

# Мутагенез в лесной селекции

## Вопросы:

1. Эволюционное и селекционное значение мутаций.
2. Свойства мутаций.
3. Индуцированные мутации.
4. Использование искусственного мутагенеза в селекции растений.

**Ключевые слова:** *Мутации, мутанты, мутагенез, спонтанные мутации, индуцированные мутации, мутагены, физические мутагены, химические мутагены, генные мутации, хромосомные мутации, геномные мутации, плазмонные мутации, пластидные мутации, делеции, инверсии, транслокации, дупликации, морфологические мутации, физиологические мутации, биохимические мутации, полезные мутации, вредные мутации, летальные мутации, хозяйственно полезные мутации, гаметические мутации, соматические мутации.*

# **1. Эволюционное и селекционное значение мутаций**

Селекция методом гибридизации (естественная или направляемая человеком), приводящая к скрещиванию различных идиотипов приводит к возникновению совершенно новых по своим признакам и свойствам организмов – гибридов. Они существенно расширяют общее разнообразие признаков и многообразие форм, что в конечном итоге увеличивает базу отбора при селекции. Однако это не приводит к изменениям генофонда вида. Несмотря на необозримое количество комбинационных возможностей наследственная изменчивость могла бы иметь границы, если бы оставалась неизменяемой - если бы неизменными оставались все гены, хромосомы и их количество вида, поскольку рекомбинация и кроссинговер лишь создают новое сочетание).

Даже в природе постоянно удается обнаруживать всё новые и новые признаки, возникновение которых невозможно объяснить только причинами комбинационных возможностей, возникающих при гибридизации, которые возникают в результате других оснований, чем комбинация генов при гибридизации.

Первые сведения о подобных явлениях датированы 1590 годом: в Гейдельберге зафиксировали нетипичную ланцетную форму *Chelidonium majus*. Ч. Дарвин описал распространенное явление возникновения «спортов» (почковые мутации, у ряда плодовых деревьев и кустарников): разноокрашенные плоды на ветках крыжовника, ветви с красными плодами на дереве желтоплодной сливы, образование плодов, похожих на плоды персика, на дереве миндаля и др. В начале 19 века во Франции был отмечен факт возникновения среди типичных сеянцев барбариса обыкновенного формы с красными листьями, нетипичными для данного вида. Эта форма получила название *Verberis vulgaris var. atropurpurea*. Эти изменения оказались наследственными, и форма дала начало потомству с совершенно красными листьями.

Мутации – это внезапно появляющиеся и передающиеся по наследству изменения идиотипа (Э. Рмедер и др., 1962, стр. 82).

Мутации – это наследственные изменения, которые составляют генетическую основу изменчивости и служат сырым материалом для отбора и эволюции (У. Уильямс, 1968, стр. 137).

Элементарной единицей мутации считается мутон, равный одному нуклеотиду.

Спонтанные мутации – это мутации, естественно возникающие в природе. Спонтанные мутации могут происходить как в естественных популяциях, так и в искусственно созданных насаждениях, при культивировании растений.

Индукцированные мутации – это мутации, вызванные искусственным и целенаправленным воздействием на растения.

Гаметические мутации – это мутации, возникшие в гаметах. Если мутировавшая гамета участвует в процессе оплодотворения и образования зиготы, то все клетки развившегося из такой зиготы организма будут мутировавшими. Само растение будет являться мутантом.

Соматические мутации – это мутации, возникшие в соматических клетках организма. (спорты, почковые вариации у плодовых и декоративных деревьев и кустарников).

**Морфологические мутации** – это мутации, определяющие наследственные изменения морфологических признаков растений.

**Физиологические мутации** – это мутации, приводящие к наследственным изменениям физиологических процессов растений.

**Биохимические мутации** – это мутации, обуславливающие наследственные изменения биохимических процессов в растениях.

**Вредные мутации** – это мутации, снижающие жизнеспособность мутировавшей клетки и организма.

**Летальные мутации** – это мутации, вызывающие гибель организма. Их рассматривают как крайнее проявление негативного действия вредных мутаций.





