EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA TOIMETISED. 23. KÖIDE
BIOLOOGIA. 1974, NR. 4

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР. ТОМ 23
БИОЛОГИЯ, 1974, № 4

https://doi.org/10.3176/biol.1974.4.04

УДК 581.154; 633.16

Юхан КАЛАМ, Тойво ОРАВ

О СЛУЧАЕ ПЛАСТИДНОЙ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ У ЯЧМЕНЯ

В последние годы значительно возрос интерес к проблемам цитоплазматической наследственности. Об этом свидетельствует большое количество докладов (30) на симпозиумах и секционных заседаниях по генетике соматических клеток и нехромосомной наследственности на XIII Международном генетическом конгрессе в США в 1973 г. Можно сказать, что после появления первых работ одного из основателей генетики К. Корренса в области цитоплазматического наследования (Correns, 1904, 1909) такого массового интереса к проблемам нехромосомной наследственности еще не было. В первую очередь этот интерес объясняется тем, что нехромосомные факторы наследственности в ряде случаев представляют очень удобную модель для изучения генетических явлений.

Носителями генетической информации могут быть только те элементы клетки, которые возникают из себе подобного, т. е. обеспечивают беспрерывность этой информации. Кроме хромосом, ими являются митохондрии и пластиды. В этих органоидах цитоплазмы доказано присутствие ДНК. Основные положения и достижения изучения нехромосомной наследственности обобщены в монографиях Р. Хагемана (1962), Дж. Джинкса (1966) и Д. Уилки (Wilkie, 1964), а также в работах В. Рыжкова (1965, 1966).

Первыми нехромосомными компонентами клетки, у которых предположена генетическая непрерывность, оказались пластиды. В большинстве случаев изменения в строении пластид наследуются по типу наследования мутации одного гена, но достаточно часто можно наблюдать и такие изменения, которые при скрещивании не расщепляются по законам Менделя и их поведение объясняется только на основе представления о пластидной наследственности.

Материал и методика

Семена ячменя 'Домен' облучались на гамма-установке «Луч-1» дозами 6 и 8 *кр* (мощность 500 *р/мин*). После облучения семена замачивались в течение 16 *ч* в водных растворах солей двувалентных металлов (Kalam, 1970). Обработанные семена (M_1) выращивали в 1967 г. в полевых условиях. В M_2 посев проводился необмолоченными колосьями.

В 1968 г. в M_2 было отобрано несколько фертильных и жизнеспособных линий с хлорофильными нарушениями. Одна из них (из варианта 8 *кр*+$CuSO_4$ 1,0 *mM*) представляла особый интерес, так как исключительно все растения этой линии (26—40) были фертильными и относились к типу *flavoviridis* (здесь и в дальнейшем использована оригинальная классификация хлорофильных мутаций — Калам, 1970; Калам

Орав, 1974; Kalam, 1974). В M_3 и M_4 (1969 и 1970 гг.) никакого расщепления не наблюдалось. В 1971 г. были проведены первые реципрокные скрещивания (в условиях теплицы) для выяснения генетической сущности этой мутации по схеме:

♀ *flavi* 26—40 × ♂ *normal* (I вариант)

♀ *normal* × ♂ *flavi* 26—40 (II вариант)

По обоим вариантам проводили по 5 скрещиваний (в средних колосках) в 10 колосах. В 1972 г. повторили опыт по этой же схеме. F_1 и F_2 выращивали в теплице.

Содержание хлорофилла определяли по Т. Годневу (1963). Исходный материал для определений выращивали в разных условиях на поле и в теплице в течение 1968—1973 гг.

Результаты и обсуждение

В варианте, где материнским организмом был мутант *flavoviridis* 26—40, а отцовским — нормальное зеленое растение исходного сорта, положительные результаты дали 42 (84%) скрещивания (в 1972 г. 41, т. е. 82%). В другом варианте (♀ *normal* × ♂ *flavi* 26—40) семена завязались в 48 (96%) скрещиваниях (в 1972 г. 47, т. е. 94%). Все семена высевали в F_1, где всхожесть второй реципрокной комбинации значительно превышала всхожесть первой (98 и 88% в 1971 г., 98 и 86% в 1972 г.). Передача признака *flavi* обнаруживается только по материнской линии: все 37 сеянцев реципрокных гибридов комбинации ♀ *flavi* × ♂ *normal* относились к типу *flavi*, в то же время в тех же условиях все 47 сеянцев реципрокной комбинации ♀ *normal* × ♂ *flavi* были нормальными.

