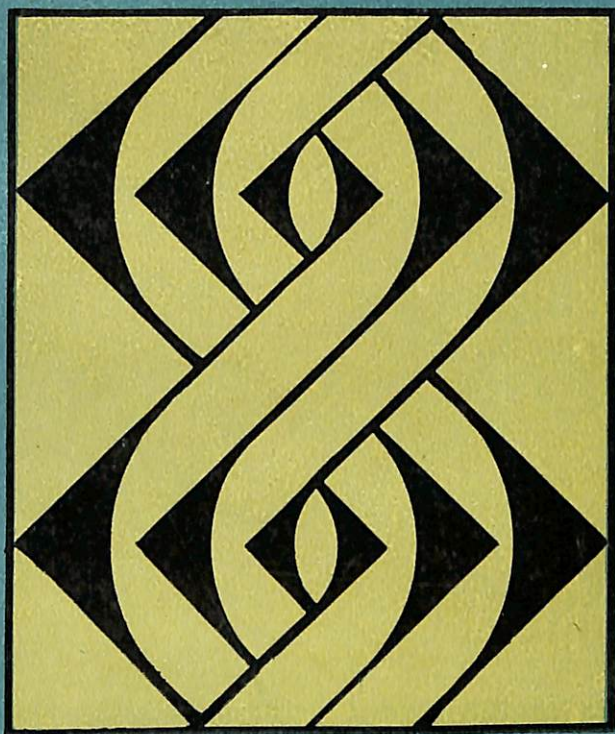


57
В-61

В. Г. ВОЛОДИН

РАДИАЦИОННЫЙ МУТАГЕНЕЗ У РАСТЕНИЙ



МИНСК · 1975

АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛОРУССКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ГЕНЕТИКИ И ЦИТОЛОГИИ

57

B-67

В. Г. ВОЛОДИН

РАДИАЦИОННЫЙ
МУТАГЕНЕЗ
У РАСТЕНИЙ

Под редакцией
академика АН БССР и ВАСХНИЛ
Н. В. ТУРБИНА

387384

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА И ТЕХНИКА»
МИНСК 1975

57
57
57.02
В 61
УДК 03.0015

Володин В. Г. Радиационный мутагенез у растений. Минск, «Наука и техника», 1975, 192 с.

В монографии на основании 15-летних исследований автора в области радиационного мутагенеза у сельскохозяйственных растений рассмотрены некоторые методические приемы, способствующие повышению эффективности работы по индукции наследственных изменений под воздействием радиации. Некоторые особенности первичного облучения семян, изолированное цветение первого облученного поколения и последовательные радиационные воздействия в течение нескольких поколений рассматриваются как дополнительные приемы повышения частоты проявления возникших мутаций. Обсуждается вопрос о связи радиочувствительности с мутабельностью, их зависимость от интенсивности процессов пострадиационного восстановления цитогенетических повреждений. Определены сроки стабилизации мутаций и высказана гипотеза, объясняющая это явление.

Книга предназначена для широкого круга биологов, преподавателей и селекционеров.

Таблиц 59. Иллюстраций 20. Библиография — 340 названий.

Рецензенты:

член-корр. АН БССР,
доктор биологических наук Л. В. Хотылева,
член-корр. АН БССР,
доктор биологических наук В. Е. Бормотов

21003—102
В МЗ16—75 76—75

© Издательство «Наука и техника», 1975.

ВВЕДЕНИЕ

Рост численности населения и уровня потребления, а также развитие пищевой и перерабатывающей промышленности требуют дальнейшего подъема сельскохозяйственного производства. Мартовский (1965 г.), а затем июльский (1970 г.) Пленумы ЦК КПСС определили, что центральной задачей сельского хозяйства является всемерное увеличение производства зерна. Плановым заданием девятой пятилетки предусмотрено довести среднегодовой сбор зерна в стране до 205—210 млн. т. Не менее важно и постоянное повышение качества сельскохозяйственной продукции, особенно у культур пищевого и кормового назначения.