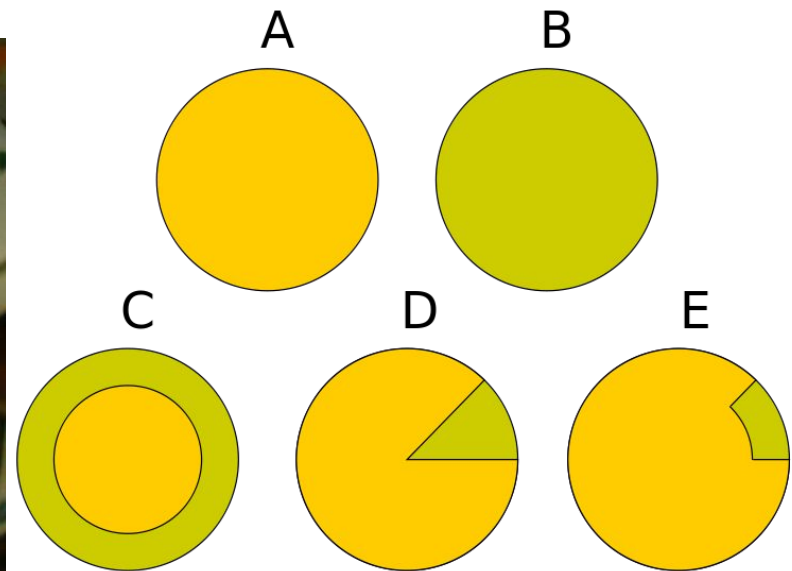
**Ведьмины мётлы** —аномальный морфогенез побегов.

Рассматривается как болезнь, проявляющаяся образованием многочисленных вегетативных побегов из спящих почек, чаще без генеративных почек. Причинами их возникновения являются соматические мутации различные патологии. Дерево с ведьминой метлой представляет собой химеру.

Химера - организм, состоящий из генетически разнородных клеток. Больше распространены у растений, размножаемым вегетативным способом. При половом размножении возможно наследование химерности, возникающей при нестабильности аллелей. В этом случае наследование признаков не подчиняется менделевским законам и считается нестабильной мутацией. В природе химеры редки, возникают, как правило, в результате случайной гибридизации и механических повреждений. Взаимодействие между компонентами химер и переход различных веществ из одного компонента в другой могут приводить к различным аномалиям развития и иногда к бесплодию химеры.



Пестролистность у фикуса Бенджамена — периклиналичная химера, образованная двумя линиями клеток: нормальными хлорофиллпродуцирующими (зелёные участки) и мутантными с низким числом хлоропластов (белые участки).



*A, B* — «родительские» растения. *C—E*: взаимное расположение тканей в *C* — периклиналичной, *D* — секториальной, *E* — мериклиналичной химерах.



