

ДЕЙСТВИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА НА ЭФФЕКТ РЕНТГЕНОБЛУЧЕНИЯ КАРТОФЕЛЯ

В изучении действия ионизирующей радиации на организмы большое внимание уделяется выяснению влияния на радиобиологический эффект тех или иных условий, действующих после облучения.

Многочисленными исследованиями установлено, что при хранении семян растений, облученных сублетальными дозами ионизирующих излучений, степень радиационной депрессии повышается [1, 2, 8—11].

Работами по изучению модифицирующего влияния температуры на биологический эффект радиации в семенах растений было показано, что термическое воздействие на организмы после ионизирующей радиации увеличивает количество радиационных повреждений [3—7, 12].

Проблеме хранения облученных семян при пониженной температуре посвящено несколько работ [1, 13—15], из которых видно, что хранение облученных семян при пониженной температуре приводит к сохранению радиационных повреждений на относительно постоянном уровне, т. е. угнетает прогрессию повреждений. Было также показано, что в некоторых случаях хранение семян, облученных гамма-лучами, при температуре 4—6° усиливает радиобиологический эффект [16]. Противоположный результат описан в работе по гамма-облучению семян гороха: последние хранились при температуре 1, 25 и 50° [17]. Повышение выхода аберрации хромосом под действием температуры 50° по сравнению с 1 и 25° (контроль) автор объясняет ослаблением процессов пострадиационного восстановления хромосом при высокой температуре.

Молекулярная теория мутаций выяснила природу первичных изменений в молекулах ДНК. Однако, как указывает Н. П. Дубинин [18], вопреки старым взглядам, что первичные повреждения мгновенно переходят в мутацию, обосновано представление о многоэтапности мутационного процесса и о существовании потенциальных изменений, которые или репарируются или переходят в истинные мутации.

Известно, что судьба радиационных повреждений зависит от соотношений между процессами, ведущими к реализации первично потенциальных повреждений, и противоположными процессами восстановления этих поражений [19]. Считается, что ионизирующие излучения наряду с эффективными разрывами вызывают потенциальные изменения участков хромосом, которые могут реализоваться в истинные разрывы или же восстанавливаться до исходной структуры [20].

Конечный эффект облучения в большой степени определяется комплексом взаимосвязанных механизмов, куда входят пострадиационное восстановление, последствие радиации, соотношение и поведение истинных и потенциальных изменений. Их изучению посвящено большое количество исследований [21].

Таким образом, среди многочисленных причин, определяющих

радиочувствительность, существенное значение имеет характер репарации повреждений, степень реализации потенциальных изменений.

При появлении мутации имеет место потенциальная обратимая стадия, на которую можно влиять условиями во время и после облучения. Это значит, что радиогенетический эффект может быть усилен или подавлен действием различных факторов внутренней и внешней среды [22].

Одними из физических факторов, изменяющих радиобиологический эффект облучения, являются низкая и высокая температура.

В задачу нашего исследования входило изучение пострадиационного действия высокой (30°) и низкой (5°) температуры на радиобиологический эффект облучения картофеля.

Опыты были поставлены на Шамшадинской базе Лаборатории мутагенеза растений АН Арм. ССР, территория которой входит в предгорную подзону северо-восточной сельскохозяйственной зоны Армянской ССР и расположена на высоте до 1400 м над ур. м.

Для облучения брались клубни картофеля сорта Лорх весенней репродукции. Клубни для облучения подбирались выровненные, без ростков. Облучение клубней проводилось рентгеновским аппаратом РУМ-11 с напряжением на трубке 185 кВ и силой тока 15 мА. Мощность дозы равнялась 515 р/мин. В опытах применялись дозы 0,1; 0,5; 1 и 2 кр. Облученные клубни яровизировались при температуре 18 и $30 \pm 0,5^{\circ}$. Проращивание облученных клубней проводилось в темноте при температуре $18 \pm 0,5^{\circ}$. Клубни, предназначенные для обработки низкой температурой после облучения, а также для облучения непосредственно перед посадкой, хранились в холодильнике при температуре $5 \pm 0,5^{\circ}$. Продолжительность термической обработки 20 дней. Повторность опытов трехкратная. За период вегетации проводились фенологические наблюдения, а в период начала цветения растений—серологический анализ зеленых листьев на вирусы Х и S капельным методом серодиагностики [23]. Сыворотка была получена со станции защиты растений Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева.