Подобные устойчивые различия между результатами реципрокных скрещиваний проявляются только тогда, когда потомство получает от отцовского и материнского организмов неодинаковую генетическую информацию. Следовательно, генетические детерминанты хлорофильного мутанта *flavi* 26—40 не локализованы в хромосомах, а описанный нами эффект является примером нехромосомной, по всей вероятности пластидной, наследственности. Существенная разница показателей всхожести реципрокных гибридов наводит на мысль об относительной несовместимости между плазмотипом *flavi* и нормальным кариотипом, в то же время между нормальным плазмотипом и кариотипом *flavi* несовместимости не наблюдается.

Вторая часть наших экспериментов была проведена с целью установления и сравнения нормы реакции хлорофильных мутантов типа *flavoviridis* хромосомного и пластидного характера. Результаты, приведенные в таблице, показывают, что вариабельность результатов, т. е. и норма реакции изучаемого признака (содержания хлорофилла) значительно больше при пластидной детерминировании признака. Здесь, как и в предыдущих наших исследованиях по хлорофильным мутациям, приведены не абсолютные величины содержания хлорофилла, а относительные — в качестве единицы используется содержание хлорофилла нормального растения, выращенного в тех же условиях, причем содержание хлорофилла мутантов выражено в процентах этой единицы. Результаты показывают, что только хромосомная мутация проявляется во всех условиях в пределах типа *flavoviridis*. Пластидная мутация может проявляться в одних условиях по содержанию хлорофилла как представитель типа *chlorotica* (0,22—0,27), в других условиях — как *viridalba* (0,28—0,35), *flavoviridis* (0,36—0,47), *claroviridis* (0,48—0,63) или же *olivacea* (0,64—0,81).

Результаты настоящего исследования могут быть использованы при разработке теории пенетрантности мутировавшего гена, определяющего нарушение деятельности хлорофильного аппарата. В многолетних иссле-

Содержание хлорофилла в мутантах *flavoviridis* хромосомного и пластидного характера

Год проведения опыта	Условия выращивания		Содержание хлорофилла в процентах от контрольных зеленых растений у мутантов			
			хромосомного характера		пластидного характера	
	Посев	Удобрение/увлажнение	Посев в мае	Посев в сентябре	Посев в мае	Посев в сентябре
1968	Полевой	Оптимальные	41	—	40	—
1969	Полевой	То же	41	—	40	—
	Тепличный	„ „	44	—	46	—
1970	Полевой	„ „	40	—	37	—
	Тепличный	„ „	44	—	46	—
	Тепличный	Минимальное/оптимальное	37	—	26	—
	Полевой	Оптимальные	39	—	37	—
	Тепличный	Оптимальные	45	—	49	—
1971	То же	Минимальное/оптимальное	37	—	25	—
	„ „	Оптимальное/минимальное	47	—	63	—
	„ „	Минимальные	39	—	30	—
	Полевой	Оптимальные	41	—	39	—
	Тепличный	Оптимальные	44	40	48	40
1972	То же	Минимальное/оптимальное	38	35	27	24
	„ „	Оптимальное/минимальное	46	41	60	46
	„ „	Минимальные	40	37	33	26
	„ „	Оптимальные	43	—	47	—
1973	„ „	Оптимальные*	47	—	65	—
	„ „	Минимальное/оптимальное	38	—	28	—
	„ „	Оптимальное/минимальное	45	—	58	—
	„ „	Минимальные	39	—	40	—

* Внекорневая подкормка микроэлементами (Mn, Mg, Zn).

