

УДК 633.16:581.133.1:537.531

ОБМЕН АЗОТА У ЯЧМЕНЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПРИ РАДИООБЛУЧЕНИИ

Э. А. ЖЕБРАК, Н. Ф. БАТЫГИН, Л. Г. ГРУЗДЕВ, М. А. ПИТИРИМОВА

(Кафедра растениеводства)

Для выяснения механизма реакции растительного организма на радиационное облучение большой интерес представляет изучение изменений, происходящих в сложных метаболических процессах различных структурных образований клетки при его развитии.

Известно, что облучение растений приводит к отклонению в протекании ряда обменных процессов [1, 9, 13]. Было показано, что острое облучение ячменя и томатов влияет на состав водорастворимых белков. При этом для каждой аминокислоты наблюдалась определенная градация доз, способных вызвать тот или иной эффект [4].

До настоящего времени в радиобиологической литературе отсутствует единое мнение о действии ионизирующих излучений на метаболизм азота в растительном организме, в частности на обмен аминокислот и белков. Ряд авторов считает синтез белка радиостойким процессом [1, 13], другие указывают на его радиочувствительность [2, 6, 12]. Так, облучение семян гороха (500 Р, 10 кР, 25 кР) вызывает изменения электрофоретического спектра глобулинов и отношения альбуминов к глобулинам в сторону увеличения последних [6].

Действие гамма-радиации на отдельные группы белков в цитоплазматических структурах листьев гороха отмечалось также в работе [7]. В семенах проса в отличие от гороха гамма-облучение снижало содержание глобулинов и увеличивало количество альбуминов, значительно изменялось и их соотношение [5].

Облучение вегетирующих растений в разные периоды онтогенеза приводит к изменению темпов накопления белка [8] и некоторых метаболитов, а также активности ферментов [16].

Вместе с тем в ряде работ указывается на радиопротекторное действие отдельных азотсодержащих соединений, таких как комплекс серотонин — сульфат-креатинина [18], фитогемагглютининов [17], сульфат-аммония и хлорхолинхлорида [15], а также триптофана [14].

Обмен белков как первичных продуктов функционирования генетического аппарата лежит в основе процессов метаболизма. Изучая их количественные и качественные перестройки под действием острого облучения, можно найти объяснение реакций на него растительного организма в процессе индивидуального развития. Н. Ф. Батыгиным, Т. Е. Березинской [2] было показано, что у ячменя в онтогенезе наиболее радиочувствительными оказались фракции альбуминов и глютелинов, в то время как глобулины изменялись незначительно.

Продолжая работу по изучению качественных изменений, происходящих в растительном организме под влиянием облучения, мы провели определение аминокислотного состава вегетативной массы и семян ячменя в онтогенезе.

Материал и методы

Семена ячменя сорта Мари облучали на гамма-установке ГУБЭ-1500 дозой 10 кР при мощности 250 Р/мин и высевали в вегетационные сосуды емкостью 10 л. Затем в ходе вегетации подопытных растений наблюдали за изменениями размеров конусов нарастания, сухой массы, элементов структуры урожая и некоторых биохимических показателей, характеризующих азотный обмен.

В измельченном на «пируэте» воздушно-сухом растительном материале определяли содержание общего азота по Кьельдалю, белка ($N_{\text{бел}} \times 6,25$), свободных аминокислот из небелкового азота и аминокислотный состав суммарных белков гидролизом навески осажденного белка с 6 HCl (1:200) при 105° в течение 24 ч. Для определения аминокислот белки осаждали по методике, изложенной в [10]. Количественно их определяли при помощи автоанализатора НД-1200Е. Расчеты проводили на ЭВМ ЕС-1020. Повторность всех анализов 2-кратная, ошибка определений на автоанализаторе — $\pm 2,5\%$, общая ошибка определений не более $\pm 5,5\%$.

С каждого растения ячменя в M_1 было отобрано по 2 зерна, которые высевали в сосуды, а частично в поле, по семьям, где в ходе вегетации следили за появлением различных типов мутаций.

Результаты

Повреждающее действие радиации наиболее сильно проявлялось в начале онтогенеза: на II и VI его этапах размеры конусов нарастания и сухая масса растений оказались значительно ниже контрольных (табл. 1 и 2). В ходе вегетации, однако, эти различия в основном нивелировались, и к моменту созревания зерна не было зафиксировано существенной разницы между растениями, полученными из облученных и необлученных семян (табл. 3).