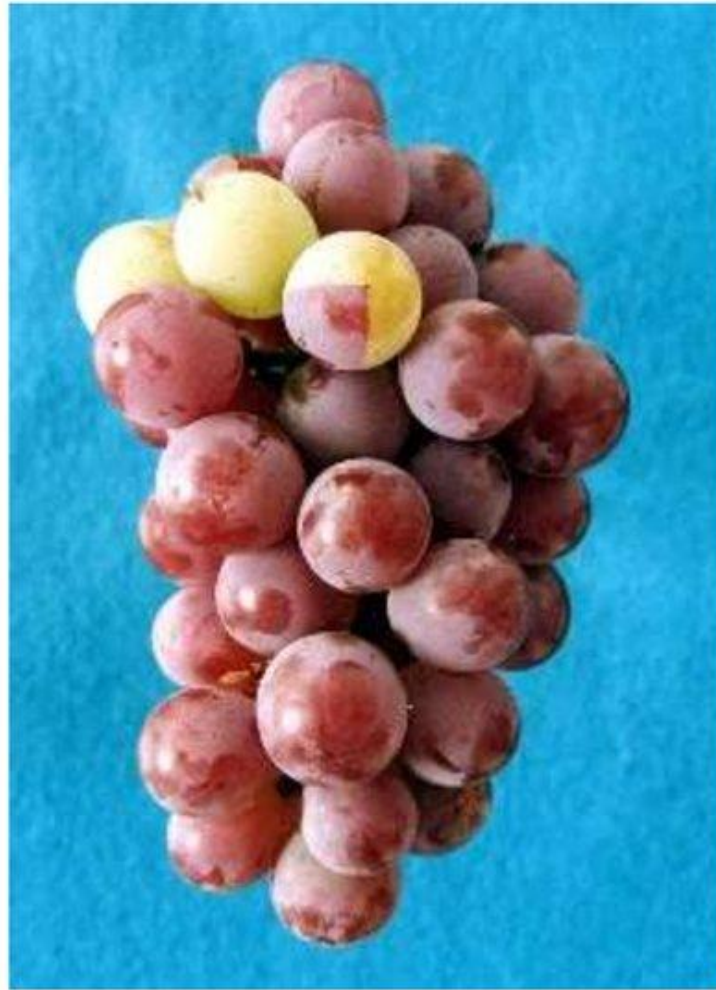


[/gloriya-dej.uaprom.net](http://gloriya-dej.uaprom.net)





# Почковые мутации







*Juniperus*  
*davurica* 'Expansa  
*Variegata*'

внешние  
ткани генотип-  
ически с  
мутациями  
пластид, а  
внутренние  
состоят из тканей  
с нормальными  
хрофилоносными  
клетками





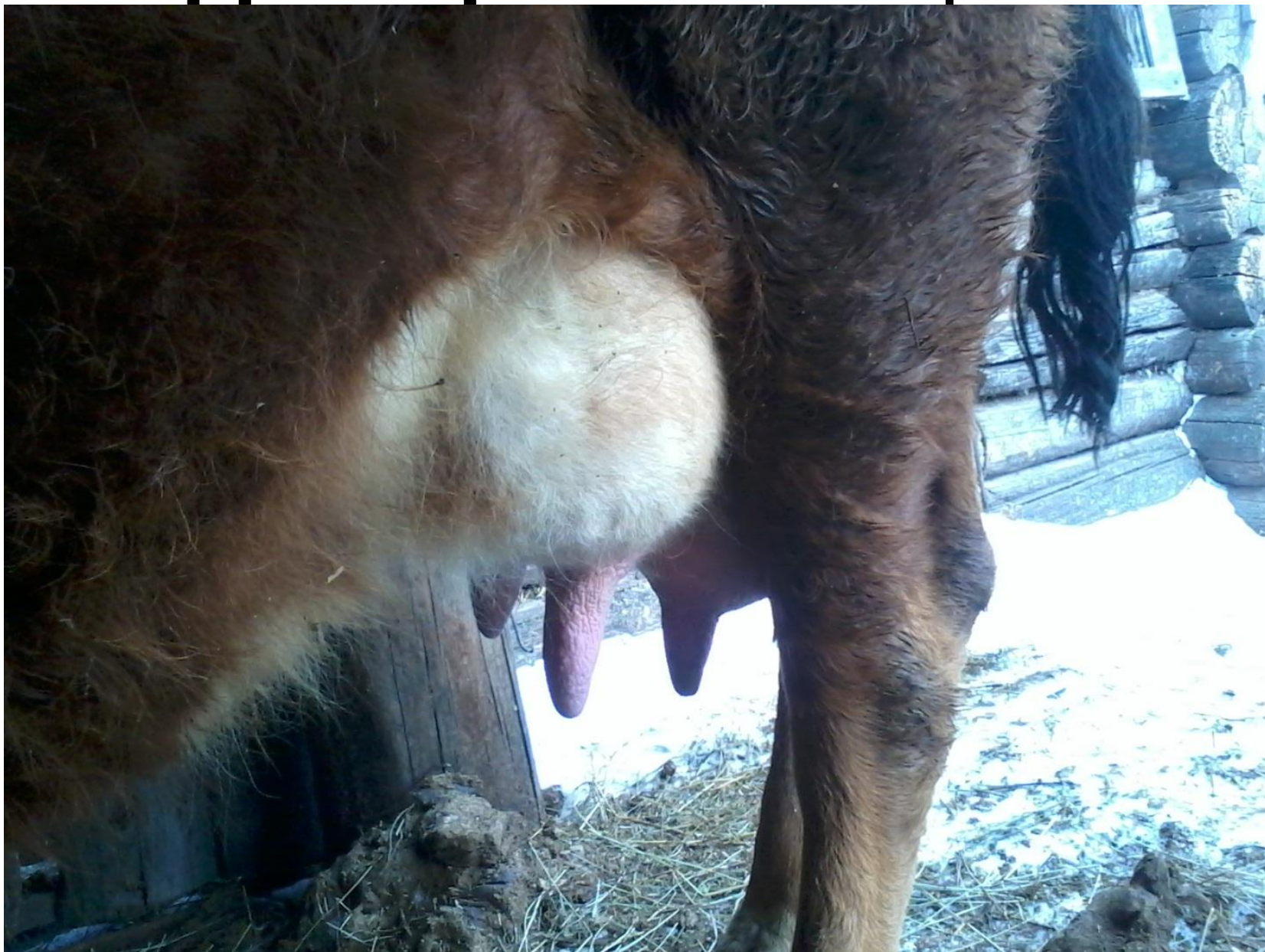
В практике садоводов химеры, возникшие случайно в результате прививок (т. н. пестролистность), воспроизводят вегетативным размножением заново из поколения в поколение (например, химеры между пурпурным раakitником и золотым дождём — т. н. раakitник Адама, химеры между померанцем и лимоном). Исследователи применяют различные химеры между мушмулой и боярышником.