В VM_1 каждое растение убирало отдельно. Выращивание VM_2 производили по клонам. Морфологическое описание растений и выделение уклоняющихся форм проводили в первой и второй вегетативной репродукции. Выделенные клоны VM_1 и VM_2 выращивали в VM_3 и VM_4 по 100 растений каждого клона. Изучали действия разных доз рентгеновых лучей как на характер возникновения наследственных изменений, так и на ростовые процессы.

Из приведенных в табл. 1 данных видно, что процесс прорастания облученных высокими дозами клубней, яровизированных при температурах 18 и 30° и пророщенных при температуре 18° , задерживался по сравнению с контролем. Всходы на делянках, засаженных яровизированными и пророщенными клубнями, облученных в дозе 2 кр, появились недружно и на 5—7 дней позже, чем в контроле. Всходы особенно задерживались в вариантах, где облученные клубни яровизировались при температуре 30° . Однако цветение растений задерживалось всего на 2—3 дня. При этом отмечено торможение прорастания глазков. Особенно сильное снижение процента прорастания глазков наблюдалось в вариантах, где облученные в дозах 1 и 2 кр клубни яровизировались при высокой температуре и проращивались при температуре 18° . Это снижение составляет 42,4—50,1 и 37,4—39,2% соответственно.

Хранение облученных клубней при температуре 5° , а также облучение клубней непосредственно перед посадкой оказало незначительное влияния на продолжительность периода посев—всходы. Однако появив-

Влияние рентгенооблучения на прорастание клубней и рост растений картофеля

Таблица 1

Варианты опыта	Доза об-лучения, кр	Проросшие глазки, %	Полные всходы в мес	Число дней от всходов до цветения	Цветущие растения, %
Облучение + яровизация (18°)	K	38,6±2,8	5	44	80,1±2,3
	0,1	40,8±2,9	4	46	86,3±1,4
	0,5	33,3±2,6	5	44	86,4±1,3
	1	31,1±2,3	5	47	80,5±1,4
	2	29,6±1,5	10	46	90,6±1,6
Облучение + яровизация (30°)	K	41,1±2,9	5	46	90,6±1,4
	0,1	43,7±3,0	5	46	90,1±1,5
	0,5	28,4±2,2	6	47	83,2±2,1
	1	23,7±2,5	7	49	73,1±2,3
	2	20,1±1,5	12	49	70,3±2,4
Облучение + проращивание (16°)	K	50,6±3,1	5	47	87,5±2,6
	0,1	43,5±3,0	6	49	83,3±2,3
	0,5	41,4±2,9	7	45	83,4±2,3
	1	30,8±2,2	9	43	86,1±2,7
	2	31,7±2,4	11	44	80,2±2,8
Облучение + хранение (5°)	K	—	12	43	97,5±1,1
	0,1	—	12	48	97,2±1,1
	0,5	—	13	45	93,4±2,6
	1	—	14	47	83,6±2,8
	2	—	14	48	70,1±2,3
Облучение перед посадкой	K	—	12	43	97,3±1,1
	0,1	—	12	46	97,1±1,1
	0,5	—	12	46	97,4±1,2
	1	—	13	46	73,3±2,1
	2	—	13	47	73,1±2,1

шиеся из них всходы задерживались в росте. Цветение этих растений задерживалось на 3—5 дней по сравнению с контролем.

Учет количества цветущих растений показал, что угнетающее действие облучения на цветение наблюдается у всех вариантов, но только при дозе 2 кр. Заметное снижение процента цветущих растений отмечено при дозе 1 кр в вариантах, где облученные клубни яровизировались при высокой температуре и хранились в холодильнике, а также при облучении клубней непосредственно перед посадкой.

