

WALERIA MŁYNIEC

PROMIENIE JONIZUJĄCE I ICH ZASTOSOWANIE W GENETYCE I HODOWLI ROŚLIN

I

Jednym z czynników warunkujących proces ewolucji świata organicznego jest zmienność organizmów. Formą zmienności, która nie jest wynikiem rozszczepienia ani połączenia cech na skutek krzyżowania, są tzw. mutacje. Mogą one powstawać spontanicznie, bez świadomego udziału człowieka, lub też są wywoływane sztucznie.

Mutacje spontaniczne są rezultatem działania na organizmy całego szeregu czynników ich naturalnego środowiska, np. promieniowania kosmicznego lub izotopów występujących w ich otoczeniu, silnych skoków temperatur, środków chemicznych oraz całego szeregu innych poznanych i nieznanymi przyczyn.

Ustalenia częstości występowania mutacji spontanicznych można dokonać łatwo u form szybko rozmnażających się. Stąd też większość danych o powstawaniu mutacji spontanicznych zawdzięczamy pracom genetycznym nad szybko rozmnażającą się muszką owocową (*Drosophila melanogaster*). W ostatnich latach wykorzystano do tych badań organizmy rozmnażające się jeszcze szybciej, a mianowicie bakterie i grzyby, a specjalnie grzyb *Neurospora*. Okazało się, że częstość mutacji spontanicznych jest różna u różnych organizmów, na ogół jednak niewielka.

Genetyków i hodowców roślin, dla których mutacje obok krzyżowania są źródłem nowych form, nie zadowalała mała częstość i ograniczona różnorodność mutacji spontanicznych. Poszukiwali więc od dawna sposobów dowolnego ich wywoływania. Dążenia te zostały w pewnej mierze zrealizowane. Dzięki zastosowaniu różnych środków zwiększono częstość mutacji. Takimi mutagennymi środkami okazały się pewne substancje chemiczne wprowadzone z zewnątrz oraz bodźce fizyczne, takie jak temperatura, promienie ultrafioletowe lub jonizujące. Promieniowanie jonizujące stanowi najaktywniejszy ze znanych dzisiaj mutagenów stosowanych w genetyce i hodowli roślin.

Odkrycia mutagennego działania promieni jonizujących dokonali prawie jednocześnie S. A. Nadson i G. S. Filipow (1925) u niższych grzy-

bów, H. T. Muller (1927) u muszki owocowej (*Drosophila*), L. J. Stadler (1927) u kukurydzy, C. S. Gager i A. F. Blakeslee (1927) u *Datura*.

Spośród nich jedynie Muller przewidział praktyczną doniosłość tego odkrycia. Pracę swą nad wpływem jonizujących promieni X (promienie Roentgena) na organizm muszki owocowej kończy stwierdzeniem, że metoda ta okaże się prawdopodobnie pożyteczna również w praktyce hodowlanej. Przewidywania sprawdziły się. Od 30 przeszło lat prowadzi się w stale zwiększającej się liczbie krajów prace nad działaniem promieniowania jonizującego, których wyniki okazują się cenne dla podstaw teoretycznych genetyki, a także przynoszą efekty w praktycznej hodowli roślin i zwierząt.

II

Wszystkie rodzaje promieniowania jonizującego (promienie elektromagnetyczne X otrzymane w lampie rentgenowskiej, elektromagnetyczne gamma i korpuskularne alfa i beta, których źródłem są izotopy promieniotwórcze oraz szybkie i termiczne neutrony otrzymane w reaktorach jądrowych) wywołują w żywej materii podobne, a często identyczne procesy biofizyczne, biochemiczne i biologiczne.

Najbardziej wrażliwe na promienie jonizujące jest jądro komórkowe. Wrażliwość jądra zależy od stadium mitozy. Największą wrażliwość obserwuje się na końcu interfazy i na początku profazy. Przy większych dawkach promieniowania jonizującego objawia się ona zahamowaniem podziału komórki na tym dłuższy okres czasu, im dawka była większa. Jeśli nie nastąpiło obumarcie komórki, po pewnym czasie proces podziału — jednak już z pewnymi zaburzeniami — postępuje dalej. Zaburzenia podziału komórkowego — patologiczne mitozy — mogą przejawiać się nowotworowym bujaniem komórek, różnymi zmianami degeneratywnymi oraz mniejszą ogólną odpornością organizmu. W odróżnieniu od dużych dawek, małe dawki promieniowania jonizującego działają pobudzająco na podział komórek i w ten sposób przyspieszają wzrost i rozwój organizmu. Takie stymulujące działanie promieniowania jonizującego stwierdzono u licznych roślin (Sparrow i Gunkel, 1956; Kuzin, 1956; Boven, Cause, Smith, 1962).

Część zmian wywołanych przez promienie jonizujące ma charakter dziedziczny. Zmiany te zachodzą bądź w podstawowej substancji dziedzicznej w określonym miejscu chromosomu i nazywają się, jak wiadomo, mutacjami punktowymi-genowymi, bądź jako różne zmiany zachodzące w strukturze chromosomu, tzw. aberacje chromosomowe, i noszą nazwę mutacji chromosomowych, bądź wreszcie jako zmiany w liczbie chromosomów zwane mutacjami genomowymi.

