследствие чего некоторые растения оказались стерильными, уродливыми и т. д. Наши исследования показали, что эффект облучения зависит не только от дозы облучения, но и от климатических условий (тем-

пературы, влажности и т.д.). Поэтому при рекомендации стимулирующих доз с целью повышения урожайности хлопчатника необходимо точно установить стимулирующие дозы для каждого сорта хлопчатника, учитывая климатические условия не только одного года, но и за несколько лет по отдельным районам.

Выращивание растений второго поколения и отбор мутантов

Для получения второго поколения (M_2) проводился посемейный посев семян от всех растений M_1 , т.е. от каждого растения отдельно. В 1961 г. после действия γ -облучения посеяли 251 семью и 80 семей контроля. После облучения нейтронами в дозе 1078 рад (650 рад Н + 428 рад γ) было высеяно 50 семей и 50 семей контрольного варианта.

Было высеяно 100 обработанных этиленимином семей и 50 семей контроля. Из каждой семьи семена высевались в 20 гнезд по 2 семени в каждом гнезде.

Выяснилось, что γ -облучение в дозах 0,5 и 1 кр, стимулировавшее рост и урожайность растений в M_1 , в M_2 , не дало изменений форм. Поэтому в дальнейшем мы изучали только стимулирующее действие этих доз в первом поколении.

Данные о числе проанализированных семей, о количестве семей с изменениями в M_2 , а также о проценте семей с мутантами от общего числа проанализированных в M_2 (после проверки наследования изменений в 1962 г.) представлены в табл. 5.

Таблица 5
Количество семей хлопчатника с мутантами

Мутаген	Варианты опыта	Число изученных семей в M_2 (1961 г.)	Количество семей			
			с изменениями в M_2 (1961 г.)		с наследственными изменениями (1962 г.)	
			шт.	%	шт.	% от общего числа семей в M_2
Гамма-лучи	Контроль	80	0	0	—	—
	0,5 кр	53	0	0	—	—
	1 кр	43	0	0	—	—
	5 кр	35	5	$14,0 \pm 5,8$	2	$5,7 \pm 3,9$
	10 кр	70	30	$43,0 \pm 5,9$	20	$28,5 \pm 5,4$
	20 кр	50	30	$60,0 \pm 6,9$	24	$48,0 \pm 7,0$
Этиленимин	Контроль	50	0	0	—	—
	0,03%	50	22	$44,0 \pm 7,0$	22	$44,0 \pm 7,0$
	0,07%	50	25	$50,0 \pm 7,0$	25	$50,0 \pm 7,0$
Быстрые нейтроны	Контроль	50	0	0	—	—
	1078 рад (650 Н + 428 γ)	50	35	$70,0 \pm 6,5$	26	$52,0 \pm 7,0$

Из табл. 5 видно, что с увеличением дозы γ -излучения во втором поколении увеличивается число семей с мутантами.

Аналогичные изменения встречаются также при обработке семян хлопчатника раствором этиленimina разной концентрации.

Если сравнить все три мутагена между собою, то выясняется, что нейтроны не более эффективны, чем γ -лучи и этиленимин. Так, если при дозе 20 кр γ -излучений было выделено $48,0 \pm 7,0\%$ семей с мутантами, то при дозе 1078 рад такие семьи составляют $52,0 \pm 7,0\%$ от общего числа семей M_2 .

А при самой эффективной концентрации этиленimina (0,07%) количество семей с мутантами достигает $50,0 \pm 7,0\%$ от общего числа семей M_2 . Однако если судить по количеству практически ценных форм, то этиленимин в 1,5—2 раза эффективнее, чем γ -лучи и быстрые нейтроны (табл. 6).

Таблица 6

Количество семей с мутантами в M_3 и процент хозяйственно-ценных мутантов (по предварительной оценке)

Мутаген	Варианты опытов	Число семей с мутантами	Количество хозяйственно-ценных мутантов		Количество семей с мутантами, имеющими отдельные хозяйственно-ценные качества		Число семей с мутантами, не имеющими хозяйственной ценности	
			шт.	%	шт.	%	шт.	%
Гамма-лучи	5 кр	2	1	50,0	1	50,0	0	0
	10 кр	20	4	20,0	9	45,0	7	35,0
	20 кр	24	6	25,0	9	37,5	9	37,5
	Всего . . .	46	11	23,9	19	41,3	16	34,8
Этиленимин	0,03%	22	8	36,3	9	40,9	5	22,8
	0,07%	25	13	52,0	10	40,0	2	8,0
	Всего . . .	47	21	44,7	19	40,3	7	15,0
Быстрые нейтроны	1078 рад (650 Н + 428 γ)	26	6	23,0	11	42,3	9	34,7

Из табл. 6 видно, что наибольший процент семей с хозяйственно-ценными мутантами по комплексу признаков приходится на γ -облучение в дозе 20 кр (25,0%) и на 0,07%-ную концентрацию этиленimina (52,0%); при облучении быстрыми нейтронами в дозе 1078 рад они составляют 23% общего числа мутантов.

Таблица 7

Количество измененных (M_2) и мутантных растений (M_3)

Мутаген	Варианты опыта	Число растений в M_2 (1961 г.)		Количество растений с наследственными изменениями (1962 г.)	
		изученных	измененных	шт.	%
Гамма-лучи	Контроль	803	00	—	—
	0,5 кр	613	00	—	—
	1 кр	501	00	—	—
	5 кр	94	13	2	$2,1 \pm 1,5$
	10 кр	532	79	25	$4,7 \pm 0,9$
	20 кр	457	92	37	$8,1 \pm 1,3$
	Всего	1083	184	64	$5,9 \pm 0,7$
Этиленимин	Контроль	269	00	—	—
	0,03%	497	71	30	$6,0 \pm 1,0$
	0,07%	358	65	27	$7,5 \pm 1,3$
	Всего	855	136	57	$6,6 \pm 0,84$
Быстрые нейтроны	Контроль	402	00	—	—
	1078 рад (650 Н + 428 γ)	302	80	36	$11,9 \pm 1,8$

Следует отметить, что мутанты, полученные под влиянием этиленимина, в большинстве случаев мало отличаются от исходных форм, т. е. под влиянием ионизирующих излучений возникают более резкие изменения.