В табл. 2 приведены данные по количеству стеблей на куст, высоте растений, процент морфологических изменений и процент растений с вирусами. Растения из клубней, которые после облучения в дозе 2 кр яровизировались при высокой температуре, проращивались и хранились при низкой температуре, имели меньшее количество стеблей на куст. Интересно отметить, что в вариантах, где наблюдалось торможение прорастания глазков, не всегда имеет место уменьшение числа стеблей на куст. Это происходит в результате того, что под влиянием облучения тормозится прорастание верхушечных глазков и трогаются в рост, с некоторым опозданием, боковые глазки и глазки базальной части клубней. В некоторых вариантах при дозе 500 р наблюдается достоверное увеличение числа стеблей на куст.

Заметные различия в высоте растений отмечены в вариантах, где облученные клубни проходили яровизацию, и особенно при высокой температуре, где снижение высоты растений наблюдается при всех дозах и составляет 10,0—21,7%.

Влияние предпосадочного облучения клубней на рост и развитие растений

Варианты опыта	Доза облучения, кр	Число стеблей на куст, шт.	Высота растений, см	Морфологические изменения, %	Процент растений с вирусами	
					X	S
Облучение + яровизация (18°)	K	4,4±0,05	49,0±1,1	—	100	80
	0,1	4,5±0,06	45,7±0,3	—	100	80
	0,5	4,0±0,04	47,3±0,6	—	100	100
	1	4,6±0,01	46,1±0,5	—	90	80
	2	4,6±0,04	42,7±1,04	—	100	80
Облучение + яровизация (30°)	K	4,8±0,01	51,2±0,3	—	90	80
	0,1	4,5±0,02	46,1±1,1	7,8	90	70
	0,5	5,2±0,02	46,6±0,6	1,8	80	80
	1	4,8±0,01	44,7±0,7	1,1	100	90
	2	4,0±0,04	40,1±1,9	1,1	100	80
Облучение + проращивание (18°)	K	5,7±0,04	42,2±1,8	—	100	100
	0,1	5,2±0,02	39,8±1,6	1,2	60	60
	0,5	5,0±0,03	43,0±1,1	0,3	90	90
	1	5,1±0,01	44,8±0,5	1,6	70	70
	2	4,4±0,03	41,1±1,4	0,6	60	60
Облучение + хранение (5°)	K	5,3±0,03	49,8±1,2	—	80	80
	0,1	5,1±0,01	51,4±1,3	16,6±1,8	90	100
	0,5	6,2±0,04	50,4±0,7	20,0±2,3	90	90
	1	5,0±0,05	48,8±1,7	60,0±3,9	70	70
	2	4,6±0,04	50,6±2,0	70,0±3,3	80	50
Облучение перед посадкой	K	5,3±0,03	49,8±1,2	—	80	80
	0,1	5,1±0,01	47,2±1,0	—	80	90
	0,5	4,9±0,01	48,9±1,41	10,1±0,8	70	40
	1	5,2±0,06	48,5±1,1	16,2±1,1	90	80
	2	5,8±0,04	47,2±1,8	31,1±1,6	100	80

Облучение клубней влечет за собой изменения в точках роста, что приводит к образованию побегов с различной степенью отклонений. Хранение и проращивание клубней в различных температурных и световых условиях очень сильно сказывается на количестве растений с морфологическими изменениями.

Наибольшее разнообразие морфологических и других изменений обнаружено среди растений из клубней, которые после облучения хранились при температуре 5°. Относительно большое число растений с морфологическими изменениями получено также в варианте, где посадочные клубни облучились непосредственно перед посадкой. Растений с морфологическими изменениями не оказалось только в варианте, где облученные клубни яровизировались при температуре 18°. Рис. 1, 2 дают некоторое представление о характере морфологических изменений, вызванных действием рентгеновых лучей на посадочные клубни. Как видно, представленные формы по своим признакам выходят за пределы особенностей исходного сорта. Отмечено значительное разнообразие по высоте куста, по характеру облиственности, по форме долей и листьев: плющелистности, сrostнодолжности и др. Эти изменения носили химерный характер, так как затрагивали только первые (нижние) листья. В поколении VM₂ изменений по форме листовой пластинки уже не наблюдалось.