В осуществлении названных задач ведущая роль отводится сорту как основному средству сельскохозяйственного производства. Мировая селекционная практика в настоящее время располагает примерами создания выдающихся сортов основных продовольственных культур. Высокий уровень урожайности таких сортов приводит иногда к ничем не оправданному мнению о достигнутых пределах потенциальных возможностей культуры. С другой стороны, успехи отечественной и мировой селекции выдвигают новые требования к сорту и усложняют создание еще более продуктивных форм. В этой связи перед генетикой растений встают новые задачи по разработке более эффективных методов селекции. Ярким примером творческого подхода к селекционной практике являются работы выдающихся селекционеров современности Т. К. Лукьяненко, Н. В. Ремесло, В. В. Пустовойта, Н. Е. Борлауга, М. Г. Товстика и др. Независимо друг от друга они использовали метод селекции, основанный на сложной ступенчатой гибридизации отдаленных экотипов. В подобных комбинациях создаются новые генотипы путем многоступенчатой рекомбинации

спонтанных мутаций, накопленных в экотипах и не затронутых искусственной селекцией.

Анализ работы лучших селекционеров дает веские основания считать, что традиционными методами селекции сейчас трудно или почти невозможно создать еще более продуктивные формы. Дело в том, что интенсивная селекция с использованием культивируемых сортов неизбежно приводит к обеднению их исторически сложившегося генофонда мутаций. Поэтому необходимо разработать методы и приемы, наилучшим образом способствующие вовлечению в селекционный процесс естественного фонда мутаций, накопленных в процессе эволюции исходного материала.

Второе направление касается разработки методов искусственного создания необходимого количества мутаций. Путем воздействия мутагенными факторами на культивируемые сорта можно обогатить их генотипы разнообразными мутациями и тем самым искусственно восстановить их селекционную ценность.

Значение экспериментального мутагенеза заключается также в том, что этим путем можно улучшить отдельные отрицательные признаки перспективного сорта без его существенной генетической перестройки. Кроме того, изменения генетического материала могут быть настолько серьезными, что они приводят к формированию генотипов, отличающихся от исходной разновидности и вида.

Одним из наиболее эффективных мутагенных факторов для растительных объектов является радиация. Опыт применения ионизирующих излучений в селекционных целях убедительно показывает, что радиационный мутагенез по праву может занять одно из ведущих мест среди многочисленных методов селекции растений. Путем радиационных воздействий в течение нескольких поколений можно создать уникальные генотипы.

Настоящая книга — результат многолетних исследований радиационного мутагенеза пшеницы, ячменя и кукурузы. В ней последовательно описаны особенности возникновения, проявления и стабилизации мутаций, а также более эффективные методические приемы.

Автор выражает глубокую признательность Б. И. Авраменко, Н. А. Картелю, К. И. Забеньковой, И. А. Гордей, З. И. Лисовской за участие в выполнении экспериментальной работы.

ФОРМИРОВАНИЕ ВЗГЛЯДОВ И НАПРАВЛЕНИЙ РАДИАЦИОННОГО МУТАГЕНЕЗА У РАСТЕНИЙ

Радиационная генетика как наука сформировалась в последние 40—45 лет. Эта отрасль общей генетики призвана изучать основные закономерности наследственной изменчивости живых организмов при взаимодействии с энергией ионизирующих излучений. Работы в области радиационной генетики получили особенно бурное развитие в результате широкого использования атомной энергии. Радиационная биология исследует реакцию организмов, непосредственно соприкасающихся с излучениями, а радиационная генетика — отдаленные последствия, проявляющиеся в потомстве облученных организмов.