**Shamouti.** Вегетативно размножаемая переклиная химера сорта 'Beledi'. Известен с XIX века. Интродуцирован в США<sup>[11]</sup>. В конце XX века описаны случаи расхимеривания



# фримартинизм коров





**Клэймеры, или клэйминги** название плетистых форм, спортов ([англ. Sports](#)) почковых [мутаций роз](#)



**Нейтральные мутации** – это мутации, не вызывающие заметных сдвигов в жизнеспособности организмов.

**Биологически полезные мутации** – это мутации, способствующие усилению жизнеспособности организма. В конечном итоге они оказываются полезными для организма.

**Хозяйственно полезные мутации** – это мутации, вызывающие усиление признаков, используемых человеком для удовлетворения своих потребностей.

**Прямые мутации** – это мутации гена из доминантного (дикого) состояния в рецессивное.

**Обратные мутации** – это мутации гена из рецессивного состояния в доминантное.

## **Ионизирующее излучение и ультрафиолетовый свет**

Рентгеновские лучи являются электромагнитным излучением с длиной волны от 10 до 0,01 ангстрем, и соответствующая им энергия обратно пропорциональна длине волны.

Гамма-лучи представляют собой короткие рентгеновские лучи. Они могут встречаться в природе и испускаются некоторыми радиоактивными элементами (кобальтом-60, радием и др.)

Бета-лучи представляют собой поток электронов, и их испускают ядра радиоактивных элементов (фосфор 32, сера 35, углерод 14).

Альфа-лучи представляют собой потоки ядер атома гелия, испускаются радиоактивными веществами (радоном, полонием).

Поток нейтронов представляет собой поток элементарных частиц атомного ядра, испускаются при распаде радиоактивных элементов в ядерных реакторах и в циклотронах. Нейтроны образуют на своем пути при быстром прохождении через ткани протоны – ядра атома водорода.