Данные о числе мутантов, полученных под влиянием различных мутагенных факторов, приведены в табл. 7.

Как видно из табл. 7, среди 1083 растений, представляющих собой потомство облученных семян, после γ-облучения в дозах 5; 10; 20 кр найдено 64 ($5,9 \pm 0,7\%$) мутантных растения, при облучении быстрыми нейтронами из 302 растений 36 ($11,9 \pm 1,8\%$), а при обработке этиленимином из 855 растений 57 ($6,6 \pm 0,84\%$).

Мутации, возникающие у хлопчатника под влиянием разных мутагенов, обнаруживаются на разных фазах развития растений. Так, например, если изменения по форме и величине коробочек и окраске растений можно обнаружить в фазе плодообразования, то изменения по форме куста (компактность и сравнительная компактность) можно наблюдать в период созревания.

Среди мутантов встречаются относительно скороспелые и позднеспелые растения, формы с удлиненными коробочками, крупными коробочками, растения, имеющие очень компактную форму куста с нулевым типом ветвления, и т. п.

Типы мутантов, полученные под влиянием ионизирующих излучений и этиленимина, приведены на схеме.

ТИПЫ МУТАНТОВ, ПОЛУЧЕННЫХ У ХЛОПЧАТНИКА

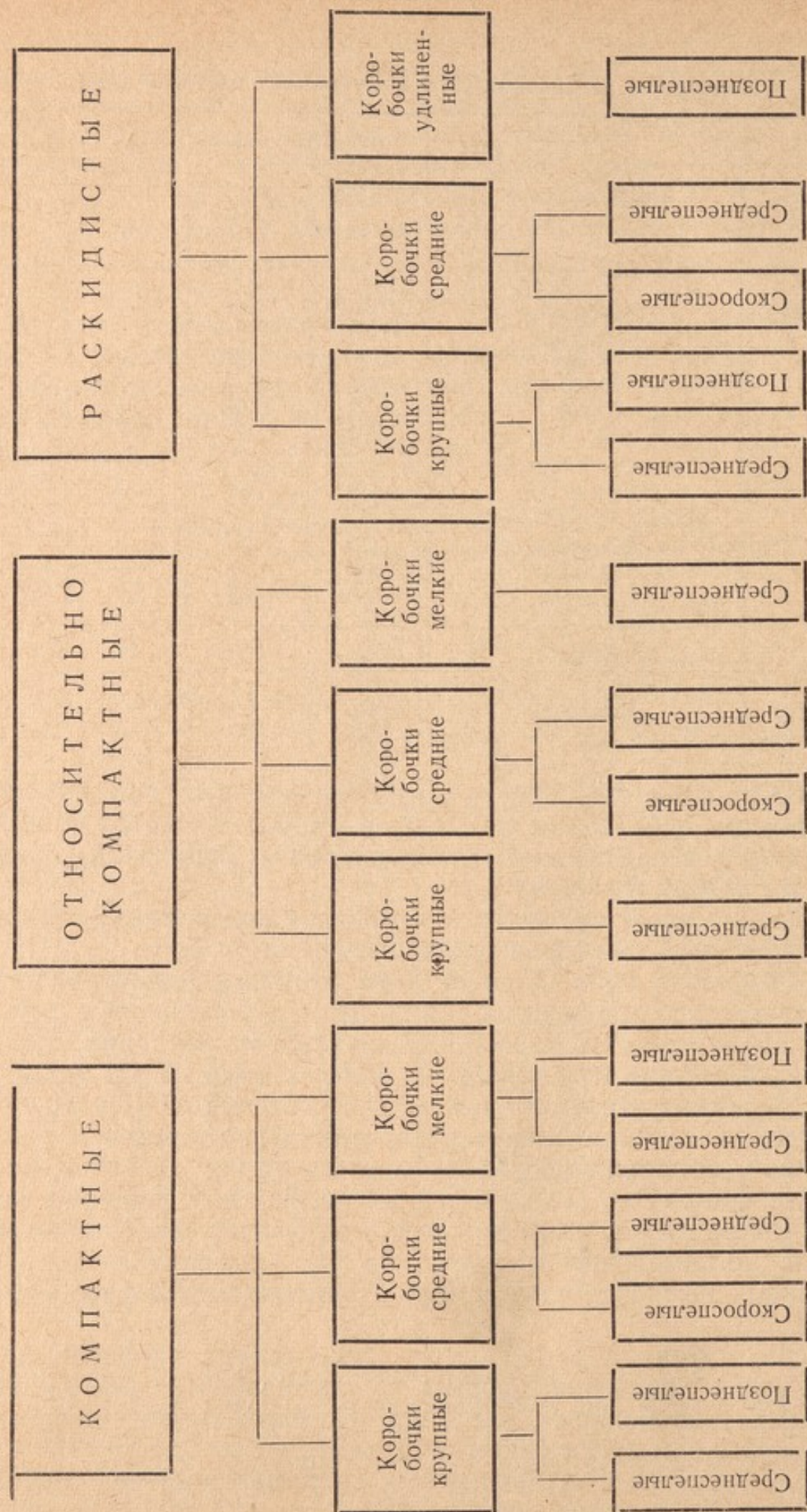




Рис. 1. Исходная форма куста хлопчатника сорта 2421.