Началом нового направления радиационной генетики можно считать открытие в 1925 г. Г. А. Надсоном и Г. С. Филлиповым [131] наследственной изменчивости дрожжей под воздействием ионизирующих излучений. Несколько позже этот эффект был подтвержден Меллером [291] на дрозофиле и Стадлером [321, 323] на кукурузе и ячмене. Однако приоритет в использовании радиации для получения ценных форм пшеницы принадлежит А. А. Сапегину [148] и Л. Н. Делоне [61, 147, 148], которые еще в 30-е годы выделили ряд ценных мутантов этой культуры в потомстве облученных рентгеновскими лучами семян.

Работа этих ученых по праву может считаться началом планомерных исследований в области радиационного экспериментального мутагенеза. Почти одновременно с ними А. Н. Лутков [110] опубликовал обзор о значении мутаций в селекции растений, в котором был дан подробный анализ достигнутых результатов по использованию радиации в селекции. Уже тогда ученых интере-

совали зависимость частоты мутаций от интенсивности радиации и состояния организма перед облучением, влияние ультрафиолета, химических веществ и других факторов на мутационный процесс. В обзоре обсуждались сведения о мутабельности различных видов в полиплоидных сериях, о частоте мутаций отдельных генов. Приводились данные о типах мутаций, полученных к тому времени у разных сельскохозяйственных культур. А. Н. Лутков утверждал, что при X-облучении стабильными являются гены, ответственные за формирование органов цветка, и наиболее часто мутируют гены, ответственные за развитие вегетативных органов. Из отечественных ученых к основоположникам метода радиационного мутагенеза можно отнести также В. И. Дидуся [64], который одним из первых изучал искусственные и естественные мутации у ячменя, С. Я. Краевого [97] за исследование радиобиологических эффектов на горохе и чине, М. Ф. Терновского [163], изучавшего рентгеномутанты табака.

Ведущая роль советских ученых в разработке теоретических вопросов мутационного процесса закреплена А. С. Серебровским и Н. П. Дубининым [156], которые впервые в 1928 и 1929 гг. обсудили проблему гена в связи с искусственно вызванной мутационной изменчивостью. В эти же годы было обращено внимание на изучение структурных нарушений хромосомного аппарата после облучения. Примерно в одно и то же время М. С. Навашин [292] и Г. А. Левитский [106] опубликовали результаты своих исследований об абerrационных нарушениях хромосом при рентгеновском облучении.

Из зарубежных ученых, вложивших свой труд в становление экспериментального мутагенеза, следует отметить Штейна [328], который изучал радиоморфозы на антирринум, и Штуббе [329], относившего лучи радия и рентгеновское излучение к достаточно мощным факторам мутационной изменчивости и наметившего задачи для теоретической и практической радиационной генетики.

Весьма интересна и поучительная роль Стадлера в истории формирования взглядов на экспериментальный мутагенез. Результаты его работ в области радиационной генетики ячменя и кукурузы, выполненные в период 1931—1936 гг. [324—326], по существу являются фунда-

ментом теоретического и практического использования экспериментального мутагенеза в селекции растений. И тем не менее его выступление на 6-м Международном генетическом конгрессе сыграло отрицательную роль для дальнейшего развития этих исследований. Стадлер считал, что, несмотря на неоспоримый факт наследственной изменчивости растений под воздействием радиации, этот метод не представляет интереса для селекции. Возникшее после этого выступления скептическое отношение к вопросу эффективности мутагенеза для целей селекции держалось довольно долго.