В период начала цветения растений на всех вариантах опыта проводили серологический анализ на вирусы X и S. В результате этих анализов было установлено, что в вариантах, посаженных облученными яровизированными клубнями, процент растений с положительной реак-

цией на вирус X, как правило, больше, чем в контроле. Проращивание облученных клубней перед посадкой приводит к снижению процента растений с вирусами X и Y. Хранение облученных клубней при низкой температуре не оказало существенного влияния на содержание в растениях вирусов.

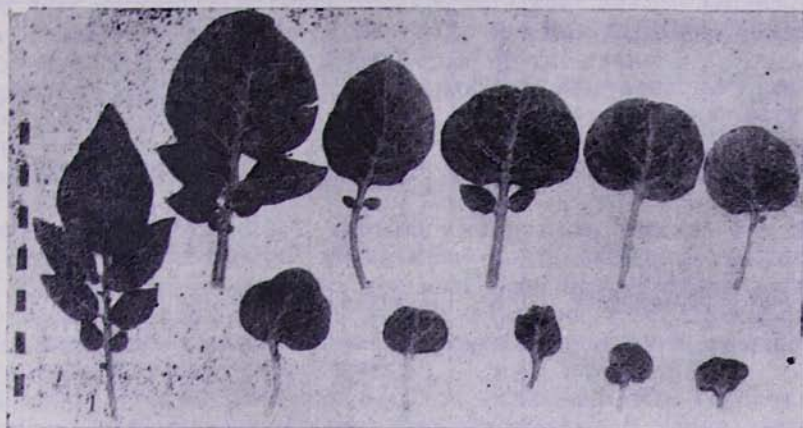


Рис. 1. Изменчивость формы листьев у сорта Лорх в VM_1 ; 1—лист контрольных растений, справа—облученных.

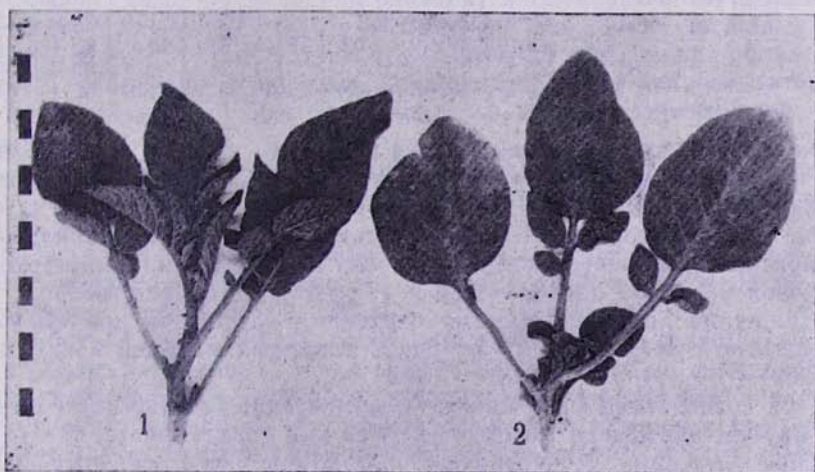


Рис. 2. Изменчивость точки роста стебля картофеля у сорта Лорх в VM_1 ; 1—нормальный стебель, 2—стебель облученных растений.

Данные продуктивности растений картофеля приведены в табл. 3. Некоторый стимулирующий эффект на урожай клубней получен в варианте облучения до яровизации при 18° дозами 500 и 1000 p (4,3—5,9%). Облучение клубней в дозе 2 кр во всех вариантах приводило к снижению урожая на 7,8—29,7%. Это снижение особенно заметно в вариантах, где облученные клубни яровизировались при температуре 30° , проращивались в темноте и хранились при температуре 5° . В вариантах, где облученные клубни проращивались в темноте и где клубни

