EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA TOIMETISED. XIV KÖIDE
BIOLOOGILINE SEERIA. 1965, Nr. 4

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР. ТОМ XIV
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ. 1965, № 4

https://doi.org/10.3176/biol.1965.4.04

Х. РЕММЕЛЬГ

РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ДВУХ СОРТОВ *VICIA FABA* L. И ИХ ГИБРИДА

Конские бобы *Vicia faba* L. являются одними из самых радиочувствительных среди бобовых растений. Настоящая работа была предпринята для выяснения радиочувствительности гибрида, полученного от скрещивания сортов с разной радиочувствительностью.

Материал и методика

Воздушносухие семена родительских сортов 'Кузьминский' и 'Йыгева' и их гибрида 'Кузьминский' × 'Йыгева' облучали гамма-лучами ^{60}Co в дозе 3 000 *р*. Мощность излучения 50 *р/мин*. В качестве критериев при определении радиочувствительности использовались: выживаемость растений в процентах на 39-й день (перед цветением) и 126-й день (во время уборки), урожай семян с одного растения, количество семян на одном растении, абсолютный вес семян, общая высота растений, высота главного стебля, количество листьев до первой кисти, число бобов, количество кистей и стеблей на одном растении и среднее количество бобов на одну кисть.

Работа проводилась в четырех повторностях по 100 растений в каждой. Полученные результаты подвергались статистической обработке. Использовали метод случайных блоков и метод с полностью рандомизированным планированием (Бейли, 1964). Однородность дисперсий проверялась критерием Бартлетта. Перед дисперсионным анализом процентные данные выживаемости преобразовали через угол, синус которого является квадратным корнем из процента, т. е. через арксинусы (Снедекор, 1961).

Результаты исследований

Выживаемость растений. Данные по проценту выживаемости наглядно показывают разную резистентность использованных сортов (табл. 1). Самым чувствительным оказался сорт 'Йыгева' (P во время уборки $< 0{,}001$). Наоборот, у сорта 'Кузьминский' не наблюдается почти никакого влияния (P значительно $> 0{,}250$). Гибрид занимает промежуточное положение между ними. На 5%-ном уровне значимости существенны данные только по сорту 'Йыгева' и гибриду (отношение F/F_{05} выше единицы), а по сорту 'Кузьминский' — несущественны.

Влияние облучения на остальные признаки. Данные по всем изученным признакам собраны в одну таблицу (табл. 2). В пятой графе ее в скобках приведены знаки, показывающие отрицатель-

Таблица 1

Результаты дисперсионного анализа процентов выживаемости
(проценты трансформированы)

Сорт	Средние значения		Квадратичная ошибка средних значений	Разность средних значений	Уровень значимости	
	Контроль	3 000 *р*			F/F_{05}	*P*
			на 39-й день			
'Йыгева'	80,56	53,05	1,97	27,51 ± 2,79	9,74	0,005—0,002
'Кузьминский'	73,74	67,91	5,88	5,83 ± 8,31	0,03	>0,250
F_1	82,23	62,13	3,04	20,10 ± 4,30	2,83	0,010—0,005
			на 126-й день			
'Йыгева'	77,74	46,36	0,87	31,38 ± 1,23	63,73	<0,001
'Кузьминский'	73,13	68,08	5,46	5,05 ± 7,73	0,02	>0,250
F_1	82,69	60,55	4,81	22,14 ± 6,80	1,05	0,050—0,025

ное (—) или положительное (+) влияние облучения. По абсолютному весу семян у родительского сорта 'Йыгева' наблюдалось заметное положительное влияние. Это обусловлено меньшим влиянием облучения на вес, чем на количество семян на одном растении (F/F_{05} соответственно 0,13 и 0,92). Положительное влияние наблюдается и по некоторым другим признакам, однако во всех этих случаях оно весьма не существенно.