Основанием для подобного отношения к методу явилось отсутствие к тому времени ощутимых результатов. Облучательная техника была развита слабо. Как правило, использовались установки низкой интенсивности излучения. Не было сформулировано достаточно убедительной теории мутационного процесса, не был известен механизм возникновения, проявления и сохранения мутаций при последующем размножении. Все это послужило достаточно веским основанием для отрицательной оценки метода. В нашей стране такая оценка усугублялась игнорированием достижений формальной зарубежной генетики. По существу исследования в этой области, так успешно начатые нашими учеными, были прекращены. В мировой науке все шире распространялось мнение, что радиация только разрушает или повреждает наследственные структуры клетки, а в потомстве облученных растений могут появиться лишь нежизнеспособные, низкопродуктивные особи. Развеять это ошибочное мнение, задержавшее на многие годы развитие исследований по радиационной генетике, помогли шведские ученые. Ведущий генетик Швеции Густафссон и его школа не прекратили работ по радиационному мутагенезу и в конце 40-х годов оповестили мир о первых положительных результатах [252, 253, 257], свидетельствовавших об отрицательном влиянии ошибочных выводов на развитие науки. Воодушевленные успехами шведов немедленно возобновили работы в области экспериментального радиационного мутагенеза ученые ФРГ — Ольтман [297], Роббелен [304], Гауль [247, 249]; Индии — Сваминатан [216, 331, 332], Банзаль [214]; ГДР — Шольц [313], Штуббе [202, 330], Захариас [81]; Японии — Матцумура [283] и других стран.

Проблема радиационного мутагенеза вновь приобрела ведущее значение. Разработкой ее многообразных аспектов занялись крупные ученые; были созданы мощные объединения по типу Брукхейвенской национальной лаборатории в США; учрежден международный печатный орган по мутационным исследованиям; специальные сессии МАГАТЭ посвящались обсуждению результатов, полученных в этой области. Начало 50-х годов можно назвать вторым периодом массового наступления ученых разных специальностей на проблему радиационной генетики вообще и на экспериментальный мутагенез в частности. В нашей стране также наметился перелом в сторону признания позиций генной теории наследственности. Сторонники этой теории Н. П. Дубинин, П. К. Шкварников, В. В. Хвостова, В. В. Сахаров, И. А. Рапопорт, В. Б. Терновский, Н. В. Тимофеев-Ресовский, В. Б. Енкен, С. С. Алиханян и другие в содружестве с коллективами молодых ученых включились в разработку сложных проблем радиационной генетики. Активную работу по изучению радиобиологических эффектов и механизмов взаимодействия радиации с клеткой начали ученые под руководством А. М. Кузина.

Несколько позже (в 1958 г.) Н. В. Турбин начинает исследования по радиационному мутагенезу в Белоруссии, А. Е. Коварский — в Молдавии. При научно-методической помощи центральных учреждений страны — Института общей генетики АН СССР, Института биофизики АН СССР, Института цитологии и генетики СО АН СССР, Института химической физики АН СССР — были развернуты работы по изучению радиационного и химического мутагенеза и подготовке кадров в республиках Прибалтики, Закавказья и Средней Азии, в Киеве, Харькове, Краснодаре, Орле, Ленинграде. Объектом исследований стали почти все основные сельскохозяйственные культуры: озимая пшеница (Г. Д. Лапченко, В. С. Можаяева, С. А. Валева, П. Я. Бережной), яровая пшеница (В. Г. Володин, И. В. Черный, В. И. Молин), ячмень (В. М. Шевцов, В. Г. Володин), картофель (Н. А. Тарасенко, М. И. Кулик, Г. А. Соломко), бобовые (Н. А. Соболев, К. К. Сидорова, Г. А. Дебелый), кукуруза (В. Н. Лысиков, В. Г. Володин), люпин (В. И. Головченко), древесные и плодовые (Г. Ф. Привалов), виноград (В. С. Семин), соя (В. В. Мельченко, С. Г.

Тедорадзе), табак (Ю. Ф. Сарычев), хлопчатник (А. С. Кулиев, Ш. И. Ибрагимов), томаты (М. И. Кулик). Опыты с использованием радиации в качестве мутагенного фактора проводились и на микроорганизмах, насекомых, низших растениях и других модельных объектах.