Ультрафиолетовые лучи относятся к электромагнитным колебаниям с длиной волны менее, чем в пределах спектра видимого света, но не являются ионизирующим облучением. Их действие связано со способностью вызывать при проникновении в клетки тканей возбуждение молекул и атомов, что в конечном итоге может привести к образованию мутаций. Длина волны ультрафиолетового света во много раз больше, чем у рентгеновских и гамма-лучей и составляет 2000 – 4000 Å. Это обуславливает и их меньшую проникающую способность: они практически полностью задерживаются поверхностными тканями организмов.



# Химические мутагены

1. Ингибиторы азотистых оснований, входящих в состав нуклеиновых кислот. К этой категории веществ относятся: кофеин, этилуретан, теобромин, 5-аминоурацил и др. Эти мутагены подавляют синтез гуанина и тимина, вследствие чего образуются нетипичные основания, которые способны включаться в ДНК, вызывая при этом мутации.

2. Аналоги азотистых оснований, включающиеся в нуклеиновые кислоты. В эту группу веществ входят кофеин, 5-бромурацил и другие галогеносодержащие аналоги тимина. Перечисленные соединения включаются в состав ДНК на место тимина, чем меняют химический состав нуклеиновых кислот, вызывая мутации.

3. Алкирующие соединения. В эту категорию веществ входит большинство всех известных химических мутагенов. Наиболее активны и широко применяются: диметилсульфат (ДМС), диэтилсульфат (ДЭС), этиленимин (ЭИ), нитрозоэтилмочевина (НЭМ), этилметансульфонат, иприт (горчичный газ) и его аналоги. Некоторые исследователи (У. Уильямс, 1968, стр. 166) выделяют иприт и его аналоги в отдельную группу химических мутагенов. Алкирующие соединения отличаются тем, что имеют в своем составе различные радикалы, в которых водород может заменяться через азот, кислород или серу отрицательно заряженными частями ДНК, РНК, белков и некоторых других компонентов клетки. В ДНК наиболее активно алкируются фосфатные группы и азотистые основания, особенно гуанин. В результате реакции алкирования происходит разрушение сахарно-фосфатной связи и нить ДНК разрывается. При алкировании азотистых оснований в ДНК нарушается точность авторепродукции и вместо пары Г – Ц может образоваться аномальная пара Г – Т.

4. Окислители, восстановители и свободные радикалы. К данной группе веществ относятся: азотистая кислота, перекиси, альдегиды, соли тяжелых металлов, кислород и др. Чаще всего их действие проявляется в дезаминировании компонентов ДНК, что в конечном итоге приводит к образованию аномальных пар: под действием азотистой кислоты аденин соединяется не с тиминном, а с цитозинном; дезаминированный цитозин превращается в урацил, который затем соединяется с аденином, и пара Ц – Г заменяется на У – А.

5. Акридиновые красители. Мутагенный эффект акридиновых красителей (или акридинов), основан на их способности, реагируя с ДНК, образовывать комплекс, препятствующий нормальной репликации её молекулы. В результате такого воздействия во вновь синтезированной молекуле ДНК выпадает или оказывается лишней одна или несколько пар азотистых оснований, следствием чего являются различные мутации.

1. Частота мутирования характерна для каждого локуса и зависит от особенностей самого гена, генотипа организма, его физиологического состояния и проявления факторов среды. Было отмечено, что разные гены растений могут проявлять неодинаковое число мутаций даже при воздействии одного и того же фактора. По древесным и кустарниковым растениям эти сведения крайне ограничены, но по культурным сельскохозяйственным растениям имеются. Например: у кукурузы частота возникновения мутаций в разных генах колеблется от 1 до 492 мутаций на 1 миллион гамет. Ген, обуславливающий морщинистость зерна мутирует с частотой 1 раз на миллион гамет, ген пурпурной окраски – 11 раз на миллион, ген желтой окраски эндосперма – 492 раза на миллион. На этом основании выделяют гены стабильные и лабильные. Известны случаи, когда разные факторы вызывали неодинаковое количество мутаций даже у одного и того же вида. Результативность факторов воздействия изменяется в неодинаковых условиях среды (при насыщении воздуха кислородом, при резких перепадах температуры), зависит от сроков хранения семян и возраста организма

Мутации классифицируют по различным признакам (привести таблицу по Котову, 1997) в зависимости от того, на каком уровне организации наследственных структур они находятся и какие гентические структуры затрагивают. При этом различают мутации *генные, хромосомные, геномные, пластидные, плазмонные*.