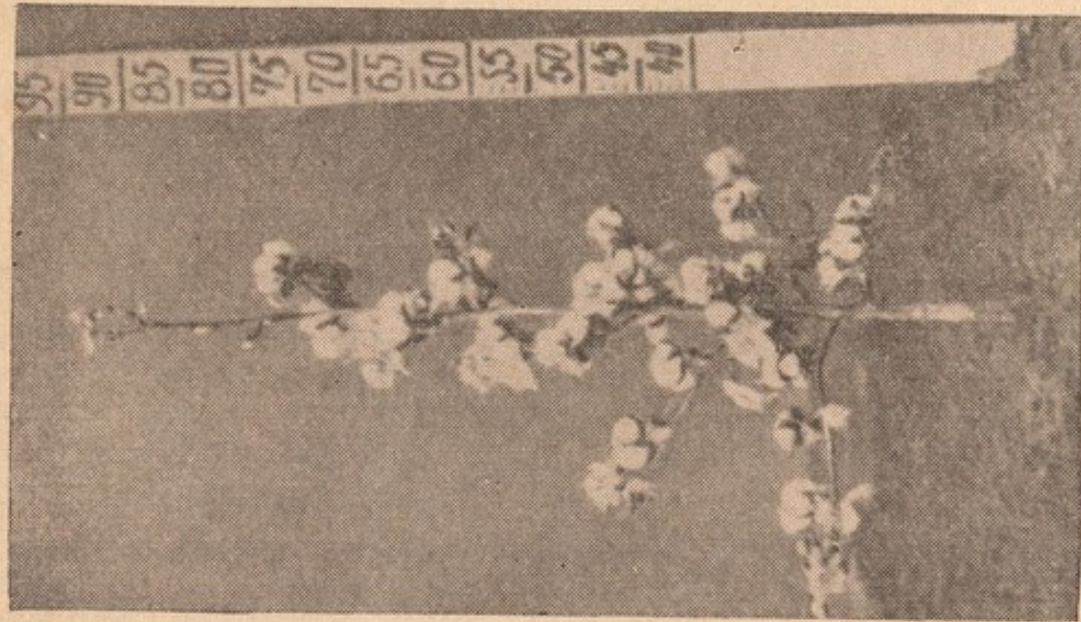


Рис. 2. Мутант с компактной формой куста (по размеру коробочек от исходной формы не отличается).



Рис. 3. Мутант с компактной формой куста и крупными коробочками.

Полученные мутанты отличаются от исходного сорта некоторыми хозяйственно-ценными признаками.



Рис. 4. Позднеспелый мутант с тонким, длинным и крепким волокном.

Например, на рис. 2 показана форма, полученная под влиянием γ -облучения (рис. 1 — контрольное растение). Она отличается от исходного сорта компактностью куста; размер коробочек такой же, как у контроля, а иногда даже больше, срок созревания у мутанта и контрольных растений одинаков.

Такая же форма получена под влиянием быстрых нейтронов в дозе 1078 рад (рис. 3).

Эти формы, по предварительным данным, не имеют никаких отрицательных признаков по сравнению с контролем. Поскольку кусты мутантов имеют компактную форму, образование коробочек по ярусам происходит быстро, в результате чего большое число коро-

бочек созревает также в короткий срок.

Компактность растений дает возможность обрабатывать междурядья машинами до самого конца вегетации, не повреждая побеги.

Укороченный срок созревания коробочек также позволяет убирать урожай хлопка-сырца хлопкоуборочными машинами до наступления мороза.

Некоторые мутанты наряду с положительными качествами имеют отрицательные, которые можно ликвидировать обычными селекционными методами — гибридизацией и отбором.

Кроме того, имеются мутанты, которые наряду с отрицательными признаками (позднеспелостью, малоурожайностью и т. д.) имеют отдельные ценные признаки — тонкое, длинное и крепкое волокно (рис. 4).

Получение таких форм внутри одного сорта дает селекционерам очень удобный исходный материал, который можно легко использовать при гибридизации.

Выводы

1. Воздушно-сухие семена хлопчатника 2421 были обработаны γ -лучами и быстрыми нейтронами в разных дозах, а также разными концентрациями этиленимина.

2. Результаты трехлетних исследований показали, что γ -излучение в дозах от 0,5 до 2 кр является стимулирующим. Увеличение урожая составляет от 2,5 до 6,0 ц/га, или 7—15% по сравнению с контролем. При этих дозах не обнаружено никаких изменений как в M_1 , так и в M_2 .

3. Гамма-излучение в дозах от 5 до 30 кр является мутагенным. После воздействия в этих дозах в M_1 встречаются изменения типа «радиоморфозов», а в M_2 — разные типы наследственных изменений.

4. Оптимальными мутагенными дозами для хлопчатника сорта 2421 в наших условиях можно считать дозы от 10 до 20 кр, которые дали самый большой процент мутаций (соответственно семей с мутантами $28,5 \pm 5,4$ и $48,0 \pm 7,0\%$ общего числа семей M_2).

5. Дозы 30 и 40 кр γ -облучения для данного сорта хлопчатника в данных условиях оказались критическими, и их можно не использовать.

6. При облучении семян быстрыми нейтронами в наших исследованиях стимулирующие дозы не обнаружены.

7. Быстрые нейтроны в дозе 1078 рад (650 рад Н + + 428 рад γ) — оптимальная мутагенная доза для хлопчатника сорта 2421 ($52,0 \pm 7,0\%$ семей с мутантами).

8. Раствор этиленимина при концентрации 0,03% является как стимулирующим (увеличение урожая в среднем за 3 года на 14%), так и мутагенным. Оптимальная мутагенная концентрация для данного сорта хлопчатника 0,07% ($50,0 \pm 7,0\%$ семей с мутантами).

ЛИТЕРАТУРА

1. Ибрагимов Ш. И. и др. «Хлопководство», 7, 38—42 (1962).
2. Узанбаев Е. Х., Ковальчук Р. И. «Докл. АН УзССР», № 9, 49—52 (1960).
3. Эюбов Р. Э. «Изв. АН АзербССР», № 5, 29—39 (1959).
4. Гусейнов Д. М., Эюбов Р. Э. «Докл. АН АзербССР», 15, № 6, 551—525 (1959).
5. Гюльяхмедов А. Н. «Изв. АзербССР», № 9, 73 (1957).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ С ЦЕЛЬЮ ПОЛУЧЕНИЯ СОМАТИЧЕСКИХ МУТАЦИЙ У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Г. Ф. ПРИВАЛОВ

Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск

Изучение мутагенного эффекта ионизирующих излучений на древесных растениях производилось в основном путем предпосевного облучения семян в различных дозах. Основной задачей, которая ставилась при этом, было выяснение перспективности метода радиационных воздействий на семенной материал с точки зрения возможности создания новых форм. Одновременно с этим были получены некоторые данные по сравнительной радиационной чувствительности различных видов древесных растений.

Облучение семян γ - и рентгеновскими лучами производилось в следующих дозах: 1, 3, 5, 10, 15 и 20 *кр*. Семена небольшого числа видов облучались быстрыми нейтронами в дозах 500, 1000, 2000 и 3000 *фэр*. Степень радиационной чувствительности семян различных видов устанавливалась на основании изучения грунтовой всхожести облученных семян, выживаемости растений и изменения их роста в течение 5 лет.