Основная задача начального этапа работы заключалась в оценке эффективности радиационных воздействий на разные объекты. Появилась необходимость снять дозовый эффект [240, 259, 287], выяснить наиболее оптимальные условия облучения, оценить относительную эффективность разных видов излучений и их интенсивности [8, 18, 182, 183, 238], провести классификацию объектов по радиоустойчивости [58, 141, 158, 270, 277], установить зависимость между радиоустойчивостью и мутабельностью [186], выработать наиболее выразительные тесты оценки эффектов радиации [135, 230, 294], найти наиболее оптимальные методы работы с мутантами [118, 124, 186], определить природу мутационных изменений [236, 325, 327], создать приемлемую теоретическую базу экспериментального мутагенеза [59, 132, 178] и др.

Первые итоги этого периода были подведены на Всесоюзном симпозиуме по экспериментальному мутагенезу в 1965 г. Основным из них является факт привлечения к этой проблеме значительного числа научных учреждений и ученых нашей страны. В выступлениях участников симпозиума была показана возможность методами физического и химического мутагенеза на разных объектах получать наследственно-измененные формы. Выяснилось также, что данная проблема требует постановки более тщательных исследований с учетом мировых достижений в этой области. После симпозиума интерес к проблеме мутагенеза еще более возрос. В научной печати этому направлению до сих пор отводится значительное место.

В настоящем обзоре становления экспериментального мутагенеза как науки было бы несправедливо умолчать о родственном направлении радиационного мутагенеза — химическом мутагенезе. Оба направления развивались одновременно, обогащая друг друга и дополняя. Первое сообщение о возможностях индуцирования мутаций путем обработки дрозодилы йодом появилось в статье В. В. Сахарова [150], напечатанной в 1932 г. Затем

вышли работы М. Е. Лобашева [107], К. В. Магржиковской и В. П. Пономарева [116] о влиянии на мутационный процесс азотнокислого свинца, медного купороса и других химических агентов. В 40-х годах в Англии и Германии [330] был открыт мутагенный эффект горчичного газа и уретана. В 1946 г. И. А. Рапопорт опубликовал результаты своих исследований о модифицирующем влиянии альдегидов и кетонов алифатического ряда на структуру гена. Им предложена первая модель химического механизма мутаций, основывающаяся на высокой химической активности карбонильных групп, входящих в структуру гена. Автор считал, что альдегиды, реагируя с аминокетонами некоторых аминокислот хромосомы, способствуют возникновению мутаций.

Несмотря на наш приоритет в открытии мутагенного эффекта химических соединений, пионерами использования этого явления на высших растениях являются шведские ученые [239, 241]. Н. Н. Зоз [83] подтверждает, что уже к 1948 г. были получены положительные результаты по индукции мутаций химическими мутагенами, в основном этиленимином, на пшенице, горохе и других культурах.

Открытие мутагенного действия химических веществ возбудило волну изучения их эффективности в сравнении с физическими мутагенами. Наиболее полное свидетельство в пользу химических мутагенов дано Н. Н. Зоз [82]. Она подчеркивала, что в отличие от рентгеновских лучей (5—10% мутаций, в том числе 0,1% полезных) химические мутагены на пшенице вызывают мутации в каждой семье M_2 , из которых 50% имеют хозяйственную ценность. Примерно такой же результат при использовании этиленимином, ЭМС и ДЭС на зерновых культурах получен в опытах Эренберга, Густафссона и Лундквиста в Швеции [241].

В нашей стране вопросам химического мутагенеза уделено большое внимание. Главная заслуга в этом принадлежит И. А. Рапопорту благодаря его исследованиям в области синтеза и широкого испытания супермутагенов. Организован специальный центр, который осуществляет научно-методическое руководство всеми работами в области химического мутагенеза в нашей стране и во многих странах мира. Получена обширная информация о мутагенной активности всех новых и новейших химиче-

ских веществ, синтезированных И. А. Рапопортом и его сотрудниками. Результаты этих исследований нашли отражение в нескольких проблемно-тематических сборниках и материалах конференций и симпозиумов [128, 143, 158].