III

W celu wywołania mutacji, działaniu promieni jonizujących poddaje się całe rośliny albo ich części w określonych stadiach rozwojowych, lub przez cały okres rozwoju ontogenetycznego. Obiekt może być napromieniany egzo- lub endogennie, zależnie od tego, czy źródło promieniowania znajduje się zewnątrz organizmu, czy też zostało zaabsorbowane przez roślinę.

A

Zewnętrznemu, krótkotrwałemu napromienianiu poddaje się nasiona w stanie spoczynku, napęczniałe, lub kiełkujące, spoczywające, lub rozwijające się pąki, względnie pylniki, wreszcie całe kwiaty przed, w czasie, lub po mejozie, oraz zygoty po zapłodnieniu.

Do napromieniania służą aparaty rentgenowskie (m. in. Caldecott, 1956; Gotschalk, 1962) wytwarzające promienie X, urządzenia, których źródłem promieniowania jest izotop kobaltu Co^{60} emitujący promienie gamma (m. in. Kuhl, 1955; Murray, 1959), neutrony termiczne, wytwarzane w kolumnie termicznej reaktora jądrowego, oraz szybkie neutrony powstające w reaktorze przy rozszczepieniu izotopu uranu U^{235} (Caldecott, 1955).

Za najdogodniejszy rodzaj promieniowania uważa się taki, który wywołuje największy efekt genetyczny przy stosunkowo najmniejszym fizjologicznym. Jak się okazało, najłatwiej to uzyskać przy użyciu termicznych (powolnych) neutronów (Caldecott, 1955).

Badania nad mutagennym efektem różnego rodzaju promieni jonizujących prowadzi się intensywnie w wielu ośrodkach. Opublikowano już niektóre wyniki tych badań (Micke, 1961; Fischnich i in., 1961; Sidorenko, 1961).

Dotychczas najczęściej stosowano napromienianie nasion. Efekty napromieniania warunkuje fizjologiczny stan nasion oraz specyficzna wrażliwość gatunku. Np. nawilżone nasiona wykazują mniejszą wrażliwość na promieniowanie, a najbardziej wrażliwe na promieniowanie są nasiona w stanie spoczynku i kiełkujące (Engel, 1951; Ehrenberg, 1955; Lefort i Ehrenberg, 1955; Micke, Wöhrmann, 1960; Gaul, 1960). Wrażliwość gatunków na promieniowanie zależy od wielkości chromosomów. Gatunki o dużych chromosomach odznaczają się silną wrażliwością na promieniowanie, w przeciwieństwie do gatunków o chromosomach małych (Nybom, 1956). Duży wpływ na wrażliwość na promieniowanie ma także stopień poliploidalności roślin. Badania nad di-, tetra- i hexaploidalnymi formami pszenic dowiodły, że odporność na promieniowanie wzrasta wraz ze wzrostem stopnia poliploidalności (Mac Key, nie opubl.).

Wrażliwość na promieniowanie zależy także od genetycznej konstrukcji badanego gatunku czy odmiany. Doświadczenia prowadzone na grochu dowiodły, że nawet w obrębie jednej odmiany są linie bardziej lub mniej wrażliwe na promieniowanie. Powoduje to obecność lub brak określonego genu (Lamprecht, 1956).

Duży wpływ na skutki napromieniania nasion mają warunki, w których ono przebiega, a także traktowanie nasion w czasie i po napromienianiu. Wykryto np. że prawie wszystkie rodzaje uszkodzeń popromienionych są większe w obecności tlenu niż przy jego braku w środowisku (tzw. efekt tlenowy). Doświadczenia wykazały także, że napromienianie jest znacznie mniej skuteczne, gdy przebiega w temperaturach niższych niż w temperaturze pokojowej. Dokonano także ciekawego stwierdzenia, że efekt napromieniania nasion jest większy, gdy są one poddane kiełkowaniu natychmiast po napromienianiu, niż wówczas, gdy przed wysiewem są pewien czas przechowywane (Milan, 1961; Konzak, 1961; Alexander, 1962). Mutagenne działanie promieni jonizujących może być modyfikowane w dużej mierze przez dodatkowe stosowanie innych mutagenów, jak szoki termiczne (Konzak, 1961) oraz środki chemiczne zwane substancjami radiominetycznymi (m. in. związki chemiczne zawierające grupy chloroetylowe, epoksydowe, etylenoiminowe lub mezyloksylowe). Stosowane odrębnie, wywołują one zmiany mutacyjne podobne do zmian powstałych na skutek działania promieni jonizujących, zaś stosowane w trakcie lub po napromienianiu — wpływają m. in. na liczbę aberacji chromosomowych i mutacji genowych oraz na ich wzajemny liczbowy stosunek (Oelkers, 1943; Ehrenberg i Gustafsson, 1957; Ehrenberg i in., 1956, 1959; Heslot i Ferrary, 1958; Heslot, 1959; Heiner i in., 1960; Matsuo i Onozawa, 1961; Zoz, 1961; Scarascia i in., 1961; Bacq i Alexander, 1961; Lundquist i Wettstein, 1962).