Продуктивность растений картофеля при предпосадочном облучении клубней

Варианты опыта	Доза облучения, кр	Число клубней с куста, шт.	Вес клубней с куста		Товарные клубни, %	Средний вес товарного клубня, г
			г	%		
Облучение + яровизация (18°)	К	8,9±0,04	371,6±2,8	100,0	84,6	71,4
	0,1	8,5±0,04	368,0±2,3	99,0	81,3	66,5
	0,5	7,8±0,07	303,6±3,2	105,9	80,1	87,4
	1	8,3±0,09	387,6±2,9	104,3	82,1	98,6
	2	8,3±0,03	342,8±3,0	92,2	73,9	79,2
Облучение + яровизация (30°)	К	9,9±0,07	359,7±3,1	100,0	72,1	63,5
	0,1	9,3±0,02	345,8±2,8	96,1	74,3	74,0
	0,5	9,7±0,02	318,0±2,4	88,4	80,2	80,4
	1	8,6±0,06	322,8±2,6	89,1	81,5	77,1
	2	8,7±0,04	286,9±2,6	79,7	78,0	76,3
Облучение + проращивание (18°)	К	11,0±0,09	380,5±3,9	100	83,6	60,2
	0,1	8,4±0,06	310,1±3,6	81,5	71,6	58,3
	0,5	7,2±0,07	285,8±3,1	75,1	82,9	58,6
	1	8,8±0,05	297,9±2,1	78,3	77,4	53,9
	2	8,0±0,04	267,7±2,3	70,3	72,4	57,0
Облучение + хранение (5°)	К	10,3±0,2	313,3±3,6	100	80,5	40,4
	0,1	11,3±0,08	297,1±2,4	94,8	57,5	44,9
	0,5	12,0±0,1	260,2±2,9	83,0	66,6	41,2
	1	10,1±0,1	256,3±2,6	81,8	66,4	36,2
	2	4,8±0,1	238,5±2,1	76,1	63,7	38,5
Облучение перед посадкой	К	10,3±0,1	313,3±2,8	100	80,5	40,4
	0,1	10,3±0,1	224,1±2,1	71,5	78,8	37,6
	0,5	9,9±0,02	267,5±3,2	85,4	80,4	42,3
	1	11,0±0,07	281,4±2,7	89,8	80,2	37,6
	2	9,5±0,05	270,9±3,1	86,5	92,1	45,7

облучались непосредственно перед посадкой, урожай картофеля при всех изученных дозах облучения по сравнению с контролем снижался на 18,5—29,7 и 10,2—28,5% соответственно. В вариантах же, где облученные клубни яровизировались при температуре 30° и хранились при температуре 5°, отмечено снижение продуктивности растений картофеля при дозах 0,5—2 кр на 10,9—20,3 и 17,0—23,9% соответственно.

Снижение продуктивности растений картофеля при облучении обусловлено уменьшением процента товарных клубней и их измельчением.

При воздействии физическими и химическими мутагенами на семена и клубни картофеля можно получить как вегетативные, так и генеративные мутации. У картофеля благодаря вегетативному способу размножения могут сохраниться и накапливаться различные соматические мутации, которые в длительное время могут сохраняться в скрытом состоянии. Благодаря этому соматические мутации у вегетативно размножающихся растений могут выявляться после однократного мутагенного воздействия в течение ряда вегетативных генераций. Поскольку первоначальный мутационный процесс происходит в одной из инициальных клеток конуса нарастания, дающих в дальнейшем начало измененной ткани, то соматические мутации, как правило проявляются в форме химер. Возможно появление трех типов химер: периклинальной, мериклинальной и секториальной. Возникновение той или иной химеры и внешнее проявление мутировавшего признака зависят от того, в какой части меристемы точки роста находится мутантная клетка.

Предполагают, что точка роста у картофеля содержит по меньшей мере три независимых слоя— L_I , L_{II} и L_{III} . Первый слой образует эпидермис; второй—ткани, лежащие непосредственно под эпидермисом; третий—формирует большую часть внутренних тканей и корневую систему [24].

Работы, выполненные на химерах картофеля [25—27], показывают наличие двух независимых слоев— L_I , который дает начало эпидермису и большей части перидермы клубней, и L_{II} , формирующего часть перидермы клубня, половые клетки и некоторые другие ткани.