Отмечено статистически доказанное отрицательное влияние облучения на общую высоту растений и количество листьев до первой кисти у сорта 'Йыгева', на последний признак также и у гибрида. Облучение не оказало сколько-нибудь существенного влияния на резистентный материнский сорт (по всем признакам $P > 0{,}050$).

Относительная резистентность родительских сортов и гибрида иллюстрирована шестой графой табл. 2, отношением F/F_{05}. Гибрид занимает промежуточное положение, приближается к одному из родителей или даже слегка превышает их.

Последний признак из таблицы «Количество стеблей на одном растении» не подчиняется нормальному распределению. Однако, благодаря большому количеству наблюдений, оказалось возможным пренебречь этим и вести анализ тем же методом, что и остальных признаков.

Выявление гетерозиса. Интересно было выяснить, проявляется ли гетерозис у гибрида в признаках, приведенных в табл. 2. Для этого был проведен анализ данных контрольных делянок, средние значения которых приведены во второй графе этой же таблицы.

Как видно из табл. 3, родительские сорта заметно отличаются друг от друга по всем приведенным признакам, за исключением количества кистей на одном растении.

Средние данные по гибриду, однако, хотя и выходят в некоторых случаях за интервалы, образованные средними родительских сортов, не показывают существенного превышения по сравнению с тем родителем, у которого этот признак больше выражен. Следовательно, можно считать, что гетерозис в F_1 у этого межсортового гибрида в исследованных признаках отсутствует. В половине случаев гибрид занимает промежуточное положение или уклоняется в сторону одного из родителей.

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа количественных признаков

Сорт	Средние значения		Квадратичная ошибка средних значений	Разность средних значений	Уровень значимости	
	Контроль	3 000 *р*			F/F_{05}	*P*
Урожай семян с одного растения (*г*)						
'Йыгева'	33,58	31,39	1,37 (—)	1,19±1,94	0,13	> 0,250
'Кузьминский'	24,65	20,46	0,94 (—)	4,19±1,33	0,54	0,100—0,050
F_1	33,86	33,07	1,13 (—)	0,79±1,59	0,02	> 0,250
Количество семян на одном растении (шт.)						
'Йыгева'	48,80	42,06	1,56 (—)	6,74±2,21	0,92	0,100—0,050
'Кузьминский'	69,82	59,57	2,72 (—)	10,25±3,85	0,38	0,250—0,100
F_1	61,77	58,42	1,92 (—)	3,35±2,72	0,15	> 0,250
Абсолютный вес семян (*г*)						
'Йыгева'	686,7	740,3	7,1 (+)	53,6±10,1	**2,81**	0,020—0,010
'Кузьминский'	352,8	344,9	11,0 (—)	7,9±15,6	0,01	> 0,250
F_1	552,0	567,6	14,9 (+)	15,6±21,0	0,05	> 0,250
Общая высота растений (*см*)						
'Йыгева'	83,93	75,75	1,21 (—)	8,18±1,72	**2,32**	0,020—0,010
'Кузьминский'	94,45	92,56	2,29 (—)	1,89±3,24	0,02	> 0,250
F_1	96,34	92,42	2,19 (—)	3,92±3,10	0,16	> 0,250
Высота главного стебля (*см*)						
'Йыгева'	83,87	74,23	2,30 (—)	9,64±3,25	0,87	0,100—0,050
'Кузьминский'	93,58	92,52	2,59 (—)	1,06±3,66	0,004	> 0,250
F_1	96,16	91,95	2,17 (—)	4,21±3,07	0,19	> 0,250
Количество листьев до первой кисти (шт.)						
'Йыгева'	5,50	4,57	0,13 (—)	0,93±0,18	**2,64**	0,020—0,010
'Кузьминский'	8,53	8,18	0,10 (—)	0,39±0,15	0,39	0,250—0,100
F_1	6,18	5,44	1,52 (—)	0,74±0,22	1,17	0,050—0,025
Число бобов на одном растении (шт.)						
'Йыгева'	18,27	17,77	0,84 (—)	0,50±1,19	0,02	> 0,250
'Кузьминский'	24,73	24,82	0,85 (+)	0,09±1,20	0,001	> 0,250
F_1	21,13	21,95	0,90 (+)	3,26±1,28	0,04	> 0,250
Количество кистей на одном растении (шт.)						
'Йыгева'	12,11	12,11	0,62	0,00±0,88	0,00	≈ 1
'Кузьминский'	13,29	13,79	0,50 (+)	0,50±0,70	0,03	> 0,250
F_1	14,40	14,92	0,87 (+)	0,52±1,23	0,02	> 0,250
Среднее количество бобов на одну кисть (шт.)						
'Йыгева'	1,51	1,46	0,02 (—)	0,05±0,03	0,25	0,250—0,100
'Кузьминский'	1,86	1,80	0,03 (—)	0,06±0,04	0,11	> 0,250
F_1	1,46	1,47	0,03 (+)	0,01±0,04	0,00	≈ 1
Стеблей на одном растении (шт.)						
'Йыгева'	1,99	1,91	0,10 (—)	0,01±0,14	0,02	> 0,250
'Кузьминский'	3,17	2,71	0,11 (—)	0,46±0,15	0,49	0,100—0,050
F_1	2,42	2,40	0,12 (—)	0,02±0,17	0,00	≈ 1