B

Dla uzyskania mutacji drogą długotrwałego zewnętrznego napromieniania całych roślin używa się otwartego źródła promieniowania zainstalowanego na polu (m. in. Singleton, Konzak i in., 1956; Mikaelson, 1956; Praslička, inf. ustna; Starzycki, inf. ustna). Źródłem takiego promieniowania są najczęściej izotopy promieniotwórcze o stosunkowo długim okresie rozpadu połowicznego (okres, w którym połowa atomów danego pierwiastka ulega rozpadowi promieniotwórczemu). Jest nim najczęściej izotop kobaltu Co^{60} , o okresie połowicznego rozpadu 5, 27 lat.

Wokół źródła promieniowania wysiewa się w promieniście rozbiegających się pasach różne rodzaje, gatunki i odmiany roślin uprawnych, a często także krzewy i drzewa owocowe. Rośliny wystawione są na

działanie promieniowania bądź to przez cały okres rozwoju ontogenetycznego, bądź też w dowolnie wybranych jego stadiach (rośliny w wazonach). Dzienna dawka promieniowania, jaką otrzymują rośliny, zmniejsza się proporcjonalnie do kwadratu ich odległości od źródła promieniowania. Dzięki temu każdy rodzaj, gatunek, czy odmiana podlega działaniu różnej wielkości dawek. Efekty napromieniania roślin rosnących w pobliżu źródła promieniowania pozwalają na ustalenie wielkości dawek śmiertelnych. W miarę oddalania od źródła promieniowania obserwuje się genetyczne i somatyczne skutki dawek mniejszych.

Uczeni amerykańscy Sparrow i Gunkel (1956), którzy przebadali 79 gatunków roślin, stwierdzili, że wrażliwość ich na promieniowanie waha się w granicach 30—6000 r (rentgen — jednostka dawki promieniowania) dziennie (tabela). Dawki te wywołały poważne efekty popromienne. Natomiast mutacje chromosomowe i genowe u wielu gatunków roślin wywołała już dawka 1 r na dzień.

Skutki somatyczne w napromieniowywanym ustroju przejawiają się jako zaburzenia procesów fizjologicznych i zmiany morfologiczne, które w pewnych przypadkach mogą być dla człowieka pożyteczne. Korzystne np. okazały się indukowane promieniami gamma somatyczne mutacje u drzew owocowych (Granhall, 1949, 1953, 1954; Granhall i in., 1949, 1953; Bishop, 1954; Bauer, 1954; Hough i Weaver, 1959). Cenne mogą być także powstałe w ten sposób anomalie, lub nawet potworności u roślin ozdobnych (De Mol, 1944). Mutacje somatyczne nie są dziedziczne i utrwała się je jedynie drogą rozmnażania wegetatywnego.

C

Mutacje mogą być również wywoływane z udziałem izotopów zaabsorbowanych przez roślinę i biorących udział w przemianie materii. Izotopy te są źródłem endogennego promieniowania beta. Do tego celu wybiera się izotopy o niezbyt krótkim, lecz nie trwającym dłużej niż rozwój ontogenetyczny rośliny okresie rozpadu połowicznego. Powinny one być szybko absorbowane przez organizm rośliny i odkładane w genetycznie aktywnej substancji komórki.

Radioaktywne izotopy podawać można roślinom drogą napęczniania lub podkielekowania nasion przed siewem w roztworze o określonym stężeniu izotopu. Można też wprowadzać rozpuszczone izotopy do organizmu rośliny w pewnych stadiach jej rozwoju ontogenetycznego, dawkując roztwór do podłoża (Hoffmann, 1959; Keppler, 1961) lub drogą iniekcji do łodygi czy pędu (Kobayashi, 1961).

Dotychczas najczęściej do tego celu używano radioaktywnego izotopu fosforu P^{32} oraz siarki S^{35} (m. in. Dmitriewa, 1958; Zdrilko, Chawżnis-

Dzienne dawki promieniowania wywołujące poważne uszkodzenia popromienne u 79 gatunków roślin* (cyt. za Sparrow A. H. i Gunckel J. E., 1956)

