

И. Н. ГОЛУБИНСКИЙ и Н. И. ГОЛУБИНСКАЯ

ВЛИЯНИЕ ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЧАСТОТУ МУТАЦИЙ
У ХМЕЛЯ *HUMULUS LUPULUS* L.

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 4 XI 1939)

Значимость открытия М. С. Навашиным^(3-5, 8, 15) факта увеличения частоты мутирования в результате длительного хранения семян вряд ли может быть преувеличена, в особенности если принять во внимание значительное увеличение эффекта при повышении температуры и влажности в период хранения семян. В последнем случае процесс «старения» семян можно свести буквально к нескольким дням хранения^(2, 5, 7, 9-10).

Не останавливаясь на вытекающих в результате этого открытия * практических выводах в смысле пересмотра правил хранения посевного материала, сроков и т. д.^(8, 10), мы отметим здесь только исключительное значение данного метода в деле селекции вегетативно размножающихся растений. Ведь любое отклонение, если оно имеет то или иное практическое значение, можно закрепить вегетативным размножением, не прибегая к половому. В данном случае селекционера, работающего с вегетативно размножаемыми растениями, в гораздо меньшей степени будет интересовать вопрос поведения того или иного мутанта при половом его размножении.

Интересующий нас объект—хмель обыкновенный (*Humulus lupulus* L.) является как раз таким вегетативно размножаемым растением, и указанные преимущества вегетативников и заставили нас остановиться на проверке применимости открытия М. С. Навашина по отношению к хмелю. Свои эксперименты мы начали в 1937 г.

Для исследования взяты свежие семена, полученные от свободного опыления женских растений хозяйственной популяции. Приблизительно за 50 дней до начала нормального срока посева семян в парники, т. е. в конце января (29 I), семена хмеля были разделены на 23 порции по 200 в каждой. Первая порция являлась контролем, а остальные подвергались разного срока воздействию температуры в 60° при нормальной влажности воздуха и насыщенной (в эксикаторах с водой). Срок воздействия—от 12 час. до 60 дней. После того как выяснилось, что при насыщенной влажности семена полностью теряют всхожесть уже при воздействии на протяжении 12 час., сроки воздействия были сокращены добавлением четырех новых порций с продолжительностью от 1 до 10 часов.

Проращивались семена всех порций в одно время (20 III) в горшках в лаборатории. Все выжившие затем экземпляры пересаживались сперва

* О повышении процента мутаций при длительном хранении семян, т. е. факте «старения» последних, встречаем литературные указания еще до опубликования работ М. С. Навашина^(13, 16), и таким образом «старение» семян не является «открытием» Навашина в строгом смысле, на что, правда, и он сам не претендует⁽⁶⁾, но только Навашиным дано правильное толкование и показано громадное практическое значение данного явления.

в школку, а затем, весной 1938 г., на постоянное место. За растениями в течение всего вегетационного периода проводились наблюдения и изучение их в процессе роста.

Из взятых нами 27 вариантов опыта семена проросли только у 9: при воздействии температурой в 60° от 12 час. до 20 суток включительно и при воздействии температурой в 60° в насыщенном парами воды воздухе в течение 1 часа. Остальные пробы семян всхожести не дали совершенно. Особенно сильно действует таким образом на потерю всхожести насыщенность воздуха парами воды. Уже через 24 часа (и частично даже через 12) семена в насыщенном влажной воздухе делаются как бы пригоревшими (поджаренными), блеск их постепенно теряется, они мутнеют, а затем меняют и окраску на характерную для подгоревших семян. В то же время у семян, подвергавшихся высокой температуре при нормальной влажности, подобные явления были замечены (да и то в слабой степени) только на 25-й день воздействия*.

Как и следовало ожидать, выросшие из этих семян растения в той или иной степени (во многих случаях очень сильной) отличались от контрольных. Указанные отклонения аналогичны таковым, наблюдаемым Навашиным с сотрудниками, а также и другими исследователями (2-7, 10-12, 14, 15) у ряда растений. Аномалии в прорастании, поведении растений в период роста, а также цитологические отклонения наблюдались у растений, начиная с варианта воздействия температурой в течение 10 суток (в незначительной степени) и особенно сильно в варианте с воздействием высокой температурой на протяжении 20 суток, где процент их достигал 75. Ненормальности в развитии наиболее сильно проявлялись на первых стадиях роста, т. е. в момент прорастания семян (фиг. 1). Заключались эти ненормальности в основном во всякого рода уродливостях корневой части: отмирание меристемы кончиков корешков, утолщение их, перетяжки, как бы усыхание и т. д.** Большинство подобных проростков (до 80% из фракции воздействия в течение 15 дней и почти 100% из фракции воздействия в течение 20 дней) погибало, не имея возможности подавать питательные вещества из почвы. Меньшая часть давала