Генные мутации – это наследственные изменения, связанные с появлением новых аллелей.

на уровне нуклеотидов в результате их потери или удвоения, изменения порядка чередования или вставки одного или нескольких нуклеотидов в молекулах ДНК.

Поскольку фиксированных границ между триплетами нуклеотидов не существует, все перечисленные изменения в молекулах ДНК приводят и к изменению общего порядка считывания наследственной информации, заключенной в этих молекулах.

К чему приводит точковые мутации?

сохранение смысла кодона (синонимическая замена),

изменение смысла кодона (миссенс-мутация),

образование стоп-кодона (нонсенс-мутация).

обратная замена (стоп-кодона на смысловой кодон).

A B C D E

ИНВЕРСИЯ

A B E D C

A B C D E

ТРАНСЛОКАЦИЯ

A B E C D

A B C D E

ДЕЛЕЦИЯ

A B C D

E

A B C D E

ДУПЛИКАЦИЯ

A B C D E E



Нередко при мутациях в генах аллель может мутировать в несколько новых состояний и образовать серию множественных аллелей, например:  $A$ ,  $a^1$ ,  $a^2$ ,  $a^3$ ,  $a^4$  и т.д. Иногда один и тот же локус хромосом представлен не двумя (как обычно), а десятками и даже сотнями аллелей.

**Серия множественных аллелей – это ряд состояний (мутаций) одного и того же гена. Само явление возникновения множественных аллельных состояний гена называется множественным аллелизмом.**

Изменения структуры хромосом, возникающие при мутациях, могут быть настолько значительными, что будут препятствовать нормальной конъюгации хромосом в мейозе. Это в свою очередь вызывает аномалии спорогенеза в целом и приводит к стерильности мутантов. Крупные перестройки хромосом могут вызывать гибель клеток и организмов.

При скрещивании фертильных мутантов с обычными особями (от которых они произошли) расщепление признаков в фенотипе потомства (естественно и в генотипе) во втором поколении гибридов  $F_2$ , будет подчиняться законам менделевского расщепления. В зависимости от того, какой оказалась мутация: рецессивной или доминантной, в фенотипе  $F_2$  окажется либо три особи с признаками мутанта и одна особь с признаками нормального растения, либо наоборот. Эта однофакторная схема характерна также для результатов скрещивания между членами серии многоаллельных генов.

**Хромосомные мутации** – это мутации, возникающие вследствие разрывов хромосом.

**Делеция** – это потеря части хромосомы. Возникает, когда от хромосомы отделяется какой-либо её участок. Такие изменения иногда называют нехватками.

**Дупликация** – это удвоение одного и того же участка хромосомы. Возникает, когда фрагмент, отделившийся от одной хромосомы, присоединяется к соответствующему участку другой гомологичной хромосомы.

**Инверсия** – это поворот на  $180^\circ$  какого-либо участка хромосомы в пределах одной и той же хромосомы. Возникает, когда отделившийся участок хромосомы вновь присоединяется к ней на прежнее место, но при этом с поворотом его концов на  $180^\circ$ .

**Транслокация** – это присоединение фрагмента хромосомы к другому месту той же или другой негомологичной хромосомы.

**Геномные мутации** – это мутации, связанные с изменением числа хромосом в клетке. Такие изменения в генетической структуре организмов относятся к полиплоидии, что в дальнейшем будет рассмотрено более детально.

**Плазмонные мутации** – это мутации, представленные изменениями наследственных структур в цитоплазме. До настоящего времени не существует исчерпывающего объяснения их природы.