Таблица 3

Результаты выявления гетерозиса

Разность между	Разность средних*	t/t_{05}**	P
Урожай семян с одного растения (*г*)			
'Йыгева'—'Кузьминский'	8,93±2,98	1,44	0,020—0,010
F_1 — 'Кузьминский'	9,21±2,68	1,49	0,010—0,005
F_1 — 'Йыгева'	0,28±2,48	0,05	> 0,250
Количество семян на одном растении (шт.)			
'Кузьминский'—'Йыгева'	21,02±5,35	1,70	0,005—0,002
F_1 — 'Кузьминский'	8,05±5,35	0,65	0,250—0,100
F_1 — 'Йыгева'	12,97±4,95	1,13	0,050—0,025
Абсолютный вес семян (*г*)			
'Йыгева'—'Кузьминский'	333,9±21,3	6,77	< 0,001
F_1 — 'Кузьминский'	199,2±21,3	4,04	< 0,001
'Йыгева' — F_1	134,7±19,7	2,95	< 0,001
Общая высота растений (*см*)			
'Кузьминский'—'Йыгева'	10,52±3,45	1,32	0,020—0,010
F_1 — 'Кузьминский'	1,89±3,45	0,24	> 0,250
F_1 — 'Йыгева'	12,41±3,20	1,68	0,005—0,002
Высота главного стебля (*см*)			
'Кузьминский'—'Йыгева'	9,71±3,69	1,14	0,050—0,025
F_1 — 'Кузьминский'	2,58±3,69	0,30	> 0,250
F_1 — 'Йыгева'	12,29±3,42	1,56	0,010—0,005
Количество листьев до первой кисти (шт.)			
'Кузьминский'—'Йыгева'	3,03±0,35	3,75	< 0,001
'Кузьминский' — F_1	2,35±0,35	2,91	< 0,001
F_1 — 'Йыгева'	0,68±0,32	0,91	0,100—0,050
Число бобов на одном растении (шт.)			
'Кузьминский'—'Йыгева'	6,46±1,90	1,47	0,010—0,005
'Кузьминский' — F_1	3,60±1,90	0,82	0,250—0,100
F_1 — 'Йыгева'	2,86±1,76	0,70	0,100—0,050
Количество кистей на одном растении (шт.)			
'Кузьминский'—'Йыгева'	1,18±1,03	0,50	> 0,250
F_1 — 'Кузьминский'	1,11±1,03	0,47	> 0,250
F_1 — 'Йыгева'	2,29±0,95	1,04	0,050—0,025
Среднее количество бобов на одну кисть (шт.)			
'Кузьминский'—'Йыгева'	0,35±0,07	2,22	< 0,001
'Кузьминский' — F_1	0,40±0,07	2,54	< 0,001
'Йыгева' — F_1	0,05±0,06	0,34	> 0,250
Стеблей на одном растении (шт.)			
'Кузьминский'—'Йыгева'	1,18±0,25	2,02	0,002—0,001
'Кузьминский' — F_1	0,75±0,25	1,28	0,020—0,010
F_1 — 'Йыгева'	0,43±0,23	0,80	0,250—0,100