Содержание общего азота в растениях к XI этапу онтогенеза уменьшилось с 4,4—4,0 (II этап) до 2,2—2,3% (табл. 4). Относительное количество сырого белка в процессе роста и развития растений снизилось с 27—25 до 14%.

Предпосевное облучение семян сказалось на содержании азота и белков в вегетативной массе ячменя. Так, содержание общего азота и

Т а б л и ц а 1

Размеры конусов нарастания ячменя на различных этапах органогенеза

Вариант	Этап органогенеза			
	II	VI	VIII	XI
	в делениях окуляр-микрометра		см	
Контроль	1,50±0,04	3,70±0,05	5,30±0,10	7,10±0,14
10 кР	1,20±0,04	3,30±0,05	6,10±0,14	7,25±0,10

Т а б л и ц а 2

Сухая масса растений на различных этапах органогенеза (г, в пересчете на 100 шт.)

Вариант	Этап органогенеза			
	II	VI	VIII	XI
Контроль	2,3±0,06	18,3±0,06	82,5±0,30	183,0±1,17
10 кР	1,8±0,06	17,0±0,06	102,0±0,30	157,0±1,17

Структура урожая

Вариант	Кус тистость		Длина, см		Число	
	общая	продуктивная	соломины	колоса	колосков	зерен
Контроль	2,40±0,12	1,83±0,08	36,4±0,55	5,1±0,11	14,4±0,33	12,7±0,36
10 кР	2,60±0,12	2,06±0,10	37,0±0,40	5,44±0,11	14,8±0,25	12,6±0,64

белка в облученных вариантах на II этапе возросло на 9% по сравнению с контролем, к фазе трубкования (VI этап) снизилось на 9 и к моменту завершения процесса формирования органов соцветия и цветка (колошение) уменьшилось на 18%. В период начала роста и формирования зерновки содержание азота и белка в вегетативной массе контрольных и облученных растений оказалось одинаковым.

Суммарное содержание свободных аминокислот ячменя в онтогенезе значительно колебалось: оно возрастало от 740 мг% на II этапе органогенеза до 860 мг% к концу VI этапа и понижалось до 440 мг% к XI этапу. В процессе роста растений менялся не только количественный, но и качественный состав обменного фонда аминокислот (табл. 4).

Состав свободных аминокислот от всходов до фазы кущения характеризуется наиболее высоким содержанием глютаминовой и γ-аминомасляной кислот, аланина, пролина и аспарагиновой кислоты, играющих, как известно, наиболее важную роль в процессах обмена, транспорта и накопления азота в растениях. В этот период в ячмене отсутствуют или обнаруживаются в следовых количествах гистидин, цистеин, метионин,

Таблица 4

Содержание свободных аминокислот в образцах вегетативной массы ячменя

Аминокислота	Этап органогенеза							
	II		VI		VIII		XI	
	контроль, мг/100 г сухой массы	облученные, % к контролю	контроль, мг/100 г сухой массы	облученные, % к контролю	контроль, мг/100 г сухой массы	облученные, % к контролю	контроль, мг/100 г сухой массы	облученные, % к контролю
Лизин	7,54	83,3	7,96	36,8	8,79	42,9	9,63	86,9
Гистидин	—	—	—	—	5,39	18,2	3,33	88,3
Аргинин	5,50	—	8,80	—	9,34	388,4	8,80	87,5
Аспарагиновая	70,52	84,6	82,13	62,3	104,06	64,5	71,38	59,6
Треонин	5,31	187,16	12,61	26,3	7,61	55,8	4,70	83,0
Серин	8,81	142,0	15,82	114,7	7,41	60,7	4,60	135,0
Глютаминовая	248,2	62,1	281,37	54,0	195,89	44,8	110,41	93,6
Пролин	82,23	44,0	126,63	26,0	159,53	80,4	44,40	103,7
Глицин	6,90	96,1	8,22	70,9	14,06	37,7	25,72	191,8
Аланин	99,27	89,4	104,34	32,9	80,49	47,8	65,28	113,7
Цистеин	—	—	—	—	—	—	—	—
Валин	22,27	67,6	30,40	61,4	32,81	91,7	20,47	232,3
Метионин	—	—	—	—	—	—	—	—
Изолейцин	—	—	6,46	—	12,68	—	—	—
Лейцин	6,46	42,1	28,67	10,7	9,52	28,6	2,72	100,0
Тирозин	40,71	70,4	Сл.	—	54,47	8,4	10,89	94,8
Фенилаланин	—	—	—	—	—	—	—	99,7
γ-аминомасляная	135,82	143,5	145,83	60,06	30,70	57,6	20,02	—
Σ аминокислот	740,06	78,6	859,25	49,1	732,76	58,9	440,36	92,0
Содержание общего азота, %	4,0	109,0	4,4	91,0	2,1	82,0	2,3	97,0

изолейцин и фенилаланин. До фазы колошения в растениях постепенно снижается содержание в свободном состоянии глютаминовой и γ -аминомасляной кислот и возрастает количество пролина и аспарагиновой кислоты. Рост и формирование зерновки, а также накопление в ней питательных веществ связаны с наиболее сбалансированным составом обменного фонда аминокислот.