Основным критерием для отнесения тех или иных отклонений от нормы к числу мутационных служило возникновение этих признаков в виде секториальных химер, т. е. растений, у которых наряду с измененными признаками сохранялись побеги, характерные для исходных форм.

Дополнительным критерием служило достоверное повышение частоты возникновения мутационных изменений у растений из облученных семян по сравнению с контролем.

В результате исследований установлены примерные критические дозы облучения семян более чем для 30 видов древесных растений. К числу наиболее радиочувствительных относятся семена хвойных (кедр сибирский, лиственница, сосна, ель), березы и ольхи, а также семена раннеспелых сортов культурной яблони. Для этих видов растений величина критических доз лежит в пределах 2—6 *кр*. Наиболее устойчивыми (критическая доза более 20 *кр*) оказались семена облепихи, гледичии, тополя.

Таким образом, при облучении семян не обнаружено какой-либо зависимости критических доз от размеров семян, плотности покровных оболочек, способности к длительному хранению, содержанию масла в семенах и других признаков.

В числе высокорadioустойчивых оказались виды с крупными и плотными семенами, способными сохранять свою всхожесть в течение нескольких лет (гледичия), а также виды с очень мелкими семенами, способными сохранять жизнеспособность в течение всего лишь нескольких недель (тополь). У некоторых видов слабые дозы облучения (1 кр для радиационно-чувствительных и 1—5 кр для радиационно-устойчивых) стимулировали рост сеянцев в высоту. Однако стимуляция роста сохранялась, как правило, только в течение первого года жизни растений.

Облучение семян древесных растений приводит к увеличению изменчивости большого числа морфологических признаков. Часть из этих изменений является следствием неравномерного роста различных участков тканей, приводящих к нарушению правильных форм. К таким последствиям облучения, проявляющимся в наибольшей мере на первых этапах роста растений, относятся следующие: асимметрия листьев, черешков и стеблей, деформация и разрывы листьев, недоразвитие листьев, выпадение участков или целых листьев, отсутствие почек на побегах, раздвоение листьев, отсутствие главной жилки листа, воронкообразные листья и т. п.

Облучение семян нередко приводило к увеличению скорости роста растений в высоту. Общим для всех видов древесных растений было снижение средней высоты растений с повышением дозы облучения семян. Однако даже при дозах, близких к критическим, отдельные растения в некоторых случаях оказывались более быстрорастущими, чем наибольшие растения в контрольных вариантах. Это свидетельствует либо об эффекте стимуляции, проявляющемся только на единичных растениях, либо о возникновении более быстрорастущих форм.

У одних видов мутации морфологических признаков проявлялись в первый же год после посева облученных семян (клен ясенелистный), у других — на третий-четвертый год жизни (сосна, сирень и др.). Частота возникновения и выявления мутаций зависит от дозы облучения семян. С увеличением дозы количество растений с видимыми мутационными изменениями повышается и достигает при больших дозах облучения 10—25% общего числа растений.

У видов, способных к образованию поросли от корневой шейки, удастся повысить частоту выявления видимых мутаций примерно еще на такую же величину. Выявление мутаций в результате образования порослевых побегов связано с тем, что в процессе соматического отбора большинство клеток с мутационными изменениями отстает в процессе роста, и они сохраняются в течение ряда лет в прикорневой зоне.

Таким образом, количество растений с мутационными изменениями путем порослевания может быть доведено до 20—50%. Наблюдения, проведенные на клене ясенелистном, сирени и чубушнике, показали, что облучение семян приводит к возникно-

вению соматических мутаций почти у каждого растения, выросшего из облученного семени (при оптимальных дозах облучения). Это явление становится понятным, если учесть, что в тканях зародыша в момент облучения содержится несколько тысяч клеток, способных к мутационной изменчивости в различных направлениях.

Вместе с тем следует отметить, что если не предпринимать искусственных приемов расхимеривания и вегетативного закрепления мутаций в процессе соматического отбора, клетки, несущие мутационные изменения, могут быть вытеснены тканями, состоящими из неизмененных клеток, и потеряны бесследно. Сохраниться могут лишь мутационные изменения, имеющие преимущества перед исходными формами и проявляющиеся на первых этапах роста растений.

Таким образом, возможности выявления и закрепления вегетативных мутаций в значительной мере зависят от искусства селекционера.

Наблюдения показали, что спонтанное расхимеривание, т. е. самопроизвольное выявление видимых мутаций, происходило на различной высоте ствола, начиная от нескольких сантиметров от поверхности почвы до высоты 2 м. Однако около 80% морфологических мутаций в наших опытах было выявлено на порослевых побегах. К числу наиболее резко выделяющихся соматических мутаций, выявленных в течение 5 лет, относятся величина и форма листьев и черешков, порядок расположения листьев, окраска листьев, форма кроны.

Величина и форма листьев и черешков

Узколистные формы — у клена ясенелистного, тополя черного, сирени обыкновенной, сирени венгерской, сирени мохнатой, чубушника пекинского, спиреи японской, яблони ранетки пурпурной, вишни песчаной.

О пределах изменчивости растений, развившихся из облученных семян, по ширине листьев можно судить на основе следующих примеров. У тополя черного отношение длины листа к ширине в контроле было равно 1,0—1,9, после облучения семян — 0,7—2,5. У сирени обыкновенной это отношение колебалось от 1,1 до 2,6.

Крупнолистные формы — у тополя черного, клена ясенелистного, сирени, яблони сибирской, яблони ранетки пурпурной, березы бородавчатой.

Мелколистные формы — у тополя черного, сирени обыкновенной, клена ясенелистного, яблони ранетки пурпурной, яблони сибирской, чубушника пекинского, липы сибирской, березы бородавчатой, вишни песчаной. Отношение площади листа наиболее крупнолистных форм к мелколистным у тополя было равно 12,6 (в контроле 3—5), у сирени обыкновенной — 10,0.



Рис. 1. Клен ясенелистный — мутант с гофрированными листьями.



Рис. 2. Тополь — крупнолистный мутант с волнистыми краями.

Округлолистные формы — у сирени обыкновенной, клена ясенелистного, тополя черного, яблони культурной.

Глубокорассеченолистные формы — у клена ясенелистного, яблони культурной, рябинника рябинолистного, березы бородавчатой.