Wielkość dawki r/dzień	Gatunek
30—50	<i>Lolium longiflorum</i> , <i>Taxus media</i> , <i>Tradescantia paludosa</i> , <i>Tradescantia ohiensis</i>
51—100	<i>Cornus florida</i> , <i>Impatiens Sultani</i> , <i>Setcreasea</i> sp. (4n), <i>Vicia faba</i>
101—200	<i>Acer rubrum</i> (6n lub 8n), <i>Acer spicatum</i> (?), <i>Camelina coelestis</i> (?), <i>Cosmos</i> , <i>Ilex</i> (4n), <i>Magnolia</i> sp. (?), <i>Pyrus malus</i> , <i>Rhododendron</i> (hybrid).
201—400	<i>Anthriscum majus</i> , <i>Canna generalis</i> , <i>Capsicum frutescens</i> (2n, 4n), <i>Chrysanthemum nipponicum</i> , <i>Coeleus blumei</i> (4n), <i>Dahlia</i> (8n), <i>Datura stramonium</i> , <i>Gossypium hirsutum</i> (4n), <i>Kamla latifolia</i> , <i>Liriodendron tulipifera</i> , <i>Luzula purpurea</i> , <i>Melilotus officinalis</i> , <i>Mirabilis jalapa</i> , <i>Nicotiana bigelovii</i> (4n), <i>N. glauca</i> , <i>N. glauca</i> × <i>langsдорffii</i> (6n), <i>N. langsдорffii</i> , <i>N. rustica</i> (4n), <i>Phytolacco decandra</i> (4n), <i>Pisum sativum</i> , <i>Prunus persica</i> , <i>Vicia angustifolia</i> , <i>Vicia tenuifolia</i> (4n), <i>Zinnia elegans</i> (?)
401—800	<i>Allium cepa</i> , <i>Althea rosea</i> (6n lub 8n), <i>Celosia cristata</i> (4n), <i>Chenopodium album</i> (4n), <i>Chrysanthemum ircutianum</i> (4n), <i>Helianthus annuus</i> , <i>Ipomea noctiflora</i> , <i>Kalanchoe daigremontiana</i> , <i>Lactuca sativa</i> , <i>Lycopersicon esculentum</i> , <i>Petunia hybrida</i> , <i>Pieris japonica</i> , <i>Ricinus communis</i> , <i>Rosa</i> , <i>St. Paulia</i> , <i>Sedum aizoon</i> (?), <i>Stachyurus</i> sp. (?), <i>Xanthium</i> sp. (4n)
801—1600	<i>Chrysanthemum arcticum</i> (8n), <i>C. lacustre</i> (22n), <i>C. yezoense</i> (10n), <i>Cucurbita</i> (4n), <i>Iris</i> (4n), <i>Kalanchoe blossfeldiana</i> , <i>Lenophyllum pusillum</i> (?), <i>Linum usitatissimum</i> , <i>Mollugo verticillata</i> (8n), <i>Phaseolus vulgaris</i> (?), <i>Sedum acre</i> (12n), <i>S. album</i> (16n)
1601—6000	<i>Digitaria sanguinalis</i> (4n), <i>Gladiolus</i> (6n), <i>Graptopetalum bartramii</i> (2n), <i>Graptopetalum McDougallii</i> (22n), <i>Kalanchoe tubifolia</i> (4n), <i>Lenophyllum texanum</i> (?), <i>Luzulla acuminata</i> (8n), <i>L. multiflora</i> (4n), <i>L. pallescens</i> (4n)

* Gatunki, przy których nie podano liczby chromosomów, są diploidami. Dla gatunków poliploidalnych liczbę chromosomów podano w nawiasach. Znak zapytania (?) dotyczy gatunków o nie oznaczonej liczbie chromosomów.

kaja, 1958; Hoffmann, 1959; Hentrich, 1960; Keppler, Hentrich, 1961; Rudolf, 1961). Długość okresu rozpadu połowicznego dla izotopu fosforu P^{32} wynosi 14,3 dni, dla izotopu siarki S^{35} — 87,1 dni. Wielkości te uwzględnia się wybierając stadium rozwojowe rośliny, w którym zamierzamy poddać ją działaniu promieniowania. Obydwa te pierwiastki są niezbędne do budowy substancji białkowych w czasie wzrostu rośliny, a ponadto są ważnymi składnikami plazmy i jądra komórkowego. Szczególnie fosfor wchodzi w skład kwasów rybonukleinowych (RNK) i deoksyrybonukleinowych (DNK) jądra komórkowego i plazmy. Stąd też,

po wprowadzeniu ich do organizmu rośliny można oczekiwać mutacji jądrowych i plazmatycznych. Mechanizm powstawania tych mutacji nie jest jeszcze dokładnie poznany. Doświadczenia prowadzone na bakteriach wykazały, że powstają one na skutek radioaktywnej przemiany izotopów w inne pierwiastki (Kaudewitz i in., 1958; Rudorf, 1961).

W porównaniu do napromieniania zewnętrznego izotopy radioaktywne wprowadzone do organizmu działają w sposób bardziej zlokalizowany i w związku z tym dają większe szanse wywołania zmian w chromosomach czy genach bez spowodowania innych uszkodzeń popromiennych niż np. promienie X lub neutrony (Hentrich, 1960).

IV

Zmiany genetyczne powstałe na skutek promieniowania jonizującego nie są specyficzne. Podobne mutacje powstają spontanicznie lub też w wyniku działania innych mutagenów. Promienie jonizujące są jednak mutagenem o najsilniejszym działaniu spośród stosowanych dotychczas w hodowli i genetyce. Działanie ich powoduje powstanie zmutowanych osobników w jednej generacji w takim zakresie, jakie hodowca mógłby uzyskać w naturalnych warunkach dopiero po dziesiątkach pokoleń. Promieniowanie jonizujące przyspiesza więc przemiany naturalne. Umożliwia ono tysiąckrotne zwiększenie częstości mutacji (Kaindl, 1961).

Zarówno w genetyce zwierząt, jak i roślin, największe zainteresowanie wzbudza ustalenie maksymalnie dopuszczalnej dawki promieniowania, która uwielokrotniłaby liczbę mutacji nie naruszając wyraźnie podłoża genetycznego danej populacji.

Zmiany genetyczne powstałe po napromienianiu są w większości recesywne, a zatem ujawniają się dopiero w potomstwie i tylko wtedy, gdy oboje rodzice są nosicielami jednakowego recesywnego genu. Cech dominujących, które ujawniłyby się już w pierwszym pokoleniu, jest mało. Dlatego też selekcję w poszukiwaniu mutantów w napromienianym materiale przeprowadzać należy w drugim i dalszych pokoleniach.