В работе Асеевой [25—27] показано, что вегетативные мутанты картофеля имеют строение периклиналильных химер. В зависимости от строения периклиналильные химеры картофеля делятся на три типа: эпидермальный (M_1), субэпидермальный (M_2) и дихламидный (M_1+M_2) [24].

В формировании кожуры клубней принимают участие два слоя конуса нарастания— L_I и L_{II} . Тип химеры определяется по фенотипу клубня. Если мутация клубневой окраски затрагивает один из слоев конуса нарастания, мутант имеет пятнистые клубни. Если же в процессе мутирования затрагиваются оба слоя конуса нарастания, то окраска изменяется на всей поверхности клубня.

Асеевой [28] были классифицированы основные типы спонтанных вегетативных мутаций картофеля, к ним относятся: мутации окраски клубней; мутации листовой пластинки, мутации окраски стебля; изменения формы цветка. Наиболее распространенными являются мутация окраски клубня и мутация листовой пластинки.

У различных сортов картофеля при воздействии гамма- и рентгеновыми лучами получен большой процент рецессивных мутаций (из окрашенных и неокрашенных) и не отмечено ни одного случая доминантных мутаций [28, 29]. Авторы объясняют это тем, что при облучении в результате аббераций хромосом происходит потеря генного материала, а не истинная мутация доминантного гена в рецессивный или наоборот [28].

В наших опытах окраска клубня сорта Лорх при разных дозах облучения оставалась неизменной: мутаций в окраске клубней не отмечено.

После работ Асеевой и Баговидовой [28] эксперименты по получению индуцированных соматических мутаций у картофеля были проведены многими авторами [30—32].

В работах Соломко [31] было применено расхимирование—отделение глазков из клубней, позволившее выявить больше соматических мутаций, вызываемых у картофеля ионизирующей радиацией.

Изменение некоторых качественных и количественных признаков при обработке клубней быстрыми нейтронами, гамма- и рентгеновыми лучами описано Тарасенко [32].

Одной из целей нашего исследования было получение мутаций у картофеля и изучение возможностей практического их использования.

В варианте облучение+яровизация в VM_1 при дозе 2 кр выделены три урожайных мутанта. В VM_3 выращено по 100 растений каждого из этих клонов. Растения этих клонов отличались мощным и несколько замедленным развитием. Урожай клонов превысил урожай контроля на 27,3; 33,4 и 89,6% (табл. 4, рис. 3).

Указанные формы характеризуются более высокими накоплениями урожая, относительно большой устойчивостью к болезням. Самым ценным качеством—высокой устойчивостью к фитофторе—обладает

Продуктивность растений мутантов картофеля сорта Лорх в VM_3

Исходный сорт и мутанты	Процент растений с вирусами		Вегетационный период, дни	Вес клубней с куста		Товарные клубни, %	Средний вес товарного клубня, г
	X	S		г	%		
Лорх (контроль)	90	80	93	516,4±5,3	100	88,4	58,7
Мутант № 1	—	10	96	657,8±5,1	127,3	90,0	76,9
№ 2	10	—	102	689,3±6,1	133,4	93,2	88,1
№ 3	—	—	105	978,1±6,3	189,6	94,7	142,5

форма № 3. Это качество наиболее резко выявилось в условиях влажного 1970 года. Особенно интересно, что ряд мутантных форм оказался свободным от вируса X и S или от обоих одновременно, т. е. они имели отрицательную реакцию на эти вирусы, в то время как исходная форма

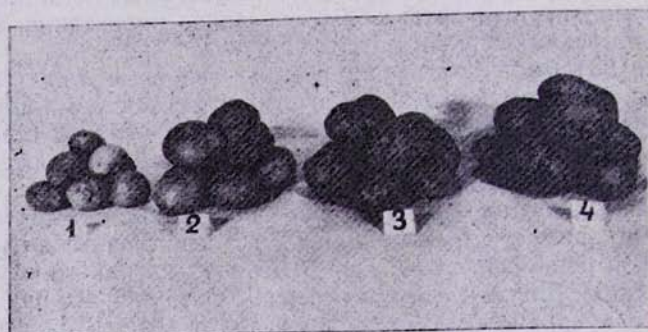


Рис. 3. Клубни с одного куста сорта Лорх: 1—исходный сорт; 2, 3, 4—клубни мутантов № 1, 2 и 3.