Предпосевное облучение семян вызывало существенные изменения в содержании как отдельных свободных аминокислот, так и их суммы (табл. 4). В течение всего периода онтогенеза количество свободных кислот у облученных растений ниже, чем у контрольных, к VIII этапу органогенеза различия возрастали, но так же, как это отмечалось в отношении общего азота, к концу цветения они нивелировались. На ранних этапах развития у облученных растений по сравнению с контролем

Т а б л и ц а 5

Содержание свободных аминокислот отдельных групп и семейств в образцах вегетативной массы ячменя

Аминокислота	Этап органогенеза							
	II		VI		VIII		XI	
	контроль, мг%	облученные, % к контролю	контроль, мг%	облученные, % к контролю	контроль, мг%	облученные, % к контролю	контроль, мг%	облученные, % к контролю
Семейства:								
аспартата	83,37	74,2	109,16	52,6	133,14	56,4	85,71	64,0
глутамата	472,27	81,6	562,63	48,6	395,46	68,3	183,63	85,5
пирувата	128,00	67,7	163,41	34,3	122,82	38,0	88,47	140,7
серина	15,71	121,8	24,04	99,8	21,47	45,6	30,32	183,2
Группы:								
дикарбоновые	319,29	62,6	363,50	55,9	299,95	51,7	181,79	80,2
основные	13,04	48,2	16,76	17,4	23,52	174,4	21,76	87,4
моноамино-								
монокарбо-								
новые	149,02	77,6	206,52	54,5	219,05	41,1	134,38	144,6
циклические	40,71	70,4	Сл.	—	59,86	9,3	24,15	55,2
незаменимые	41,58	81,8	86,10	32,5	71,41	57,2	47,45	131,8

содержалось больше треонина (на 88%), серина (на 42%) и γ -аминомасляной кислоты (на 44%) и меньше аспарагиновой и глютаминовой кислот, пролина, аланина, валина, лейцина и тирозина. В опытном варианте вплоть до начала стеблевания содержание свободного аргинина снижалось до следовых количеств, что, возможно, связано с подавлением процессов его биосинтеза. Важно отметить, что к колошению его содержание в обменном фонде резко увеличивалось (более чем в 3 раза), т. е. растительный организм в эту фазу преодолевает ингибирующее воздействие и компенсирует недостаточность синтеза аргинина в предшествующий период. К началу формирования зерна содержание большинства свободных аминокислот у облученных растений выравнивалось с контролем, за исключением аспарагиновой кислоты (пониженное количество), серина, глицина и валина (повышенное содержание).

Динамика содержания аминокислот разных семейств у растений в онтогенезе существенно различается (табл. 5), что связано с неодинаковым их значением в процессах азотистого обмена на разных этапах органогенеза. Так, например, роль аминокислот семейства аспартата (лизин, метионин, треонин, изолейцин, аспарагиновая кислота и аспарагин) наиболее значительна со II по VIII этап органогенеза, а при формировании

Т а б л и ц а 6

Содержание аминокислот в гидролизатах белка растительной массы (% к белку)