дованиях, проведенных на хлорофильных мутациях ячменя (Орав, Орав, 1971; Орав, Шангин-Березовский, Орав, 1972; Калам, Орав, 1974), было показано влияние на реализацию измененного хлорофильного гена температуры прорастания, а также разработан метод направленного воздействия на реализацию этого гена биологически активных химических веществ в концентрациях, близких к стимулирующим.

В этих исследованиях показано, что различные типы мутаций по-разному реагируют на «выявляющее» химическое воздействие. В крупномасштабных опытах с воздействием на семена пострадиационных популяций растворами сланцевого ростового вещества на 214% повышался выход мутантов типа *xanthalbina*, примерно на 100—150% — типов *viridis*, *atrovirens*, *flavoviridis* и *albina*. На 25% повышалась частота мутантных растений *xantha*. В то же время частота мутантов *viridomaculata* и *viridoalbina* под действием сланцевого ростового вещества не изменялась. Нами (Орав, Орав, 1971) была высказана мысль о том, что в случае последних двух типов можно говорить о более сложном характере генетической детерминации с участием цитоплазматических факторов и вызванной подобными причинами генетической гетерогенности потомства не поддающихся выявлению типов мутаций.

Описанными выше скрещиваниями доказано наличие такой гетерогенности у мутаций типа *flavoviridis* — детерминация, в одних случаях хромосомным, в других — пластидным фактором. Приведенные в таблице данные подтверждают, что более лабильно по отношению к проявлению в разных условиях питания ведет себя пластидная мутация. Однако против распространения этого факта на другие типы хлорофильных мутаций говорят результаты наших опытов со сланцевым ростовым веществом, в которых высокий эффект выявления наблюдался именно у таких типов мутаций, по отношению к которым доказана детерминация хромосомными факторами — мутаций группы *chlorohom* (*albina*, *viridis*, а в меньшей мере и у мутаций *xantha*). Таким образом, вопрос о различной чувствительности хромосомно-обусловленных и пластидно-обусловленных хлорофильных мутаций к выявляющему воздействию биологически активных веществ может быть решен только дальнейшими специальными опытами.

Выводы

1. Реципрокные скрещивания между мутантами *flavoviridis* и зелеными растениями исходного типа показали, что хлорофильные мутации этого типа различаются по генетической детерминации — обнаружена мутантная линия с характером пластидной мутации.

2. При выращивании в различных условиях удобрения и увлажнения хромосомные и пластидные мутации одного и того же типа *flavoviridis* имеют разные нормы реакции — содержание хлорофилла у хромосомной мутации колеблется в пределах 35—47% от содержания хлорофилла у выращенного в аналогичных условиях зеленого растения; у пластидной мутации изменчивость содержания хлорофилла намного шире — от 24 до 65%, т. е. она может проявляться в зависимости от условий выращивания как *chlorotica*, *viridalba*, *flavoviridis*, *claroviridis* или *olivacea*.

3. Между плазмотипом *flavoviridis* и кариотипом нормальной зеленой формы наблюдается относительная несовместимость, которая выражается в низкой фертильности и слабой всхожести семян первого гибридного поколения по сравнению с аналогичными показателями реципрокных гибридов.

ЛИТЕРАТУРА

Годнев Т. Н., 1963. Хлорофилл, его строение и образование в растении. Минск.

Джинкс Дж., 1966. Нехромосомная наследственность. М.

Калам Ю., 1970. О классификации хлорофильных мутаций ячменя. Изв. АН ЭССР. Биол. **19** (2) : 172—177.

Калам Ю., Орав Т., 1974. Хлорофильная мутация. Таллин.

Орав Т., Орав И., 1971. Об изменении пенетрантности индуцированных хлорофильных мутаций при помощи биологически активных веществ. Изв. АН ЭССР. Биол. **20** (2) : 159—167.

Орав Т., Шангин-Березовский Г., Орав И., 1972. Радиационный мутагенез и модифицирующие его условия. Таллин.

Рыжков В. Л., 1965. Пластиды как мутирующие единицы. Докл. АН СССР **162** (5) : 1177—1180.

Рыжков В. Л., 1966. Предисловие к русскому изданию книги Дж. Джинкса. Нехромосомная наследственность. М.: 5—15.