дала положительную реакцию на вирусы в сильной и очень сильной степени (++ и +++).

Значительный интерес представляют формы, выделенные по признаку скороспелости (на 10—12 дней).

Можно предполагать, что указанные изменения обусловлены хромосомными перестройками и, очевидно, имеют полудоминантный и доминантный характер, т. е. они возникают в первом поколении. Почти каждое мутантное растение имеет несколько измененных признаков.

Известны данные [32, 33], которые также указывают, что большинство соматических мутаций возникает в результате различных типов перестроек хромосом.

Таким образом, результаты наших экспериментов показывают, что дополнительное воздействие высокой температурой способствует превращению потенциальных повреждений в истинные, т. е. усиливает влияние облучения. Наблюдаемое нами «консервирующее» действие пониженной температуры на развитие радиационных повреждений согласуется с результатами аналогичных экспериментов на животных [34] и растениях [15].

ԶԵՐՄԱՅԻՆ ՖԱԿՏՈՐԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԿԱՐՏՈՅԻԼԻ
ՌԵՆՏԳԵՆԱՃԱՌԱԳԱՅԹԱՆԱՐՄԱՆ ԷՖԵԿՏԻ ՎՐԱ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Մ

Կատարվել է ճառագայթահարված պալարների յուրովի զացիա—18 և 30, 18 և 5° հաստիճանի ջերմային պայմաններում:

Բարձր ջերմության ազդեցությունը ճառագայթահարված պալարների վրա ուժեղացնում, իսկ ցածրը թուլացնում է ռադիացիայի ճնշող ազդեցությունը կարտոֆիլի բույսի վրա:

V. A. AVAKYAN

EFFECT OF THE HEAT FACTOR ON THE IRRADIATION EFFECT
OF POTATO PLANTS

Summary

Irradiated tubers were yarovised, grown and kept under heat conditions of 18° and 30°, 18° and 5° respectively.

The effect of a high temperature on the irradiated tubers increases the suppressing effect of irradiation on the potato plants, while that of the low temperature decreases it.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Caldecott R. S. a North D. T. Mutation and plant breeding, NAS-NRC, Washington D. C., 365—404, 1961.
2. Kawai T. a Sato H. Mutations in plant breeding, IAEA, Vienna, 151—169, 1966.
3. Ватти К. В. Изучение последовательного действия рентгеновых лучей и температуры на частоту возникновения мутаций и рентгеноморфозов. В сб.: «Первичные механизмы биологического действия ионизирующих излучений», 189, Изд. АН СССР, М., 1963.
4. Ватти К. В., Викторова Г. В., Беляцкая О. Я. Эффект последствия разных доз рентгеновых лучей у линии дрозофилы с различной радиочувствительностью. Исследования по генетике, сборник, 3, 40, Изд-во ЛГУ, 1967.
5. Шапиро Н. И., Бочарова Е. М. О двух видах радиационного последствия, выявленных у семян ячменя. ДАН СССР, т. 133, № 2, 1960.
6. Шапиро Н. И., Протопопова Е. М. Температурное воздействие и частота возникновения хромосомных мутаций в семенах, подвергшихся облучению. Радиобиол., 4, № 2, 1964.
7. Дишлер В. Я. Мутагенное действие гамма-лучей и быстрых нейтронов на хромосомы. В сб.: «Экспериментальный мутагенез животных, растений и микроорганизмов», II, 28, М., 1965.
8. Шкварников П. К., Черный И. В. Влияние температуры хранения семян и напряжения кислорода на радиобиологический эффект. Радиобиол., 4, № 2, 1964.
9. Сахаров В. В., Мансурова В. В. и Платонова Р. Н. Влияние физиологических особенностей полиплоидных семян на частоту возникновения радиоиндуцированных