Аминокислота	Этап органогенеза							
	II		VI		VIII		XI	
	конт- роль	облучен- ные, % к контролю	конт- роль	облучен- ные, % к контролю	конт- роль	облучен- ные, % к контролю	конт- роль	облучен- ные, % к контролю
Лизин	5,44	91,9	6,20	93,7	5,70	108,2	5,63	70,2
Гистидин	3,47	56,5	2,83	93,6	2,93	84,3	1,56	89,7
Аргинин	10,02	54,9	7,14	92,3	6,14	101,3	5,59	75,8
Аспарагиновая	7,06	178,5	7,13	141,1	9,82	97,5	10,42	103,4
Треонин	5,84	89,2	5,51	100,5	5,21	96,9	5,61	84,8
Серин	5,13	85,6	5,03	98,0	4,37	96,1	4,84	100,2
Глютаминовая	14,39	101,1	17,69	91,9	14,38	101,7	16,76	115,5
Пролин	7,58	61,5	5,37	103,9	5,35	103,9	7,63	101,0
Глицин	5,57	104,3	8,13	99,3	6,51	96,8	6,13	65,3
Аланин	4,46	108,5	9,51	101,4	8,01	105,4	8,17	49,2
Цистеин	Сл.	—	Сл.	—	Сл.	—	Сл.	—
Валин	2,91	237,1	2,50	99,6	5,95	102,5	4,82	239,0
Метионин	1,45	124,8	1,82	102,2	1,53	116,3	1,42	95,1
Изолейцин	6,00	90,8	5,21	94,8	4,64	100,9	4,58	109,6
Лейцин	5,26	199,6	5,03	175,7	9,39	93,4	8,21	108,2
Тирозин	5,45	78,4	4,07	102,2	3,72	98,4	3,25	87,1
Фенилаланин	8,67	76,5	6,85	99,0	6,29	101,0	5,43	98,0
Белок сырой, %	25,0	109,6	27,3	91,6	13,3	81,9	14,1	96,5

Т а б л и ц а 7

Содержание групп и семейств аминокислот в белках образцов вегетативной массы ячменя (% к белку)

Аминокислота	Этап органогенеза							
	II		VI		VIII		XI	
	конт- роль	облученные, % к контро- лю	конт- роль	облученные, % к контро- лю	конт- роль	облученные, % к контро- лю	конт- роль	облученные, % к контро- лю
Семейства:								
аспартата	25,79	116,6	25,87	109,0	26,90	101,3	27,66	93,5
глутамата	31,99	77,2	30,20	94,1	25,87	102,0	29,98	104,4
пирувата	12,63	176,1	17,04	123,1	23,35	99,8	21,20	115,2
серина	10,70	95,3	13,16	98,8	10,88	96,5	10,97	80,7
Группы:								
дикарбоновые	21,45	126,6	24,82	106,0	24,20	99,9	27,18	110,9
основные	18,93	65,8	16,17	93,1	14,77	100,6	12,78	59,5
моноаминомонокарбо- новые	36,62	122,6	42,74	108,4	45,61	100,7	43,78	101,4
циклические	17,59	73,1	13,75	98,8	12,94	96,4	10,24	93,3
незаменимые	35,57	116,7	33,12	97,4	38,71	100,5	35,70	114,5

зерна их значимость резко уменьшается. Такой характер изменений определяется в основном значением аспарагиновой кислоты и ее амида в процессах транспорта азота из корневой системы в вегетативные органы. Несколько иначе изменяется содержание аминокислот семейств глутамата (глутаминовая, глутамин, γ -аминомасляная, пролин и аргинин) и пирувата (аланин, валин и лейцин). Количество кислот этих семейств возрастает от кущения к трубкованию и стеблеванию (VI этапы), а затем существенно снижается. Количество аминокислот семейства серина (серин, цистин, цистеин) в онтогенезе возрастает. По мере роста и раз-

Таблица 8

Содержание аминокислот (% от белка) в зерне ячменя

Аминокислота	M ₁ (сосуды)		M ₂			
	10 кР	без облучения	сосуды		поле	
			10 кР	без облучения	10 кР	без облучения
Лизин	4,5	4,3	4,8	4,9	3,6	4,0
Гистидин	2,7	2,1	2,6	2,6	2,1	2,6
Аргинин	5,1	4,8	5,4	5,4	4,4	4,1
Аспарагиновая	7,6	7,5	7,0	6,6	5,9	6,3
Треонин	3,9	3,9	3,7	3,8	3,3	3,5
Серин	4,6	4,6	4,1	4,3	4,1	4,5
Глютаминовая	26,2	26,7	25,2	25,9	28,4	29,6
Пролин	9,8	10,4	10,2	10,5	11,9	11,8
Глицин	4,6	4,9	4,7	4,7	4,6	4,2
Аланин	5,7	5,3	5,0	5,2	5,7	5,5
Цистеин	1,5	1,4	1,7	1,8	1,6	1,5
Валин	5,1	5,3	5,6	5,3	6,6	4,7
Метионин	0,5	0,9	1,2	1,3	0,5	0,4
Изолейцин	3,7	3,6	3,8	3,7	3,7	3,6
Лейцин	8,2	7,9	8,2	7,7	7,7	7,5
Тирозин	2,8	2,7	2,5	2,8	2,8	2,5
Фенилаланин	5,2	5,2	6,0	5,4	5,0	5,3
Белок, % (N×6,25)	8,75	8,94	8,13	8,31	9,63	10,06