Ze stanowiska potrzeb człowieka przeszło 99% mutacji jest nieużytecznych. Zmiana struktury chromosomu nie ujawnia się bowiem powstaniem tylko jednej cechy dodatniej, powstają równocześnie cechy ujemne. W przypadkach, gdy skutki napromieniania występują w obrębie jednego genu, jego pleiotropowe działanie może spowodować zmianę, nie zawsze dodatnią, kilku innych cech.

Otrzymane w wyniku napromieniania jonizującego mutanty stanowią surowy materiał, który poddawany jest zabiegom stosowanym w hodowli roślin, a więc testowaniu, selekcji, doświadczeniom. Hodowla mutacyjna różni się od krzyżówkowej w początkowej fazie na etapie

materiału wyjściowego. Otrzymane mutanty mogą być z powodzeniem krzyżowane między sobą, z odmianą wyjściową lub innymi odmianami, mogą też bezpośrednio stanowić materiał wyjściowy nowej odmiany.

V

Najbardziej przekonującym efektem pracy genetyka hodowcy jest wyprodukowanie nowej odmiany, lepszej od dotychczas uprawianych pod względem plenności i cech jakościowych oraz lepszego przystosowania do warunków uprawy. I takie rezultaty hodowli mutacyjnej można przytoczyć. Na rynku światowym znajdują się już bowiem odmiany pochodzące z cennych mutantów.

W Szwecji np. wyhodowano dwie wysoko plenne odmiany grochu o poprawionych właściwościach smakowych — Stral i Gigas (Gelin, 1955; Olov, Gelin, Blixt, 1956), odmianę rzepaku jarego o dużej wydajności tłuszczu — Svalöfs Regina II (Gustafsson i Tedin, 1954) oraz gorczycy białej wysoko plennej, o dużej zawartości tłuszczu w nasionach — Svalöfs Primex (Andersson i Ollson, 1954). Poważnym osiągnięciem szwedzkiej hodowli mutacyjnej jest także szczywnośloma i plenna odmiana jęczmienia jarego — Pallas erectoides 32 (Borg, Fröier, Gustafsson, 1958). W NRF wyhodowano krzaczastą odmianę fasoli — Schäfers Universal (Knapp 1950), a w USA nową odporną na choroby i plenną odmianę orzeszka ziemnego (Gregory, 1955).

Oprócz gotowych odmian wymienić należy szereg cennych mutacji roślin uprawnych, które stanowią materiał wyjściowy nowych odmian, lub ulepszą odmiany znajdujące się w uprawie. Są już mutanty wykazujące odporność na choroby, np. na rdzę źdźbłową u owsa (Konzak, 1954), na pasiastość liści u kukurydzy (Singleton, 1956), na mączniaka u jęczmienia (Davies i Wall, 1958), na rdzę źdźbłową i wieńcową u owsa i pszenicy (Myers, Ausemus, Koo, Nsu, 1956), na głownię u ryżu (Thaung, 1961). Wymieniając osiągnięcia mutacyjnej hodowli odpornościowej nie sposób pominąć przeniesienia genów odporności na rdzę brunatną — *Aegilops umbellulata* na pszenicę uprawną (Sears, 1956), a także genów odporności na rdzę źdźbłową z *Agropyrum elongatum* na heksaploidalną pszenicę uprawną (Elliot, 1957), co udało się dzięki krzyżowaniu i indukowanym promieniami jonizującymi translokacjom chromosomowym u mieszańców.

Są ponadto liczne mutanty roślin uprawnych o innych wartościowych cechach, dzięki którym stanowią cenny materiał dla hodowli. Można by spośród nich wymienić np. takie, jak wcześniej dojrzewające i plenne mutanty grochu (Wellensiek, 1961; Gottschalk, 1961), wczesne, o poprawionej jakości nagonasienne mutanty jęczmienia jarego (Scholz,

1957), o zmienionej długości słomy, dużym plonie nasion u ryżu (Matsuo, Onozawa, 1961; Kawai, Sato, Masima, 1961), liczne mutanty pszenicy o różnym terminie dojrzewania, odporności na choroby, skróconej słomie przy dużej plenności ziarna (m. in. Scarascia, Avanzi i in., 1961; Możajewa, 1961; Tavcar, 1962) oraz mutanty o podwyższonej zawartości morfiny w maku (Michalski, 1960) i formy o korzystnym typie wzrostu i podwyższonym ciężarze nasion u rycynusu (Boratyńska, 1962).

VI

Pobieżny chociażby przegląd osiągnięć hodowli mutacyjnej, prowadzonej z zastosowaniem promieni jonizujących, dowodzi, że jest to ciekawa i obiecująca droga rozwoju genetyki i hodowli roślin.

Głównym problemem ekonomicznym i gospodarczym naszych czasów jest zwiększenie zasobów środków żywnościowych. W zakresie produkcji roślinnej zmierza się do tego celu drogą rozszerzania obszarów uprawy, podwyższenia plonów dzięki lepszej uprawie gleby, nawożeniu, nawadnianiu, zwalczaniu szkodników, chorób oraz ulepszeniu materiału siewnego. A hodowla mutacyjna roślin pozwoli być może sięgnąć po niewykorzystane i w dużej mierze nieznane możliwości tkwiące w organizmach roślinnych.