* Средние значения приведены в табл. 2 в графе «Средние значения» (контроль).

** $t_{\text{степеней свободы}} = 8$

Сравнение второй и шестой граф табл. 2 показывает, что превышение гибридом средних данных родителей не обязательно связано с увеличенной резистентностью гибрида. Так, если по урожаю семян они совпадают, то по количеству семян, несмотря на то, что гибрид и занимает промежуточное положение, он оказался самым резистентным. Совпадение можно наблюдать также по абсолютному весу и количеству листьев до первой кисти. В остальных случаях они не совпадают.

На основании результатов опыта можно сказать, что нагляднее всего влияние облучения отражается на выживаемости, в несколько меньшей степени — на высоте растений.

Обсуждение результатов

Гетерозис по морфологическим признакам и резистентность к облучению. Аналогичные результаты можно найти и у некоторых других авторов. Так, из опытов С. Валевой (1960) по изучению самоопыленных линий двух сортов кукурузы, имеющих разную резистентность к гамма-излучению, видим, что самым устойчивым оказался гибрид между этими линиями, а родительские линии сильно отличались друг от друга, но нельзя считать обоснованной ссылку автора на гетерозис, определенный по высоте проростков, так как превышение гибридом родителей не является достоверным при $P = 0{,}05$. На самом деле имеет место доминирование по этому признаку. Так, по высоте проростков доминирует чувствительная к гамма-излучению линия ВИР-38, а по резистентности, наоборот, высокую резистентность показывает линия ВИР-44. По проценту хромосомных аберраций можно действительно говорить о гетерозисе, так как уменьшение последних у гибрида, по-видимому, является существенным.

Следовательно, нельзя согласиться с мнением автора, что устойчивость к облучению сортов, различающихся по радиочувствительности, связана со способностью растений к интенсивному росту и развитию.

Это предположение подтверждают и опыты М. Сарича (1957), проведенные на инбредных линиях кукурузы и их гибридах (также двойных), в которых повышенная резистентность межлинейных гибридов не обязательно была связана с увеличенными промерами. Так, например, количество первичных и вторичных корней у гибридов не превышало количества их у родителей, однако они проявляли более повышенную резистентность. Повышенная резистентность продемонстрирована и по другим признакам, например, по длине корней и высоте надземной части, а также по весу целого растения. По этим признакам, однако, можно наблюдать также и гетерозис, особенно по высоте надземной части.

Из работ Д. Р. Дейвиса (Davies, 1962a) следует, что генотипы, образующие более крупные растения, последовательно показывают бо́льшее угнетение в росте от облучения. То же можно сказать по работе Н. К. Нотани (Notani, 1961), которым были получены доказательства корреляции между повреждениями и ростом линий кукурузы. Линии с более длинными проростками оказались менее радиорезистентными. У гибридов, подобно родительским линиям, более резистентные имели также меньшую длину.

Следовательно, повышенная резистентность к облучению у гибридов в F_1 не обязательно связана с гетерозисом в морфологических признаках.

Генетическая обусловленность радиочувствительности. Что гетерозис у гибридов может проявляться и относи-

тельно радиорезистетности, показано многими авторами на межлинейных скрещиваниях (Лучник, 1957; Сарич, 1957; Saric, 1961; Notani, 1961; Davies, 1962б). Выше мы видели, что он может совпадать и не совпадать с гетерозисом в морфологических признаках. Это наводит на мысль о самостоятельной генетической обусловленности радиочувствительности.