Таблица 9

Генетические повреждения облученных растений (% к количеству колосков в M₁)

Вариант	Количество колосков в M ₁	Количество завязавшихся зерен в M ₁	Число колосков							
			стерильных в M ₁		летальных (по M ₂)		с мутантным зерном (по M ₂)		всего с генетическими нарушениями	
			шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Без облучения	434	382	52	11,98	43	9,90	0	0	95	21,88
10 кР	435	368	67	15,40	62	14,25	2	0,45	131	30,11

вития ячменя значительно изменяется также содержание аминокислот отдельных групп (табл. 5).

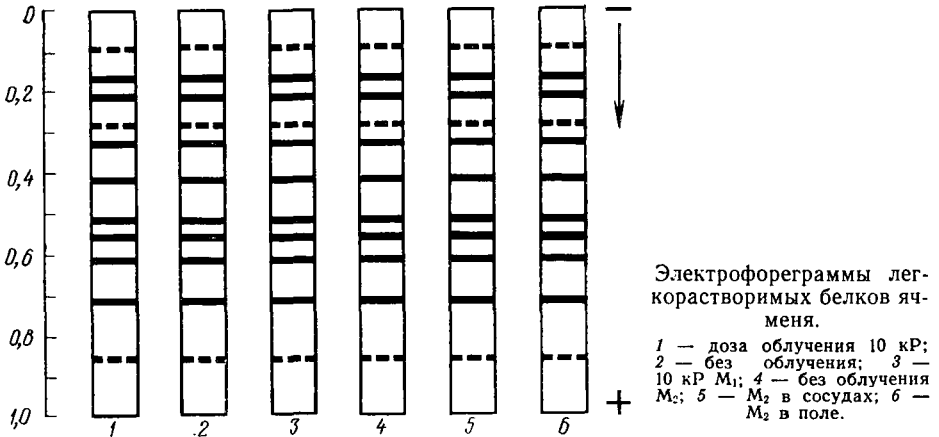
Предпосевное облучение семян заметно сказалось на содержании аминокислот разных семейств и групп в процессе роста растений. Так, у облученного ячменя существенно снижалось количество кислот аспартата и пирувата на II этапе органогенеза, одновременно возрастало количество аминокислот семейства серина. К VI—VIII этапам содержание аминокислот всех группировок было значительно ниже, чем в контроле, а к XI этапу изменился удельный вес всех групп свободных аминокислот: заметно возросла роль кислот семейства пирувата и серина и снизилась роль аспартата и глютамата. Суммарное содержание аминокислот групп пирувата и серина в этот период практически достигало уровня аминокислот групп аспартата и глютамата.

Таким образом, в результате предпосевого облучения семян у растений на поздних этапах органогенеза (XI) в азотном обмене возрастает роль аминокислот, тесно связанных с метаболизмом ди- и трикарбонных кислот. Все это, а также наблюдаемые изменения аминокислотного состава белков (табл. 6), содержания групп и семейств в белках вегетативной массы ячменя (табл. 7) в процессе органогенеза позволя-

ют предположить, что состав и качество белкового комплекса генеративных органов также должны изменяться.

Исследования показали, что суммарное содержание сырого белка в семенах ячменя M_1 и M_2 несколько изменяется, однако существенных отклонений в его аминокислотном составе не обнаружено (табл. 8). Имеющиеся тенденции в увеличении и уменьшении содержания отдельных аминокислот в сыром белке, вероятнее всего, связаны с обменным фондом.

В результате электрофоретических исследований легкорастворимых белков зерна ячменя, представленных в основном каталитическими формами, установлено, что предпосевное облучение семян не влияет на количественные и качественные характеристики ферментативного комплек-



са (рисунок). В состав легкорастворимых белков зерна ячменя сорта Мари входят 11 компонентов примерно одинаковой интенсивности проявления. Основная масса белков — это среднедиффундирующие компоненты с относительной электрофоретической подвижностью 0,2—0,7.