LITERATURA

1. Alexander P., 1962 — Promieniowanie a życie (przekł. z ang.). PWN, Warszawa.
2. Bacq Z. M., Alexander P., 1961 — Fundamentals of Radiobiology. Pergamon Press. Oxford.
3. Bauer R., 1956 — The induction of vegetative mutations in *Ribes nigrum*, Proc. 5th Int. Conf. Radiobiol. Stockholm.
4. Bishop C. J., 1954 — Mutations in apples induced by X-radiation. J. of Hered. 45:99—104.
5. Boratyńska W., 1962 — Mutagenic effects of ionizing radiations in *Ricinus communis* L. Genet. Pol. 3, 2:137—153.
6. Borg G., Fröier K., Gustafsson A., 1958 — Pallas barley a variety produced by ionizing radiations its significance for plant breeding and evolution. 2-nd U. N. Intern. Conf. on the Peaceful Uses of Atomic Energy, N. Y., vol. 27:1—17.
7. Boven H. J. M., Cause P. A., Smith S. R., 1962 — The effects of low doses of gamma radiations on plant yields. Intern. Journ. of Appl. Radiat. and Isotop. 13:487—492.
8. Caldecott R. S., 1955 — The effects of X-ray, 2 Mev electrons, thermal neutrons on dormant seeds of barley. Ann. New York Academy of Sci. 59:514—535.
9. Caldecott R. S., 1956 — Ionizing radiations as a tool for plant breeders. Peaceful Uses of Atomic Energy. U.N., N.Y. 12:40—45.

10. Davies Roy D., Wall E. T., 1958 — Artificial mutagenesis in plant breeding. *Nature* 4/10: 955—956.
11. Dmitriewa A. N., 1958 — Pieraspredieleniye sojedinenija pylcy mieczonych radioaktywnymi izotopami miezdu placentoi i razwiwajuszczimisja siemienami. *Biulet. Ukrainkowo-Nauczno-Issledowat. Instituta Rasten., Sielekcji i Genet., Charkow* 3: 31—35.
12. Ehrenberg L., 1955 — Studies on the mechanism of action of ionizing radiations in plant seeds. *Svensk. Kem. Tidskr.* 67: 207—224.
13. Ehrenberg L., Gustafsson A., Lundquist U., 1956 — Chemically induced mutation and sterility in barley. *Acta Chem. Scand.* 10: 492—494.
14. Ehrenberg L., Gustafsson A., 1957 — On the mutagenic action of ethylene oxide and diepoxybutane in barley. *Hereditas* 43: 595—602.
15. Ehrenberg L., Gustafsson A., Lundquist U., 1959 — The mutagenic effects of ionizing radiations and reactive ethylene derivatives in barley. *Hereditas* 45: 351—368.
16. Elliot F. C., 1957 — X-ray induced translocation of *Agropyron* stem rust-resistance to common wheat. *Journ. of Heredity* 48: 77—81.
17. Engel O. S., 1951 — Wlijanije rentgenowskich luzei na siemiena pszenicy w zawisimosti od stiepieni ich zrielosti. *Dokł. Akad. Nauk, T. LXXVIII, nr 4*: 811—814.
18. Fischnich O., Pätzold C., Heilinger F., 1961 — Influence of low doses of irradiation (x-rays and gamma rays of Cobalt⁶⁰) on potato seed. *Effects of Ionizing Radiations on Seeds. Vienna*, 553—564.
19. Gager C. S., Blakeslee A. F., 1927 — Chromosome and gene mutations in *Datura* following exposure to radium rays. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.* 13: 75—79.
20. Gaul H., Mittelsteinscheid L., 1960 — Hinweise zur Herstellung vom Mutationen durch ionisierende Strahlen in der Pflanzenzüchtung. *Zeitschr. f. Pflanzenzücht.* 43: 404—422.
21. Gelin V., 1955 — Studies on the X-ray mutation Stral Pea. *Agri. Hortique Genet.* 13: 183—193.
22. Gottschalk W., 1961 — Genetic problem of mutation breeding in peas (*Pisum sat.*). *Effects of Ionizing Radiations on Seeds. Vienna*, 465—474.
23. Granhall I., 1949 — Mutations-forskningens tillämpning pa frukttraden. *Sv. Pomol. Fören. Arsskr.* 51: 105—126.
24. Granhall I., Gustafsson A., Nilsson F., Olden E. J., 1949 — X-ray effect in fruit-trees. *Hereditas* 35: 269—279.
25. Granhall I., 1953 — X-ray mutations in apples and pears. *Hereditas*, 39: 149—155.
26. Granhall I., Ehrenberg L., Borenus S., 1953 — Experiments with chronic gamma irradiation on growing plants. *Bot. Nat.* 106: 155—162.
27. Granhall I., 1954 — Spontaneous and induced bud mutations in fruit-trees. *Act. Agr. Scand.* 4: 594—600.
28. Gregory W. C., 1955 — X-ray breeding of pea-nuts (*Arachis hypogea*). *Agron. Journ.* 47, 9: 396—399.
29. Gustafsson A., Tedin O., 1954 — Plant breeding and mutation. *Acta Agr. Scand.* 4: 633—639.
30. Gustafsson A., Wettstein D., 1958 — Mutationen und Mutationszüchtung. *Handb. d. Pflanzenzücht, B. I*: 612—699.