К такому же выводу пришел Д. Р. Дейвис (Davies, 1962б). Им отмечена сложность этого генетического контроля и высказано предположение, что объяснить это можно взаимодействием генов. Он же выявил полигенную природу такого контроля. Разные сорта имели различное соотношение доминантных и рецессивных аллелей. Генетический контроль над радиочувствительностью и признаками роста был различным.

Генетическая обусловленность радиочувствительности вытекает также из работ С. Валевой (1960), хотя в ее статье это не подчеркивается. О генетическом контроле позволяют судить также опыты Р. Платоновой и В. Сахарова (1964) с гречихой и Д. Грана (Grahn, 1958) с мышами. Работая с горохом, Х. Лампрехт (Lamprecht, 1956) обнаружил, что радиочувствительность в его опытах была связана с геном *r* (морщинистые семена), а линии с доминантным геном *R* были устойчивы.

Тем не менее, нелогично предполагать существование «истинных» генов радиочувствительности. С. Валева (1960) предполагает наличие каких-то веществ или целых систем, предохраняющих ядро от поражения. В частности, такую защитную роль могут играть вещества, либо непосредственно снижающие количество кислорода в клетке (например, аскорбиновая кислота), либо конкурирующие за кислород с хромосомами (жиры, SH-группы), либо влияющие на активность окислительных ферментов и активность каталазы, разлагающей H_2O_2 (Сидоров, Хвостова, 1960). Они также предполагают, что в реакции растительных клеток на облучение большую роль могут играть ауксины.

Несомненно, однако, что такие вещества или системы должны подчиняться генетическому контролю. По-видимому, с этой точки зрения можно подойти и к объяснению генетического контроля радиочувствительности.

Зависимость радиочувствительности гибрида от родства скрещиваемых форм. Следовало бы ожидать, что радиочувствительность гибрида сортов, различающихся по радиочувствительности, является промежуточной.

Однако, как мы отметили выше, гибриды могут оказаться значительно более резистентными, чем родительские формы. Повышенная резистентность у гибридов часто наблюдается именно при межлинейных скрещиваниях (Лучник, 1957; Сарич, 1957; Rugh, Wolff, 1958; Saric, 1961; Notani, 1961; Davies, 1962б; Платонова, Сахаров, 1964). Гибриды же от межсортовых скрещиваний не всегда оказываются менее чувствительными, что подтверждают также опыты автора. С другой стороны, гибриды от отдаленных скрещиваний вряд ли показывают повышенную резистентность, наоборот, они могут оказаться самыми чувствительными (Meiselman и др., 1961а; Meiselman и др., 1961б).

Следовательно, можно говорить о некоторой аналогии между сродством скрещиваемых форм и резистентностью гибридов к облучению. Такую же аналогию, вероятно, можно наблюдать и при гетерозисе в морфологических признаках, хотя не следует всегда ожидать совпадения.

ЛИТЕРАТУРА

Бейли Н., 1964. Статистические методы в биологии. М.

Валева С. А., 1960. О действии γ-лучей и нейтронов на сухие семена сельскохозяйственных растений. Биофизика, **5** (3) : 362—365.

Лучник Н. В., 1957. Влияние гибридизации на радиочувствительность. Докл. АН СССР, **114** (4) : 754—756.

Платонова Р. Н., Сахаров В. В., 1964. Радиорезистентные формы диплоидной и аутотетраплоидной гречихи и их гибриды с обычными (2x и 4x) гречихами из популяции. Радиобиология, **4** (4) : 613—618.

Сарич М. Р., 1957. Влияние рентгеновского облучения на семена кукурузы различной степени гибридизации. Докл. АН СССР, **116** (6) : 1026—1028.