Подчеркивая широкое развитие работ и высокую эффективность химических мутагенов по индукции мутаций у злаковых и других культур, необходимо отметить, что число мутантов, нашедших применение в сельскохозяйственном производстве, значительно меньше по сравнению с радиационным мутагенезом. Причины этого могут быть не столько генетического, так как показано прямое действие химических мутагенов на хромосомы [82, 68] клеток, сколько методического и организационного порядка, особенно в отношении производства самих мутагенов, поиска наиболее оптимальных концентраций и условий обработки материала.

Таковы основные вехи развития работ в области радиационного и химического экспериментального мутагенеза. За период второго этапа работ бесспорно доказана эффективность мутагенеза для целей селекции, особенно при использовании в качестве мутагена ионизирующей радиации.

В потомстве растений из облученных семян, как правило, возникают наследственно измененные формы. В зависимости от степени выраженности того или иного признака эти формы могут быть использованы непосредственно или для получения простых или сложных гибридов. В наших исследованиях (не опубликовано) обнаружена интересная особенность константных мутантов яровой пшеницы и ячменя, заключающаяся в том, что при повторном их облучении или при гибридизации с сортом в потомстве наблюдается расщепление, иногда значительно превосходящее по спектру расщепление при отдаленной гибридизации. Эта особенность может найти широкое применение в селекционной практике с использованием мутантов в качестве исходного материала.

Сейчас широко известно, что при выполнении всех методических условий в облученном потомстве, как правило, возникает расщепление на формы, составляющие фенотипический фонд данного вида. При таком расщеплении весьма трудно выделить особи, представляющие

собой источник будущего перспективного сорта. Задача состоит в том, чтобы найти сцепленное наследование какого-либо признака с хозяйственно или биологически полезным свойством — раннеспелостью, зимостойкостью, белковистостью, сахаристостью и т. д. Не исключено, что в связи с повышением коэффициентов изменчивости в облученных поколениях возникают особи с крайними положительными вариантами изменчивости по селективируемому признаку или свойству. Наибольший успех достигается в случаях, когда возникают мутации, проявляющиеся в потомстве особей с изменением нескольких признаков, которые дают в совокупности фенотип, не укладывающийся в рамки видовой специфичности. Примером такой крупной, полигенной мутации может служить наш мутант ячменя МБ-1 [46].

Преимущества радиационного мутагенеза могут быть подтверждены путем улучшения сорта, имеющего какой-либо недостаток. Без существенной перестройки всего генотипа можно исключить или значительно ослабить отрицательные свойства улучшаемого сорта. Таким путем был получен в Швеции мутантный сорт ячменя Паллас, который отличается высокой прочностью соломы и хорошей способностью использовать азотные удобрения. Из сорта Золотой также получено 5 мутантов ячменя, отличающихся крупностью зерна и прочностью соломины. Выражая мнение шведских генетиков, Мюнтцинг [129] считает, что многие мутанты можно использовать непосредственно в хозяйственных целях, но наибольшая их ценность состоит в том, что они представляют собой новые формы с новыми свойствами и пригодны для использования в дальнейшей работе по комбинационной селекции. Н. П. Дубинин [73] утверждает, что методы индуцированного мутагенеза коренным образом дополняют все остальные разделы учения об исходном материале, так как позволяют вовлечь в селекцию огромный и разнообразный первичный материал в виде мутаций генов и хромосом. При этом сами мутации представляют собой действительно исходный материал. Лишь пройдя строгую селекцию, а в ряде случаев и скрещивание, они могут положить начало новым сортам.

П. К. Шкварников [198] и В. В. Хвостова [186] неоднократно ставили вопрос о путях использования му-

тангов в селекционной практике. С этой целью было решено создать всесоюзную коллекцию мутантных форм растений. В настоящее время эту функцию взял на себя Всесоюзный институт растениеводства. Необходимо ежегодно составлять каталог мутантных форм и доводить его до сведения научной общественности страны.