31. Heiner R. E., Konzak C. F., Nilan R. A., Legault R. R., 1960 — Diverse ration of mutations to chromosome aberrations in barley treated with diethyl sulfate and gamma rays. Proc. National Acad. of Sci. USA 46 : 1215—1221.
32. Hentrich W., 1960 — Versuche zur Anwendung von P^{32} in der Mutationszüchtung bei Sommergerste. I. Die Wirkung von P^{32} nach Einquellung von Samen in P^{32} -lösungen. Zeitschr. f. Pflanzenzücht. 43 : 1—28.
33. Heslot H., Ferrary E., 1958 — Action génétique comparée des radiations et de quelques mutagenes sur l'orge. Ann. de l'Institut National Agronomique XLIV : 2—20.
34. Heslot H., 1959 — Induction de mutations chez les plantes cultivees. Recherches effectuees par quelques agronomes français. Vortrag gehalten auf d. Societa ital. di Genetica Agraria VI; 4—6. Oct. 1959 in Forli Castrocara. Gen. Agr. XII.
35. Hoffmann T. 1959 — Neuere Möglichkeiten d. Mutationszüchtung. Zeitschr. f. Pflanzenzücht. 41 : 371—394.
36. Hough L. F., Weaver G. M., 1959 — Irradiation as an aid in fruit variety improvement. J. of Heredity : 59—62.
37. Kaindl K., Linser H., 1961 — Radiation in agricultural research and practice. No 10. International Atomic Energy Agency. Vienna.
38. Kaudewitz F., Vielmetter W., Friedrich-Freksa H., 1958 — Mutagene Wirkung des Zerfalles von radioaktivem Phosphor nach Einbau in Zellen von *Escherichia coli*. Naturforsch. 13b : 793—802.
39. Kawai T., Sato H., Masima I., 1961 — Short-culm mutations in rice induced by P^{32} . Effects of Ionizing Radiations on Seeds. Vienna 565—579.
40. Keppler E., Hentrich W., 1961 — Versuche zur Anwendung von P^{32} in der Mutationszüchtung bei Sommergerste. III. Die Chlorophyllmutationsrate und das Mutations spectrum nach P^{32} -Behandlung in Verschiedenen Stadien der Ontogeneze. Der Züchter 31 : 162—172.
41. Knapp E., 1950 — Grundfragen der experimentellen Mutationsauslösung in ihrer Bedeutung für die praktische Pflanzenzüchtung. Vortrag auf der Pflanzenzücht. Tagung in Einbeck, 1—20 (Sonderdruck).
42. Kobayashi T., 1958 — Radiation genetics of sesame. Part 1. Meiotic chromosome aberrations induced by absorbed radioactive phosphorus. Jap. Journ. of Genetics, 33 : 1—12. Ref. za Landw. Zbl. II, 1959 : 150.
43. Konzak C. F., 1954 — Stem rust-resistance in oats induced by nuclear radiation. Agron. Journ. 46 : 538—540.
44. Konzak C. F., Nilan R. A., Harle J. R., Heiner R. E., 1961 — Control of factors affecting the response of plants to mutagens. Brookhaven Symposia in Biology, No 14.
45. Konzak C. F., Nilan R. A., Legault R. R., Heiner R. E., 1961 — Modification of induced genetic damage in seeds. Effect of Ionizing Radiations on Seeds. Vienna. 155—169.
46. Kuhl O. A., Sparrow A. H., Manowitz B., 1955 — Portable pilot plant for irradiation of potatoes. Nucleonics 13, 11 : 128.
47. Kuzin M. A., 1956 — The utilization of ionizing radiation in agriculture. Proceed. of the First Internat. Conf. on Peaceful Uses of Atomic Energy. U. N., N. Y., 11 : 149.
48. Lamprecht H., 1956 — Zur Auftreten von Obskuratum-Samen bei *Pisum*. Agri Hortique Genet., 14 : 19—33.