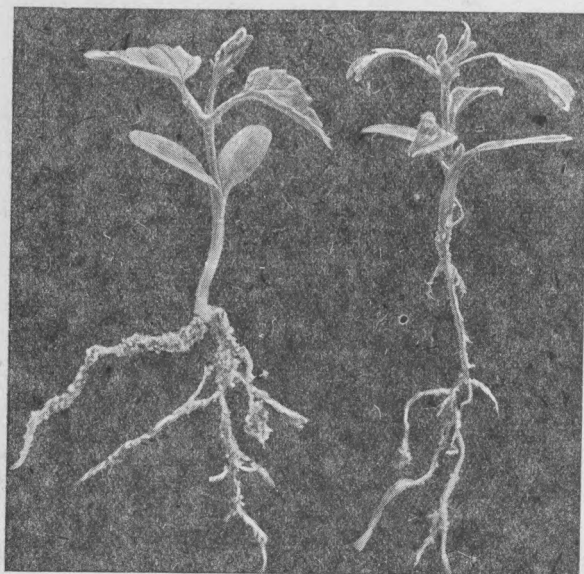


Фиг. 1. Проростки из семян, подвергнутых воздействию температурой в 60° в течение 15 дней. Левый верхний проросток—из контрольной фракции семян, остальные показывают ненормальности в развитии: отмирание меристемы кончиков корешков, утолщения и т. п. Около 80 % подобных проростков к дальнейшему развитию не способны.

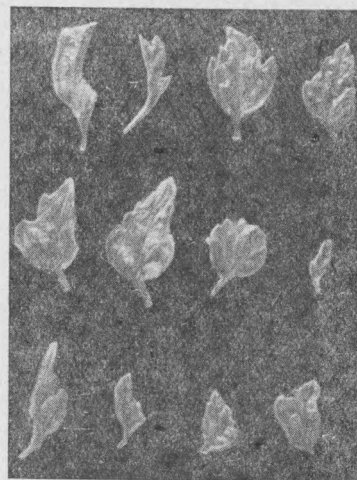
* Подобное явление нами замечалось и у семян, подвергавшихся действию повышенной влажности при обычной комнатной температуре ($18-20^{\circ}$), но, конечно, значительно слабее и позже (приблизительно на 10-й день воздействия).

** Кроме того, замечен гораздо больший процент альбиносов среди проростков от воздействия высокой температурой. В то время как при обычных посевах нормальных семян количество альбиносов редко превышает 5%, среди проростков из семян, подвергнутых воздействию высокой температурой, количество альбиносов достигало 14%.

придаточные корешки из нижней части стебельков, главным образом, из семядольных узлов, и в этом случае продолжала расти, постепенно как бы оправляясь и несколько приближаясь к нормальному виду. Однако и в дальнейшем, в процессе роста, ненормальности не исчезали, и большинство растений продолжало проявлять уродливости в развитии (фиг. 2, 3). Очень часто имели место случ и отмирания точки роста стебля, и продолжение главному стеблю давал один из боковых побегов. Листочки, в особенности на пазушных побегах, очень часто имели уродливую форму,



Фиг. 2. С левой стороны сеянец контроля (нормальный); справа—сеянец из семян, подвергнутых воздействию температурой в 60° на протяжении 15 дней.



Фиг. 3. Отдельные (уродливые) листочки из растений, подобных правому на фиг. 2.

совершенно не свойственную контрольным растениям (фиг. 3). Подобные ненормальности наблюдались на всем протяжении вегетационного периода.

Аналогичные отклонения (хотя и в значительно меньшем количестве) наблюдались и у растений от воздействия высокой температурой в насыщенном водяными парами воздухе на протяжении 1 часа, а также при обработке черенков хмеля растворами ряда солей разной концентрации⁽¹⁾.