Цельнокрайнолистные формы — у клена ясенелистного, яблони культурной.

Гофрированолистные формы — у клена ясенелистного (рис. 1), тополя черного, сирени Вольфа, сирени венгерской, чубушника пекинского, рябины обыкновенной, липы сибирской.

Лодочкообразные листья — у тополя черного, клена ясенелистного, сирени обыкновенной, чубушника пекинского, яблони ранетки пурпурной, березы бородавчатой, акации желтой.

Волнистые по краям листья — у тополя черного (рис. 2), яблони ранетки пурпурной, яблони культурной, груши культурной.

Черешки, прижатые к побегу или направленные под сильно заостренным углом кверху — у клена ясенелистного, тополя черного, яблони ранетки пурпурной, акации желтой, вишни песчаной, липы сибирской.

Черешки короткие, «сидячие» — у тополя черного, яблони ранетки пурпурной.



Рис. 3. Изменчивость формы листьев у радиационных мутантов клена ясенелистного (первый лист в верхнем ряду — контроль).

Торчащелистные — у клена ясенелистного, вишни песчаной (листья у этих форм направлены строго под прямым углом к побегу, не свешиваются по краям).

Свернутолистные формы — у клена ясенелистного, чубушика (изменчивость радиационных мутантов клена ясенелистного по форме листьев представлена на рис. 3).

Порядок расположения листьев

Очереднолистные — у клена ясенелистного, сирени обыкновенной, сирени венгерской, сирени Генри, сирени мохнатой, бархата амурского, чубушника пекинского, жимолости татарской.

Супротивнолистные — у яблони ранетки пурпурной, тополя черного, облепихи, вишни песчаной, березы бородавчатой, липы сибирской [особенностью этих форм является небольшое число пар листьев, образующихся на побегах (1—5 пар)].

Мутовчатолистные — у клена ясенелистного, сирени обыкновенной, сирени венгерской, сирени мохнатой, сирени Генри, чубушника пекинского, бархата амурского, облепихи, жимолости татарской.

Формы с измененными типами расположения листьев сохраняются чаще всего только в течение одного вегетационного периода. На следующий год из боковых побегов, как правило, образуются побеги с характерным для каждого вида исходным типом листорасположения. Однако в последующие годы измененный порядок расположения листьев вновь выявляется на отдельных побегах.

Создается впечатление, что закладка боковых побегов в пазухах листьев и формирование верхушечных точек роста, определяющих характерный для вида тип листорасположения, осуществляется различными слоями меристематических клеток.

Окраска листьев

Хлорофильные мутации возникали почти у всех изучавшихся видов. Наиболее интересными мутациями, которые могут иметь декоративное значение, являются следующие: желто-зеленые, желтоокаймленные, белоокаймленные, розвоокаймленные, крапчатые.

Мутации хромопластов — красная окраска листьев у клена ясенелистного, яблони сибирской и культурной, фиолетовая — у сирени обыкновенной (увеличение разнообразия осенней окраски листьев наблюдалось почти у всех изучавшихся видов).

Блестящие листья — у сирени Вольфа (рис. 4), сирени Генри, венгерской сирени, сирени мохнатой.



Рис. 4. Сирень Вольфа:
слева — мутант с блестящими удлинненными листьями; справа — исходная форма.

Форма кроны

Кустообразные или стелющиеся формы и карлики возникли у клена ясенелистного, березы бородавчатой, липы сибирской, лиственницы сибирской, тополя черного, яблони ранетки пурпурной, яблони культурной.

Плакучие формы — у тополя черного, березы бородавчатой, облепихи, яблони.

Древовидные формы кустарников — у акации желтой, вишни песчаной.

Характер ветвления однолетних побегов — достоверные сдвиги в характере ветвления однолетних побегов наблюдались у многих видов. Возникали формы с многочисленными вторичными побегами в пазухах листьев у яблони, клена ясенелистного, тополя черного, вишни песчаной и др. Различные виды излучений оказывали неодинаковое влияние на этот признак. У яблони ранетки пурпурной облучение семян рентгеновскими лучами привело к увеличению на 4—10% числа сильноветвящихся растений. Быстрые нейтроны, наоборот, резко сократили число таких растений (на 9—24%) по сравнению с контролем.

Треххвойность сосны обыкновенной — этот вид сосны имеет парную хвою; под действием радиации возникли формы с раз-

личным числом треххвойных пучков: у отдельных растений число пучков с тремя иглами достигает 80—90%.

Возникновение дополнительных побегов у сосны из неактивной зоны меристемы — этот признак проявляется в образовании большего или меньшего числа вторичных побегов между мутовками. Побег формируются в пучках между иглами. При усыхании деревьев (вследствие повреждения хвои) дополнительные побеги образуются от корневой шейки по типу поросли.

Изменения генеративных органов — наблюдения проводились на пяти видах сирени. Изменения затрагивали форму соцветий, величину и форму цветков, число лепестков, окраску цветков. Наиболее интересными были шаровидные формы кистей, закрученнолепестковые, разнолепестковые (число лепестков 2—3 или 4—6). Окраска цветков изменялась от темно-фиолетовой и красной до полностью белой со всеми промежуточными оттенками.

Физиологические и биохимические исследования показывают, что ионизирующая радиация увеличивает также пределы изменчивости растений по зимостойкости, срокам вегетации и содержанию химических веществ в растениях. Проведенные наблюдения позволяют сделать следующие выводы.

1. Древесные растения являются объектами, на которых четко проявляются большие возможности использования ионизирующей радиации для целей селекции. Способность древесных растений к вегетативному размножению позволяет закреплять полученные изменения уже в первом поколении и использовать лучшие формы в практике.

2. Ионизирующая радиация при облучении семян резко повышает частоту возникновения соматических мутаций. При этом подвергаются изменению многие систематические признаки, служащие для определения видов древесных растений (форма листьев и порядок расположения их на побегах, число игл в пучках, число лепестков и др.).