Сидоров Б. Н., Хвостова В. В., 1960. Факторы, влияющие на генетический эффект ионизирующих излучений. В сб.: Ионизирующие излучения и наследственность : 176—227.

Снедекор Дж. У., 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М.

Davies D. R., 1962a. The genetical control of radiosensitivity. II. Growth measurements in Lycopersicum and Melandrium. Radiation Botany, **1** (4) : 277—295.

Davies D. Roy, 1962б. The genetical control of radiosensitivity. I. Seedling characters in tomato. Heredity, **17** (1) : 63—74.

Grahn Douglas, 1958. Acute radiation response of mice from a cross between radiosensitive and radioresistant strains. Genetics, **43** (6) : 835—843.

Lamprecht H., 1956. Röntgen-Empfindlichkeit und genotypische Konstitutionen bei Pisum. Agr. Hort. Genet., **14** (4) : 161—176.

Meiselman Newton, Sparrow Arnold, Gunckel James E., 1961a. The radiosensitivity of two species of Nicotiana and of their interspecific hybrid. Buil. Torrey Bot. Club, **88** (1) : 30—38.

Meiselman N., Gunckel J. E., Sparrow A. N., 1961б. The general morphology and growth responses of two species of Nicotiana and their interspecific hybrid after chronic gamma irradiation. Radiation Botany, **1** (1) : 69—79.

Notani N. K., 1961. A study of differences in the radiosensitivity of some inbreds and hybrids in Maize. Effects of Ionizing Radiation on Seeds. Internat. Atomic Energy Agency. Vienna : 478—484.

Rugh Roberts, Wolff Joan, 1958. Increased radioresistance through heterosis. Science, **127** (3290) : 144—145.

Saric M., 1961. The effects of irradiation in relation to the biological traits of the seeds irradiated. Effects Ionizing Radiation on Seeds. Internat. Atomic Energy Agency. Vienna : 103—116.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
24/IV 1965

H. REMMELG

KAHE *VICIA FABA* L. SORDI JA NENDEVAHELISE HÜBRIIDI KIIRGUSTUNDLIKKUS

Resümee

Uuriti kahe põldoasordi ja nendevahelise hübriidi kiirgustundlikkust. Selleks võeti arvesse seemnete kaal ja arv ühel taimel, 1000 tera kaal, taimede üldine kõrgus ja kõrgus peavarre järgi, lehtede arv esimese õiekobarani, kobarate ja kaunte arv, keskmine kaunte arv kobaras, varte arv ning säilinud taimede protsent.

Saadud tulemused näitasid erinevusi sortide kiirgustundlikkuses. Hübriid oli kas vanemate vahepealne või lähenes ühele vanematest. Hübriidi kiirgusresistentsuses ei esinenud heteroosi.

Artiklis täheldatakse ka kiirgustundlikkuse geneetilist kontrolli ja diskuteeritakse selle üle.

Eeldatakse, et hübriidide kiirgusresistentsus sõltub ristatavate vormide sugulusastmest.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetusse
24. IV 1965

H. REMMELG

THE RADIOSENSITIVITY OF TWO VARIETIES OF *VICIA FABA* L. AND OF THEIR HYBRID

Summary

The radiosensitivity of two varieties and of their hybrid was studied.

The characters scored were the weight and number of seeds per plant, the absolute weight of seeds, the general height and height of the main stem of plants, the number of leaves up to the first cluster, the number of clusters and pods per plant, the mean number of pods per cluster, the number of stems and percentage of survived plants.

The results obtained show differences in the radiosensitivity of the two varieties of *Vicia faba* L. used. The hybrid in its resistance to radiation was intermediate between the parents or approached one of them as to the characters examined. There was no heterosis in radioresistance. The genetic control of radiosensitivity is noted and discussed.

It is supposed that the increased radioresistance of hybrids depends on the affinity between the varieties used in crosses.

Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,
Institute of Experimental Biology

Received
April 24th, 1965