**Пластидные мутации** – это мутации, представленные изменениями наследственных структур в пластидах. Они до настоящего времени изучены недостаточно.

Колхицин, связывается с тубулином и блокирует деление клетки

Диплоидное растение  
(2n)



Гексоплоидное растение  
(6n)



Мутагенез – это инструмент практической селекции – это увеличение разнообразия и расширение базы исходного материала для отбора. Мутагенез можно рассматривать как один из этапов селекции.

Первые искусственные мутации некоторых культурных растений были получены в 1928 году Стадлером. Вместе с тем он считал, что для селекции это не будет иметь никакого практического значения. Такое представление о значении мутаций поддерживалось многими специалистами того времени. Оно основывалось на ограниченном числе мутантов, которые превосходили по своим признакам и свойствам культурные образцы, полученные отбором в природе или путем гибридизации.



Повышенный интерес к искусственно получаемым мутациям был проявлен лишь в пятидесятых годах двадцатого столетия, когда были достигнуты заметные результаты работ в ядерной физике и в химии высокорепреактивных веществ. Именно это обстоятельство сделало процесс получения мутаций настолько эффективным, что последующий отбор полезных отклонений стал результативным.

Одно из общих направлений в селекции растений методом мутагенеза стало получение мутаций, устойчивых к грибным заболеваниям (ржавчине, мучнистой росе, склеротинии и др.). В такой селекции сельскохозяйственных растений уже достигнуты значительные результаты. Работа по селекционному совершенствованию древесных и кустарниковых растений в направлении усиления устойчивости к фитозаболеваниям еще должна дать свои положительные итоги.

Одно из активно разрабатываемых направлений селекции методом мутагенеза – это получение карликовых сортов растений. Аналогичные работы в лесном хозяйстве могут дать результат, который будет иметь большое значение в декоративном древоводстве.

Не мене важным является получение мутантов с повышенными темпами роста, что позволит существенно сократить оборот рубки на созданных из них промышленных плантациях.

Весьма перспективным направлением искусственного мутагенеза является получение мутантов с измененными биохимическими показателями, в частности высокотанидных, высоковитаминных, с повышенным выходом живицы и пр.

В растениеводстве возможно два основных пути селекционного использования искусственных мутантов.

Прямое использование мутаций, полученных от самых лучших в хозяйственном отношении образцов.

Использование мутантов в процессе гибридизации.

В первом случае ставится задача улучшения существующих форм, гибридов и сортов по отдельным хозяйственно-биологическим признакам. Прямое использование мутаций рассчитано на быстрое создание обширного исходного материала, в составе которого можно было бы отобрать особи с наследственно обусловленными изменениями требуемого направления и уровня.

1. Мутации происходят естественно в природных условиях у всех организмов, от бактерий и до человека, включая древесные и кустарниковые виды. Мутационная изменчивость является неотъемлемым свойством всего живого.

2. Мутации можно получить искусственно, воздействуя на выбранные организмы соответствующими внешними факторами. Частота их при этом увеличивается во много раз по сравнению с частотой естественных мутаций.

3. Мутации являются результатом сложных физиологических и биохимических процессов, происходящих в клетках и имеющих физико-химическую природу.

4. Изменения генетических структур клетки, происходящие в результате мутаций, обуславливают различные фенотипические изменения, касающиеся любых внешних (морфологических) или внутренних (физиологических, биохимических) особенностей организма. Они наследуются и стойко сохраняются в ряду последующих поколений.

5. Мутационный процесс при современных методах воздействия на организмы, кроме получения полиплоидных форм, является ненаправленным, Мутации не адекватны внешним воздействиям. Мутационные изменения могут затрагивать любые признаки и свойства организмов, и отклонения от исходного типа могут происходить во многих возможных направлениях.

6. Наследственная изменчивость организма какого-либо вида или формы не может идти в каком угодно направлении, она материально обусловлена возможностями изменений его генетических структур (из мухи невозможно получить слона).