ГАММА-ОБЛУЧЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ ДЛЯ ПРЕОДОЛЕНИЯ НЕСКРЕЩИВАЕМОСТИ ПРИ МЕЖРОДОВЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ ВИНОГРАДА И ПЛОДОВЫХ, А ТАКЖЕ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ УРОЖАЙНОСТИ ВИНОГРАДА

В. С. СЕМИН, Б. А. ЖУЧЕНКО

Молдавский научно-исследовательский институт садоводства,
виноградарства и виноделия, Кишинев

В настоящее время в селекции растений широко используются ионизирующие излучения. Получено немало ценных в хозяйственном отношении форм с повышенной урожайностью, устойчивых к грибным и бактериальным заболеваниям, к полеганию и др. При этом селекционеры в основном применяют метод облучения семян или самих растений. Использование же облученной пыльцы в селекции сельскохозяйственных растений пока не нашло широкого применения. Однако этот вопрос представляет не меньший интерес и практическую ценность.

Изучению облученной γ -лучами пыльцы плодовых культур и винограда в селекции и посвящены наши исследования. Первым этапом наших исследований было изучение радиационной чувствительности пыльцы, прежде всего методом проращивания ее на искусственной среде. Проращивание пыльцы проводилось в 15%-ном растворе глюкозы при температуре в термостате 25—26° С в 15-кратной повторности.

Пыльцу плодовых культур заготавливали в период распускания бутонов. После просушивания и просеивания пыльцу расфасовывали в пергаментные пакетики и подвергали облучению на γ -пушке (источник излучения — Co^{60}) в дозах 1, 3, 5, 10, 25, 40 кр. Была исследована радиационная чувствительность пыльцы следующих пород: миндаля, абрикоса, вишни, сливы, яблони, груши.

Облученная пыльца проросла во всех вариантах опыта, причем по мере увеличения дозы облучения процент проросших пыльцевых зерен снижался, особенно резко при облучении ее в дозах 25 и 40 кр. Однако этот способ не дает еще возможности судить о фертильности пыльцы, т. е. о ее оплодотворяющей способности. Поэтому единственно правильным методом определения фертильности пыльцы в зависимости от дозы облучения может быть полевой метод, метод искусственной гибридизации.

Исследования действия облученной пыльцы на плодообразование показали, что с увеличением дозы излучения процент завязывания плодов снижается. Стерильность пыльцы миндаля, яблони, вишни, абрикоса наступает соответственно при дозах облучения 40, 40, 25, 10 кр. Одновременно проводили скрещива-

ния отдаленных родительских пар; результаты двух комбинаций представлены в табл. 1.

Данные табл. 1 свидетельствуют о том, что оплодотворяющая способность пыльцы яблони при дозах облучения 10 и 25 кр очень низкая, процент завязывания плодов составляет соответственно 4,1 и 3,1. Семена, полученные в этих вариантах, оказались нежизнеспособными. Следовательно, о радиационной чувствительности пыльцы можно судить лишь по признаку жизнеспособности семян, полученных от пыльцы, облученной в разных дозах.

В вариантах опыта, где в качестве опылителя применяли смесь близкородственной облученной пыльцы и чужеродной (груши), процент завязывания плодов выше, а семена, полученные в этих вариантах, жизнеспособны. Получение жизнеспособных семян в вариантах с использованием смеси пыльцы, один из компонентов которой (близкородственная пыльца) облучен в дозе, стерилизующей ее, указывает на возможность преодоления в данном случае нескрещиваемости отдаленных форм.

Преодоление несовместимости отдаленных форм наблюдалось нами и у вишни, опыленной пылью сливы. Процент завязывания плодов в вариантах, где на цветки вишни наносилась смесь облученной пыльцы вишни и чужеродной (сливы), в 1,5—2 раза выше по сравнению с вариантами, где чужеродная пыльца участия не принимала. Подобная картина повторилась и в 1963 г. Однако необходимо отметить, что радиационная чувствительность пыльцы в разные годы может колебаться. Так, например, в 1963 г. пыльца вишни, облученная в дозе 25 кр, вызвала незначительное завязывание плодов 0,5%, тогда как в исследованиях 1962 г. эта доза оказалась стерилизующей. Изменение процента завязывания плодов при использовании смеси пыльцы, отраженное в табл. 1, наблюдалось нами и раньше, начиная с 1960 г., в комбинациях: персик × слива, черешня × слива, миндаль × абрикос, абрикос × миндаль и др.

В работах по отдаленной гибридизации растений некоторыми селекционерами [1, 2] были получены межродовые гибриды плодовых, однако при очень низком проценте завязывания плодов. Метод же использования ионизирующих излучений для преодоления нескрещиваемости позволяет легче получать отдаленные гибриды.

В опытах с виноградом была поставлена задача изучить влияние ионизирующих излучений на свойства пыльцы винограда и выявить возможность использования облученной пыльцы в селекционных целях. Ниже приводим результаты исследований двух опытов.

Опыт первый. В качестве материнского растения был взят сорт винограда «Коарна нягрэ» (функционально женский тип цветка); цветки не кастрировали. Кусты были одинаковые по силе роста; за 10 дней до начала цветения часть бутонов

Таблица I

Влияние облученной пыльцы на плодобразование и преодоление нескрещиваемости отдаленных форм

Номер варианта	Материнское растение	Опылитель	Доза излучения, кр	1962 г.				1963 г.			
				Число опылителей	Число завязавшихся плодов	Кол-во завязавшихся плодов, %	Число опылителей	Число завязавшихся плодов	Кол-во завязавшихся плодов, %	Число опылителей	Число завязавшихся плодов
1	Вишня	Вишня	1	206	34	16,6	480	97	20,2		
2			5	246	46	18,7	370	54	14,6		
3			10	240	19	7,9	404	29	7,2		
4			25	273	0	—	386	2	0,5		
5	Вишня	Вишня (облученная) × слива	1	281	90	32,0	354	117	33,2		
6			5	382	114	29,8	416	109	26,4		
7			10	244	50	20,5	450	66	14,8		
8			25	182	8	4,4	440	36	8,3		
9	Яблоня	Яблоня	1	186	32	17,0	180	30	16,4		
10			5	172	28	16,0	164	31	19,2		
11			10	160	7	4,1	158	20	12,4		
12			25	175	5	3,1	173	7	4,3		
13	Яблоня	Яблоня (облученная) × груша	1	184	49	26,6	186	54	28,8		
14			5	202	45	22,2	163	57	34,8		
15			10	162	58	35,6	158	32	20,3		
16			25	171	42	24,4	170	38	22,4		