Для того чтобы полнее охарактеризовать степень генетического повреждения растительного организма после облучения семян, был применен новый способ анализа экспериментального материала [3]. Проверив изменчивость ячменя в M_2 , мы определили все разновидности генетического груза (табл. 9). Видно, что при облучении семян дозой 10 кР стерильность растений M_1 (нарушение процессов микро- и макроспорогенеза) по сравнению с контролем увеличивалась, повышалось также количество леталей M_2 (нарушение процессов эмбриогенеза, потеря всхожести семян, выход леталей в гомозиготу). Из общего количества колосков только два (0,45%) имели мутантные зерна, которые дали хлорофилльные формы, погибшие через 2 недели после всходов. И это несмотря на то что гамма-лучи в дозе 10 кР индуцируют появление крупных перестроек хромосом [11].

Заключение

Таким образом, результаты комплексного анализа растений из семян, обработанных мутагенной дозой гамма-лучей (10 кР), говорят о том, что растительный организм осуществляет физиологический и генетический гомеостаз. Наблюдаемые колебания в количестве различных фракций могут свидетельствовать, с одной стороны, о наличии достаточно широкого «канала», в котором возможно варьирование качества азотсодержащих фракций. С другой стороны, можно допустить изменение характера выдачи и считки генетической информации.

Несмотря на имеющиеся в течение вегетации отклонения различных процессов жизнедеятельности от нормы, к моменту созревания зерна состояние облученного организма стабилизируется и в потомстве не обнаруживаются каких-либо макромутаций.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бак Э., Александр П. Основы радиобиологии. М., ИЛ, 1963. — 2. Батыгин Н. Ф., Бережинская Т. Е. Количественные изменения белковых фракций и аминокислот в онтогенезе при облучении семян. Сб. тр. по агроном. физике. Л., АФИ, 1976, с. 120—126. — 3. Батыгин Н. Ф., Питиримова М. А. Индивидуальный и популяционный гомеостаз в индуцированном мутагенезе. Тез. конф. «Чувствительность организмов к мутагенным факторам и возникновение мутаций», П. Вильнюс, 1976, с. 8. — 4. Бережинская Т. Е. Влияние острого облучения растений ячменя и томатов на изменение аминокислотного состава водорастворимых белков. Сб. тр. по агроном. физике. Л., АФИ, 1976, с. 127—133. — 5. Винокуров Е. Н. К вопросу о влиянии различных доз облучения семян на содержание азотистых веществ в зерне проса. Тр. Ульянов. с.-х. ин-та, 1970, т. 16, вып. 1, с. 151—155. — 6. Власюк П. А., Виткаленко Л. П., Яшовский И. В. Влияние радиации на белки семян гороха и нута. «Докл. ВАСХНИЛ», 1967, № 3, с. 7—10. — 7. Гродзинский Л. М., Коломиец К. Л., Вакаренко Г. В. Действие гамма-радиации на растворимые белки листьев гороха. «Радиобиология», 1967, т. 7, вып. 6, с. 916—922. — 8. Жунусов Р. С. Некоторые биохимические изменения при облучении растений в различные периоды онтогенеза. Автореф. канд. дис. Л., 1964. — 9. Кузин А. М. Радиационная биохимия. М., «Наука», 1962. — 10. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М., «Колос», 1968. — 11. Питиримова М. А. Исследование реакции растительного организма на действие гамма-лучей и алкилирующих соединений на примере двурядного ячменя. Автореф. канд. дис. Л., 1970. — 12. Хенох М. А., Лапинская Е. М. Действие γ -излучения радиоактивного изотопа фосфора ^{32}P на аминокислоты. «Докл. АН СССР», 1955, т. 102, № 5, с. 993—997. — 13. Эйдус Л. Х. О первичном механизме биохимического действия излучений. «Биофизика», 1956, т. 1, вып. 6, с. 544—554. — 14. Abrol I. P. "Indian. J. exper. Biol.", 1969, vol. 7, N 2, p. 114—116. — 15. Oswald I. D., Haunold E., Kaindi K. "Bodenkultur", 1968, Bd 19, N. 2, S. 132—137. — 16. Riiov I., Monselise S. P., Kahan R. S. "Radiat. Bot.", 1970, vol. 10, N 3, p. 281—286. — 17. Tzonewa-Maneva T., Boshakova E. G., Annual Sci. Papers High. Med. Inst. — Varna, 1966, vol. 5, N 2, p. 45—50. — 18. Vellalobos-Pietvini R. L. "Rad. Bot.", 1967, vol. 7, N 5, p. 369—373.

Статья поступила 10 февраля 1978 г.

SUMMARY

As a result of studying the nitrogen exchange in barley irradiated with 10 kR, physiologic and genetic homeostasis has been established. In spite of some deviations in the processes of life activity during the growing period, the condition of the irradiated organism is stabilized by the time of grain maturity and no macromutations are found in the progeny.