- хромосомных перестроек. В сб.: «Влияние ионизирующих излучений на наследственность», 258, Изд. «Наука», М., 1966.
10. Куликов Б. Н. Эффект облучения ^{60}Co в зависимости от условий выращивания и срока хранения семян и влияния облучения на продуктивность потомства. Радиобиол., 1, № 6, 963, 1961.
 11. Помогайбо В. М. Модифицирование повреждающего действия быстрых нейтронов на хромосомы озимой ржи. Цитология и генетика, 3, 3, 243, 1969.
 12. Бабаян Р. С. Влияние термических воздействий на рентгенооблучение семян пшеницы. ДАН АН Арм. ССР, т. X, 1, № 1, 51, 1965.
 13. Konzak C. F. et al., Effects of ionizing radiation on Seeds and their Significance for crop improvement, IAEA, Vienna, 8—12, 1960.
 14. Galdecott R. S. Effects of ionizing radiations on seeds, IAEA, Vienna, 3—24, 1961.
 15. Помогайбо В. М. Влияние температуры хранения облученных семян на частоту хромосомных aberrаций. Цитология и генетика, 4, 3, 275, 1970.
 16. Копылов В. А., Кузин А. М., Печников Н. В., Волков Т. В. Восстановление радиационных повреждений у γ -облученных семян. В сб.: «Радиотоксины», 97, Атомиздат, М., 1966.
 17. Усманов П. Д. О влиянии температуры на судьбу лучевых повреждений хромосом гороха. Генетика, 4, 105, 1966.
 18. Дубинин Н. П. Проблемы генетики, ее задачи и перспективы. Вестник АН СССР, 11, 1971.
 19. Дубинин Н. П. О некоторых вопросах современной теории мутаций. Генетика, 7, 3, 1966.
 20. Дубинин Н. П. Эволюция популяции и радиация, Атомиздат, М., 1966.
 21. Корогодин В. И. Проблемы пострадиационного восстановления. Атомиздат, М., 391, 1966.
 22. Дубинин Н. П. Молекулярная генетика и действие излучений на наследственность. Атомиздат, 182—187, 1963.
 23. Дунин М. С., Попова Н. Н. Капельный метод анализа вирусов в растениеводстве. М., Сельхозгиз, 1937.
 24. Асеева Т. В., Яшина И. М. Вегетативные мутации картофеля. Генетика, 13, стр. 9, 1968.
 25. Асеева Т. В. Химеры у картофеля. Тр. Моск. обл. с.-х. опытной станции. Вып. 20, 1, 1927.
 26. Асеева Т. В. Вегетационные мутации у картофеля. Тр. Всесоюзного съезда генетиков и селекционеров.
 27. Асеева Т. В. Вегетативные мутации у картофеля. Тр. по прикл. биол., генет. и селекции, 27, вып. 4, 135, 1931.
 28. Асеева Т. В., Благовидова М. А. Искусственные мутации у картофеля. Соц. растениеводство. Сер. А., 15, 81, 1935.
 29. Мезенцев А. В., Яшина И. Ш. Влияние интенсивности гамма-облучения на частоту соматических мутаций клубневой окраски у картофеля (*Solanum tuberosum* L.). Генетика, т. VII, № 4, 1971.
 30. Heiken A. Induction of somatic changes in *solanum tuberosum* by acute gamma irradiation. Hereditas, 47, 606, 1961.
 31. Соломко Е. А. Мутации картофеля, вызванные действием ионизирующих излучений на вегетативные части растений. Радиобиология, 5, вып. 4, 547, 1965.
 32. Тарасенко Н. Д. Экспериментальные соматические мутации у некоторых сортов картофеля. Генетика, № 5, 145, 1965.
 33. Nubot N. The use induced mutations for improvement of vegetatively propagated plants. Mutations and plant breeding, Washington, 252, 1961.
 34. Тарусов Б. Н. Первичные процессы лучевого поражения. Госатомиздат, М., 1962.