Таблица 2

Влияние облученной пыльцы на завязывание, развитие плодов и семян винограда (материнское растение — сорт «Коарна нягрэ»)

Опылитель	Доза облучения, кр	Количество завязавшихся ягод, %	Средний вес грозди, г	Среднее число ягод в грозди	Количество горошащих ягод, %	Средний вес ягоды, г		Среднее число семян на одну гроздь		Средний вес одного хорошего семени, мг
						нормальной	горошащей	всего	из них хороших, %	
«Зейбель» № 1 (необлученная пыльца)	К-1	53,2	442,5	133	6,0	3,5	0,6	162	93,2	35,8
Естественное опыление	К-2	48,4	362,9	121	7,4	3,2	0,5	134	91,0	37,7
«Зейбель» № 1	1	59,2	550,0	148	3,3	3,8	0,7	201	79,6	42,8
	2	58,0	531,5	137	3,6	4,0	0,7	198	66,0	43,3
	3	47,6	434,1	119	8,3	3,9	0,9	141	61,7	41,1
	5	33,6	272,4	84	9,5	3,5	0,8	83	53,0	38,4
	7	28,8	163,0	72	16,6	3,0	1,0	48	12,5	37,2
	10	22,0	82,6	55	76,0	2,8	1,1	13	7,7	38,9
	15	4,8	13,6	12	100,0	—	1,2	—	—	—

отобранных соцветий была удалена, оставалось по 250 цветков на каждом соцветии. Подготовленные таким образом соцветия помещали в пергаментный изолятор. Соцветия опылителя (сорта «Зейбель» № 1) до начала цветения также изолировали, пыльцу заготавливали с них путем стряхивания. После просушивания и просеивания пыльцу в одинаковом объеме помещали в пергаментные пакетики, которые хранились в эксикаторе. За день до опыления пыльцу облучали на γ -пушке. Опыление проводили в середине июня через верхнее отверстие изоляторов, которые дважды в течение последующих дней встряхивали с целью доопыления цветков. Повторность каждого варианта опыта — четырехкратная. Спустя 15 дней пергаментные изоляторы заменяли марлевыми. Полевые опыты проводились на коллекционном участке института. Полученные данные приведены в табл. 2.

Данные табл. 2 свидетельствуют о том, что оплодотворяющая способность пыльцы опылителя («Зейбель» № 1), облученной в разных дозах, неодинакова. Процент завязывания ягод по мере увеличения дозы облучения пыльцы снижается. Если при опылении пыльцой, облученной в дозе 1 кр, завязалось 59,2% ягод, то при использовании пыльцы, облученной в дозе 15 кр, процент завязывания ягод составил всего 4,8, причем все они оказались горошащими. Процент горошащих ягод с увеличением дозы облучения пыльцы увеличивается — это вторая особенность облученной пыльцы.

Однако главной особенностью облученной пыльцы является то, что по сравнению с контролем К-1, где в искусственном опылении участвует пыльца того же сорта опылителя, но необлученная, она может оказывать стимулирующее действие на завязывание и развитие ягод. Такое действие оказывает пыльца, облученная в малых дозах (1 и 2 кр).

Из литературы известно, что облучение с незначительной интенсивностью стимулирует рост и развитие растений [3]; данные о стимулирующем действии предпосевной лучевой обработки семян некоторых сельскохозяйственных растений находим у А. М. Кузина [4] и В. Зезюлинского [5]. Стимулирующее действие облученной пыльцы на завязывание и развитие ягод винограда подтверждено и в исследованиях Г. М. Караджи и Л. М. Якимова — сотрудников нашего института.

Исследуя проросшую пыльцу винограда на искусственной среде (10%-ный раствор глюкозы на агар-агаре), мы выяснили, что темп прорастания, длина пыльцевых трубок и процент проросших пыльцевых зерен, облученных в малых дозах (1 и 2 кр), выше по сравнению с контролем. При повышении дозы облучения пыльцы эти показатели снижаются. Облучение пыльцы в дозах 80—100 кр вызвало ненормальное ее прорастание; пыльцевые трубки были очень короткими и изогнутыми, а после облучения пыльцы в дозе выше 100 кр нередко наблюдалось лишь растрескивание пыльцевых зерен, содержимое которых тут же изливалось в раствор.

Исследования 1963 г. показали, что при использовании в качестве опылителя пыльцы некоторых европейских сортов, облученных в низких дозах, процент завязывания ягод и их качество выше по сравнению с контролем, где в опылении участвует необлученная пыльца.

Новые свойства облученной пыльцы сказываются и в ее действии на образование нормально развитых семян. Как видно из табл. 2, среднее количество семян на одну гроздь (мелкие семена не учитывались) в вариантах опыта, где использовалась пыльца, облученная в малых дозах (1 и 2 кр), выше по сравнению с контролем К-1, однако по мере увеличения дозы облучения пыльцы процент нормально развитых семян падает. Семена по внешнему виду казались нормальными, но в воде всплывали. При исследовании оказалось, что такие семена пустые. Завязывания ягод при опылении пыльцой, облученной в дозе 30 и 45 кр, не наблюдалось.

Необходимо отметить, что жизнеспособность семян уменьшается по мере увеличения дозы облучения пыльцы, однако использование в скрещиваниях пыльцы, облученной γ -лучами, представляет огромный интерес. Известно, что при скрещивании европейских сортов с американскими видами признаки последних доминируют в потомстве. Такая закономерность была нами замечена в комбинациях скрещивания с использованием в каче-

стве опылителя американского вида «Рипариа глуар». Однако при облучении пыльцы проявление признаков отца в потомстве заметно снижалось, причем тем больше, чем выше доза облучения пыльцы. Этот факт отмечен и в исследованиях Г. М. Караджи и В. С. Семина [6].