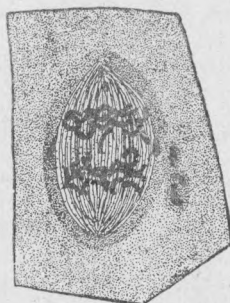
Одновременно с наблюдениями за характером роста и ненормальностями в развитии проростков и полученных затем растений производился также цитологический анализ. Фиксировались в хроматетформоле по С. Г. Навашину с окраской железным гематоксилином по Гайденгайну кончики корешков как молодых проростков в семядольном состоянии, так и в дальнейшем, по мере роста растений, на протяжении вегетационного периода. Таким образом цитологическому анализу были подвергнуты не только в той или иной степени жизнеспособные взрослые растения, но и проростки, погибающие на первых стадиях своего развития.

Цитологические исследования полностью подтверждают наблюдения прежних исследователей^(2-4, 6, 9-10, 12, 14, 15), не давая в этом отношении по существу ничего нового. В наших исследованиях имели место значительные отклонения от нормального хода деления, особенно в стадиях анафазы и последующих. Дать, однако, полную картину характера подобных нарушений в настоящее время не представляется возможным в связи с неизученностью хмеля в кариологическом отношении. Больше всего

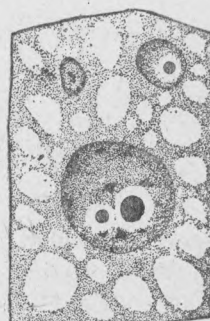
бросались в глаза случаи отставания хромосом на веретене деления, неправильное (неравномерное) расхождение их, выпадения в плазму с образованием микронуклеусов у значительной части клеток и т. д. (фиг. 4—6). Наконец, часты были также случаи нарушения ploидности клеток: встречались клетки гаплоидные, тетраплоидные и других ploидностей. У взрослых растений (летом из школки) подобных нарушений в митозах было значительно меньше, но все же они имели место и для некоторых растений являлись неперенным условием.



Фиг. 4. Метафаза деления из меристемы корешков, показывающая выпавшие в плазму хромосомы.



Фиг. 5. Анафаза с отстающими и выпавшими в плазму хромосомами.



Фиг. 6. Добавочные ядра (микронуклеусы) в результате хромосомальных выбросов в плазму при ненормальном делении.

Весной 1938 г. растения были высажены на постоянное место (хотя и с несколько загущенным травостоем). Из-за отсутствия в течение вегетационного периода 1938 г. специалиста (первого из авторов настоящего сообщения) на станции, наблюдения за экспериментальными растениями свелись к минимуму, и значительная часть растений в результате этого погибла, отсутствовал также цитологический анализ мейозиса в момент зацветания. Однако все же и сугубо предварительные и поверхностные наблюдения показали повторение ненормальностей в развитии, а также ненормальностей в половой сфере, в результате чего наблюдалась их полная или частичная стерильность, несмотря на нормальное образование шишек. Помимо этого одно из растений особенно резко выделялось среди своих собратьев исключительно мощным развитием, интенсивностью окраски листьев и силой роста. Все внешние признаки, повторяемые и в лето 1939 г., говорят о возможности тетраploидности данного растения. Цитологический анализ даст окончательный ответ по этому вопросу.

Украинская научно-исследовательская
станция хмелеводства
Житомир

Поступило
4 XI 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. Н. Голубинский, Труды Укр. научно-исслед. станции хмелеводства, в. III (1939). ² Л. Я. Кириосова, Биолог. журн., IV, № 6 (1935). ³ М. С. Навашин, Семеноводство, № 4 (1933). ⁴ М. С. Навашин, Биолог. журн., II, № 2—3 (1933). ⁵ М. С. Навашин, Под знаменем марксизма, № 6 (1936). ⁶ М. С. Навашин и Е. Н. Герасимова, Биол. ж. IV, № 4 (1935). ⁷ П. К. Шкварников, Ibid., V, № 3 (1936). ⁸ П. К. Шкварников, Ibid., V, № 3 (1936). ⁹ П. К. Шкварников, Ibid., V, № 5 (1936). ¹⁰ П. К. Шкварников и М. С. Навашин, Ibid., IV, № 1 (1935). ¹¹ J. L. Cartledge and A. F. Blakeslee, Proceed. Nat. Acad. Sci. (USA), 20, № 2 (1934). ¹² M. Navashin and P. Shkvarnikov, Nature, 132 (1933). ¹³ Nilsson, N. Heribert, Hereditas, 15 (1931). ¹⁴ F. H. Peto, Canad. Journ. of Research, 9, p. 261—264 (1933). ¹⁵ P. K. Shkvarnikow u. M. S. Nawaschin, Planta, 22 (1934). ¹⁶ H. de Vries, Die Mutationstheorie, I (1901).