Интересный аспект использования радиации в генетико-селекционных исследованиях обнаружил Сирс [309]. Ему удалось путем облучения переместить сегмент хромосомы эгилопса, ответственный за устойчивость к листовой ржавчине, в хромосому пшеницы. Генетическую чужеродную транслокацию при облучении X-лучами выполнил также Элиот [242]. Есть сообщения о преодолении облучением нескрещиваемости при межвидовой гибридизации [91, 105], повышении фертильности пыльцы [340]; удалось изменить реакцию растений на самоопыление [134], тип размножения [97, 113] и результативность вегетативной гибридизации злаков [155]. Эти результаты также являются доказательством эффективности использования радиации в селекционной и генетической практике.

Успехи радиационного мутагенеза обычно принято оценивать по количеству индуцированных мутантов, выпущенных в сельскохозяйственное производство. Если в 1960 г., по статистическим данным ФАО, было выпущено всего 7 сортов мутантного происхождения, то в 1965 г. их насчитывалось уже более 30, к 1970 г. — около 80 и в настоящее время зарегистрировано более 100 сортов разных культур, имеющих производственную ценность [186, 201, 316, 317]. Наилучшие результаты получены в Швеции, Индии, Италии, США, СССР, ГДР, Японии.

В нашей стране ценные мутанты получены за последние 10—15 лет, в том числе на пшенице [9, 122, 123, 125, 194], ячмене [191], кукурузе [113, 114], картофеле [159], зернобобовых культурах [60, 76], хлопчатнике [102], овощных культурах [103], табаке [149], сое [77], винограде [155, 176]. Наибольший успех выпал на долю сибирских ученых, создавших радиационный мутант пшеницы Новосибирская 67, который успешно прошел государственное сортоиспытание и районирован в ряде областей Сибири [401]. Районированы также мутанты кормовой люпина — Киевский мутант [125], фасоли —

Сапарке 75 [162], хлопчатника [84]. В 1973 г. передан в государственное сортоиспытание Институтом генетики и цитологии АН БССР высокобелковистый мутант яровой пшеницы МЛ-19, а в 1974 г.— МЛ-11. Здесь получены также перспективные мутанты ячменя, превосходящие стандарт по урожайности, устойчивости к полеганию и содержанию белка. Всего с 1966 г. в сети государственного сортоиспытания находятся около 10 мутантных форм отечественного производства.

Учитывая малый срок работ в области экспериментального мутагенеза, усугубленный поиском наиболее эффективных приемов, эти достижения советских генетиков и селекционеров можно признать вполне удовлетворительными. Каковы же основные результаты мировой и отечественной науки в поисках наиболее оптимальных методов работы с использованием радиации в качестве мутагенного фактора?

Основная задача заключалась в разработке приемов, существенно повышающих частоту и спектр наследственных изменений растительных организмов. Вполне естественно, что возникла проблема специфичности мутагенеза, предусматривающая создание методов направленного регулирования процессов мутирования. Эта проблема, имеющая важное научное и практическое значение, привлекла к себе пристальное внимание. За сравнительно короткий исторический отрезок времени были вскрыты многие важные особенности действия радиации на растительные объекты. Многочисленными исследованиями были показаны принципиальные различия в мутагенном действии разных видов ионизирующих излучений [262, 280, 285, 300, 305, 320]; детально обсуждены вопросы модификации мутагенного эффекта радиации различными факторами [66, 130, 181, 193, 195, 207, 225, 227, 238] до и после облучения [7, 16, 74]. На основании экспериментальных данных предложены варианты рабочих гипотез, помогающих разобраться в механизмах радиационного мутагенеза. В 1951 г. Мак-Элрой и Свенсон [286] выдвинули физиологическую гипотезу и предложили модель нестабильного состояния гена как необходимого этапа при переходе его в новое мутантное состояние. Далее, Свенсон [153] предположил возникновение в хромосоме при облучении локализованных, активированных, нестабильных состояний, которые он назвал

«потенциальными разрывами», обратимыми и обладающими повышенной чувствительностью. Несколько позже В. И. Корогодин и Н. В. Лучник [93] рекомендовали все нарушения, происходящие в хромосоме при облучении, рассматривать как потенциальные. По их убеждению, прямая и обратная реализация этих изменений определяется общим физическим состоянием клетки.