Опыт второй. Опыт по межродовому скрещиванию был проведен с использованием в качестве материнского растения сорта винограда «Коарна нягрэ», а отцовского — дикого винограда «Партеноциссус квинквефолия», пыльцу которого облучали в дозах 1, 2, 3, 5, 7, 10, 15, 30, 45 кр. В отличие от первого опыта в этом случае в соцветии оставляли по 300 цветков. Результаты скрещивания показали, что в контрольном варианте, где пыльца опылителя не была подвергнута облучению, количество завязей составило лишь 6%, причем все ягоды горошащие, бессемянные. В вариантах, где использовалась облученная пыльца, количество завязей ягод по мере увеличения дозы облучения пыльцы повышается и достигает максимума в варианте № 8 (облучение в дозе 10 кр) — 87,1%. С дальнейшим повышением дозы облучения этот показатель резко падает. Необходимо отметить, что средний вес грозди в вариантах с облучением в дозах 7, 10 и 15 кр ниже, чем в вариантах с использованием пыльцы, облученной в малых дозах: это объясняется тем, что пыльца, облученная в малых дозах, стимулирует развитие плода, средний вес ягод.

Из работы [7] известно, что при использовании в качестве опылителя чужой пыльцы появляются ягоды мелкие, недоразвитые, горошащие при высоком проценте их завязывания. Автор объясняет это менторальным воздействием чужой пыльцы на пыльцу материнского растения, которая при этом приобретает частичную фертильность, в то время как в обычных условиях пыльца винограда сорта «Коарна нягрэ» стерильна. Подобный случай, очевидно, имел место и в нашем опыте.

По всем вариантам и повторностям опыта получено всего 15 нормальных семян. Можно только предположить, что полученные семена явились результатом преодоления несовместимости отдаленных форм с помощью облучения пыльцы γ -лучами. Изучение сеянцев, выращенных из этих семян, показало доминирование признаков материнской формы.

Следует, однако, подчеркнуть, что пыльца после облучения резко изменила свои свойства: она дала почти 100% завязей ягод и 15% вполне нормально развитых семян.

Существование межродовых гибридов в виноградарстве до настоящего времени не известно. Между тем работа в этом направлении проводилась в Украинском научно-исследовательском институте им. Таирова [8], где были получены вегетативные гибриды между представителями родов «Витис винифера» и «Партеноциссус квинквефолия». Однако привитые компоненты впоследствии погибли. Гибриды между указанными видами, по-

лученные за рубежом, при использовании в качестве материнского растения представителей «Витис винифера» бесплодны.

Между тем, по нашим предположениям, подобного рода скрещивания возможны при использовании в селекции винограда ионизирующих излучений.

Выводы

1. Радиационная чувствительность пыльцы плодовых культур в зависимости от дозы облучения различна: стерильность пыльцы яблони, вишни и миндаля наступает при облучении ее в дозе 25—40 кр, абрикоса — 10—25 кр.

2. Использование стерильной пыльцы близкородственной формы в смеси с чужеродной пыльцой позволяет преодолеть несовместимость при отдаленных скрещиваниях.

3. Фертильность пыльцы винограда в зависимости от дозы облучения меняется: 1) пыльца, облученная в низких дозах (1 и 2 кр), оказывает положительное действие на завязывание и развитие плодов винограда; 2) число нормально развитых семян по отношению к их общему числу снижается при увеличении дозы облучения пыльцы.

4. Новые свойства чужеродной пыльцы, возникшие под влиянием облучения, могут быть использованы для преодоления нескрещиваемости представителей родов «Витис винифера» и «Партеноциссус квинквефолия».

5. Используя ионизирующие излучения в межвидовых скрещиваниях винограда европейско-азиатских сортов с североамериканскими, можно получить формы, сочетающие в себе признаки обоих компонентов, так как при облучении пыльцы проявление отцовских свойств в потомстве ослабевает.

ЛИТЕРАТУРА

1. Горшкова Т. А. Совещание по отдаленной гибридизации растений и животных. Тезисы докладов. Вып. 2. М., Изд-во АН СССР, 1958, стр. 54.
2. Ренард Г. К. Там же, стр. 57.
3. Бреславец Л. П. «Природа», № 3, 54 (1958).
4. Кузин А. М. Применение радиоактивных изотопов в промышленности, медицине и сельском хозяйстве. М., Изд-во АН СССР, 1956.
5. Зезюлинский В. М. «Наука и передовой опыт в сельском хозяйстве», № 8, 54 (1958).
6. Караджи Г. М., Семин В. С. «Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии», № 2, 34 (1961).
7. Дарова А. Т. «Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии», № 7, 26 (1960).
8. Айвазян П. К., Докучаева Е. Н. Селекция виноградной лозы. Кишинев, Изд-во Акад. с.-х. наук, 1960.



**РАДИАЦИЯ И СЕЛЕКЦИЯ
РАСТЕНИЙ**

Бланк заказа № 12

Редактор *Г. М. Пчелинцева*
Переплет художника *В. Г. Прохорова*
Художественный редактор *А. С. Александров*
Техн. редактор *С. М. Попова*
Корректор *М. А. Смирнов*

Сдано в набор 13/V 1965 г.
Подписано в печать 14/X 1965 г.
Бумага 60 X 90¹/₁₆ Печ. л. 13. Уч.-изд. л. 13,16
Заказ изд. 1406 Тираж 2400 экз. Т-13728
Цена 76 коп. Зак. тип. 1302
Атомиздат, Москва, Центр, ул. Кирова, 18

Экспериментальная типография ВНИИПП
Государственного комитета
Совета Министров СССР по печати
Москва И-51, Цветной бульвар, 30

ВНИМАНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ!

НА СКЛАДЕ АТОМИЗДАТА ИМЕЕТСЯ СЛЕДУЮЩАЯ ЛИТЕРАТУРА:

Защитное оборудование и приспособления для работы с радиоактивными веществами. Составители: Лоханин Г. Н. и др. 1961, 130 стр., 45 к.

Методы получения и измерения радиоактивных препаратов. Сборник статей под общей ред. В. В. Бочкарева. 1960, 306 стр., 50 к.

Емельянов В. А. Гамма-лучи и нейтроны в полевых почвенно-мелиоративных исследованиях. 1962, 224 стр., 82 к.

Ли Д. Е. Действие радиации на живые клетки. Перев. с англ. 1963, 288 стр., 2 р. 12 к.

Мозжухин А. С., Рачинский Ф. Ю. Химическая профилактика радиационных поражений. 1964, 244 стр., 95 к.

ЗАКАЗЫ НА КНИГИ НАПРАВЛЯЙТЕ ПО АДРЕСУ:

Москва, В-71, Ленинский проспект, 15, Союзкнига,
Отдел технической литературы.

АТОМИЗДАТ