Хагеман Р., 1962. Плазматическая наследственность. М.

Correns C., 1904. Experimentelle Untersuchungen über die Gynodiozie. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **22** : 506—517.

Correns C., 1909. Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Z. Abst. Vererb. Lehre, **2** : 331—340.

Kalam J., 1970. Kahevalentsete metallide soolade lahustega odraseemnete kiiritusjärgse töötlemise mõjust kiirguskahjustuse kujunemisele γ_1-põlvkonnas. ENSV TA Toimet., Biol. **19** (1) : 25—33.

Kalam J., 1974. Geneetika. Tallinn.

Wilkie D., 1964. The Cytoplasm Heredity. London.

Таллинский ботанический сад

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
6/III 1974

Juhan KALAM, Toivo ORAV

PLASTIIDSELT DETERMINEERITUD ODRAMUTATSIOON

Resümee

Suviodra 'Domen' kiiritamisel saadud mutantliini *flavoviridis* 26—40 ja lähtesordi roheliste taimede retsiprooksel ristamisel saadi juhul, kui emastaimeks oli mutant, F_1 põlvkonnas ühtlikult mutantsed taimed, juhul kui mutant oli isastaimeks, ühtlikult rohelised taimed. See viitab kromosoomivälisele, tõenäoliselt plastiidse faktori tingitud pärandumisele. Esimesel juhul langes F_1 taimedel, tingituna mutantse plasmotüübi ja normaalse karüotüübi sobimatusest, fertiilsus ja seemnete idanevus, mida retsiprookse kombinatsiooni puhul ei ole täheldatud.

Erinevates väetamis- ja niiskusrežiimides kasvatamisel oli kromosoomselt ja plastiidselt tingitud mutantliinidel *flavoviridis* erinev klorofüllisisalduse reaktsiooninorm. Kui kromosoommutantidel oli klorofüllisisaldus nii heades kui ka halbades kasvutingimustes samal foonil kasvanud normaalse rohelise taime omast vaid 35—47% (s. t. nad realiseeruvad kõikides tingimustes tüübina *flavoviridis*), siis plastiidmutatsiooni puhul on klorofüllisisaldus palju varieeruvam ning võib realiseeruda *chlorotica*'na (22—27%), *viridalba*'na (28—35%), *flavoviridis*'ena (36—47%), *claroviridis*'ena (48—63%) või *olivacca*'na (64—81%). See meenutab klorofüllmutatsioonide penetrantsuse muutlikkust erinevates temperatuurides ning täiendava keemilise mõjutamise korral bioloogiliselt aktiivsete ainetega.

Tallinna Botaanikaaed

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Toimetusse saabunud
6. III 1974

Juhan KALAM, Toivo ORAV

ON THE EVENT OF PLASTID INHERITANCE IN BARLEY

Summary

In the reciprocal crossings between the gamma-induced mutant line *flavoviridis* 26—40 of summer barley 'Domen' variety and normal green plants of this variety, the evenly mutant plants were obtained in the F_1 generation when the maternal plants were the mutant ones, and the homogeneously green plants were got when the mutants were taken as paternal plants. Such results refer to non-chromosomal, most likely to plastid inheritance. In the first case there occurred a fertility and seed germination decrease of the F_1 generation plants, due to the incompatibility between the mutant plasmotype and the normal karyotype.

The reaction norm of the chlorophyll content of chromosomally and non-chromosomally determined mutant lines *flavoviridis* was different under different nutritive and water regime. The chlorophyll content of chromosomal mutants remained within the range of 35—47 per cent in comparison with the normal plant under good as well as under bad growth conditions, i. e. under whatever conditions the *flavoviridis* type may be grown. At the same time the chlorophyll content of the plastid mutant is far more variable, and it may realize in the types of *chlorotica* (22—27%), *viridalba* (28—35%), *flavoviridis* (36—47%), *claroviridis* (48—63%) or *olivacea* (64—81%). This phenomenon has any analogy in the variability of the penetrancy of chlorophyll mutants at different germinating temperatures and a supplementary chemical treatment with biologically active substances.

Botanical Garden of Tallinn

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

Received
March 6, 1974