Таким образом, утвердилось новое представление о мутационном процессе как событии, имеющем определенную длительность. Н. П. Дубинин [67, 68] предложил схему, согласно которой преобразования хромосом при мутагенезе могут быть не только потенциальными, но и реализоваться в ряду клеточных поколений по типу цепного процесса, т. е. с возрастанием числа мутаций. Предложены также объяснения механизмов модифицирующего влияния ряда факторов на генетические эффекты мутагенов. Получили развитие два направления в раскрытии этого явления. Первое основывается на изменении под действием тех или иных факторов метаболических процессов в облученной клетке [2, 94, 200, 221], т. е. на косвенном эффекте. Второе базируется на представлении о влиянии модифицирующих факторов на процессы репарации цитогенетических повреждений или реализации потенциальных изменений в истинные мутационные изменения [66, 69—71].

Дальнейшее развитие взглядов на специфичность самих мутагенов и модифицирующих факторов привело к постановке массовых экспериментов по различному комбинированию средствами воздействия на генетический аппарат клетки [16, 135, 207, 211, 286]. В настоящее время еще нельзя сформулировать единого взгляда на механизм действия излучений. Все еще продолжается активный поиск фактов, которые бы позволили создать общебиологическую концепцию мутагенеза. Каждый исследователь руководствуется в своей экспериментальной работе той или иной рабочей гипотезой и стремится внести свой вклад в расшифровку сложных механизмов наследственной изменчивости растительных объектов под воздействием ионизирующих излучений. Важно то, что результаты, добытые к настоящему времени, бесспорно свидетельствуют о специфичности не только самих мутагенов и их дозовых функций, но и многих факторов модифицирующего действия. Эти данные можно

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I	
ФОРМИРОВАНИЕ ВЗГЛЯДОВ И НАПРАВЛЕНИЙ РАДИАЦИОННОГО МУТАГЕНЕЗА У РАСТЕНИЙ	5
Глава II	
МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАДИАЦИОННОГО МУТАГЕНЕЗА У СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ	25
К вопросу о методике облучения сухих семян растений	25
Методические особенности радиационного мутагенеза в связи с биологией цветения и опыления растений	31
Глава III	
МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И РАДИОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ	52
Роль генотипа в экспериментальном мутагенезе	54
Влияние последовательного облучения семенных поколений на изменение радиоустойчивости и мутабельности растений	81
Полиплоидия, мутабельность и радиоустойчивость растений	92
Глава IV	
ИЗУЧЕНИЕ ПОСТРАДИАЦИОННОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОВРЕЖДЕНИЙ В КЛЕТКАХ РАСТЕНИЙ	109
Репарация хромосомных нарушений и ее связь с радиоустойчивостью и мутабельностью растений	101
Количественная оценка первичной поражаемости клеток и степени их восстановления после облучения	109
Изучение биохимической природы радиоустойчивости растений	114

Глава V

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ МУТАНТНЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ, ХАРАКТЕР СТАБИЛИЗАЦИИ МУТАНТОВ	124
Изучение измененных форм растений в первом поколении после их отбора (M_3)	125
Изучение характера наследования мутантных изменений во втором поколении после облучения (M_4)	131
Наследование мутантных изменений в M_5 и последующих поколениях	133
Некоторые особенности размножения мутантов яровой пшеницы	137

Глава VI

ИЗУЧЕНИЕ И ОПИСАНИЕ СТАБИЛЬНЫХ КОНСТАНТНЫХ МУТАНТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ И ЯЧМЕНЯ	143
Морфологическое описание некоторых мутантов пшеницы	143
Качество зерна радиационных мутантов яровой пшеницы	150
Морфологическая, цитогенетическая и биохимическая характеристика радиационного мутанта ярового ячменя МБ-I	156
Заключение	166
Литература	169