49. Lefort M., Ehrenberg L., 1955 — L'influence de la teneur en eau des grains sur leur sensibilité aux rayons X. *Ark. Bot.* 3:121—124.
50. Lundquist V., Wettstein D., 1962 — Induction of eceriferum mutants in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. *Hereditas*, B. 48. 1—2:342—362.
51. Mac Key J. (nie opubl.) — cyt. za *Handbuch d. Pflanzenzüchtung* B. I; 676 (1958).
52. Matsuo T., Onozawa Y., 1961 — Mutations induced in rice by ionizing radiations and chemicals. *Effects of Ionizing Radiations on Seeds*, Vienna. 495—501.
53. Michalski T., 1960 — Wpływ promieni jonizujących na zawartość morfiny u maku lekarskiego *Papaver sumn.* L. *Biuletyn Inst. Rośl. Leczn.* 2:169—175.
54. Micke A., Wöhrmann K., 1960 — Zum Problem der Strahlenempfindlichkeit trockener Samen. *Atompraxis*. Sonderdruck aus Heft 8:1—9.
55. Micke A., 1961 — Comparison of the effects of X-rays and thermal neutrons on viability and growth of sweet clover (*Melilotus albus*) after irradiation of dry seeds. *Effects of Ionizing Radiations on Seeds*, Vienna. 403—410.
56. Mikaelson K., 1956 — Studies on genetic effects of chronic gamma radiation in plants. *Proceed. of the First Internat. Conf. on Peaceful Uses of Atomic Energy*. U. N., N. Y., 12:34—39.
57. Mol W. De., 1944 — Dreizehn Jahre Röntgenbestrahlung bei Tulpen und Hyazinthen zur Erzeugung von somatischen Mutationen. *Z. f. Pflanzenzücht.* 26:353—357.
58. Możajewa W. S., 1961 — Ob ispolzowani ionizirujuszczich izluczenij w sielekcji pszenicy. *Siel. i Siemien.* 3:43—46.
59. Muller H. J., 1927 — The Problem of genic modification. *Verh. 5. Int. Kongr. Vererbungsw. Z. ind. Abst.- und Vererbungs.* Suppl. 1:234—260 (1928).
60. Myers W. M., Ausemus E. R., Koo F. K. S., Hsu K. J., 1956 — Resistance to rust induced by ionizing radiations in wheat and oats. *Peaceful Uses of Atomic Energy. Proceed. of the Internat. Confer. in Geneva*. U. N., N. Y., 12:60—62.
61. Nadson S. A., Filipow G. S., 1928 — cyt. za Astaurov B. L., 1962, *Priroda*, 54(4), 55—67.
62. Nilan R. A., Konzak C. F., Legault R. R., Harle J. R., 1961 — The oxygen effect in barley seed. *Effects of Ionizing Radiations on Seeds*, Vienna. 139—154.
63. Nybom N., 1956 — On the differential action of mutagenic agents. *Hereditas* 42:211—217.
64. Oehlkers F., 1943 — Die Auslösung von Chromosomenmutationen in der Meiosis durch Einwirkung von Chemikalien. *Zeitschr. indukt. Abstamm. u. Vererbungs.* 81:313—341.
65. Olov E., Gelin V., Blixt S., 1956 — The karyotypes of two X-ray mutants in peas and their ancestors. *Agr. Hortique Genet.* 141:148—160.
66. Rudolf W., 1961 — Über die mutagene Wirkung von S³⁵ bei *Phaseolus vulg.* *Zeitschr. f. Pflanzenzücht.* 45:69—90.
67. Scholz F., 1957 — Mutationsversuche an Kulturpflanzen. VII. Untersuchungen über den züchterischen Wert röntgeninduzierter Mutanten verschiedener Merkmalgruppen bei Sommer und Winter Gerste. *Zeitschr. f. Pflanzenzücht.* 38:225—274.

68. Scarascia G. T., Avanzi S., Bozzini A., Cervigni T., D'Amato F., 1961 — Effects of radiations and chemical mutagens in durum and bread wheats. Effect of Ionizing Radiations on Seeds. Vienna. 388—401.
69. Sears E. R., 1956 — The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. Brookhaven Symp. in Biol. 9:1—22.
70. Singleton W. R., Konzak C. F., Shapiro S., Sparrow A. H., 1956 — The contribution of radiation genetics to crop improvement. Peaceful Uses of Atomic Energy. Proceed. of the First Internat. Conf. in Geneva, U. N., N. Y., 12:25—30.
71. Sidorenko I. D., 1962 — Dija ionizujucznych ta ultrafioletowych wipro-ninjuwań na nasinnja kukurudz. Ukrainskij Botan. Zurnał 2 (XIX): 3.
72. Sparrow A. H., Gunkel I. E., 1956 — The effects on plants of chronic exposure to gamma radiation from radiocobalt. Peaceful Uses of Atomic Energy. U. N., N. Y., 12:52—59.
73. Stadler L. J., 1928 — Genetic effects of X-rays in maize. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. 14:69—75.
74. Stadler L. J., 1951 — Spontaneous mutation in maize. Gold Spring Harbour Symposia Quant. Biol. 16:49—53.
75. Tavčar A., 1962 — Useful mutations obtained through irradiation of seed with gamma rays in some varieties of *Triticum turgidum* and *Triticum vulg.* grown in Yugoslavia. Polsko-Jugosł. Sympozium dot. stos. izot. w roln. bad. nauk. Warszawa 22—23. X. 1962.
76. Thaung M. M., 1961 — Effects of ionizing radiations on rice plants. Nature 190:242—243.
77. Wellensiek S. J., 1961 — Early flowering neutronic mutants in peas. Effects of Ionizing Radiations on Seeds. Vienna:321—326.
78. Zdrilko A. F., Chawżniskaja O. E., 1960 — K woprosu o putiach postuplenio S³⁵ i P³² markirowanoj pylcy i zawiazi. Biulet. Ukrainsk. Naučno-Issled. Instituta Rast., Sielekc., Genet., Charkow 3:27—30.
79. Zoz N. N., 1961 — Citogeneticzeskoje i fiziczeskoje diejstwie etilemina i gamma — łuczei na siemiena pszenicy. Dokł. Akad. Nauk SSSR, 136—3:712—717.