

В.А. Азамян, Ж. О. Шакарян, А. З. Акопян

РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ИНДУЦИРОВАННЫХ МУТАНТОВ МЯГКОЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Радиочувствительность растений зависит от ряда причин, в том числе в значительной степени также от генетических особенностей формы и сорта /1-5/. Так как возникновение мутации приводит к изменению генотипа, то можно предполагать, что радиочувствительность мутантов также может отличаться от радиочувствительности исходных форм.

В последние годы внимание многих исследователей привлечено к вопросу о сопоставлении общей и генетической радиочувствительности у высших организмов. Вопрос о том, насколько генотип отражает общую радиочувствительность организма, решается по отношению к разным линиям и видам животных.

Были установлены линейные различия радиочувствительности по тестам доминантных леталей, по абберациям хромосом в половых клетках семенника и по общей радиочувствительности. Например, было показано, что между линиями мышей нет параллелизма в индуцировании хромосомных аббераций и доминантных леталей. Скорее наоборот, линия, наиболее чувствительная по тесту хромосомных аббераций, оказывается наименее чувствительной по тесту летальных мутаций. Строгой корреляции не обнаружено также при сопоставлении данных по генетической радиочувствительности линий мышей /по двум тестам/ с показателями их общей радиочувствительности /6/.

Встречаются единичные работы, посвященные сравнительному изучению радиочувствительности мутантных и исходных форм. Установлено, что у микроорганизмов /7/, кукурузы /8/ и дрозофилы /9/ мутирование одного гена приводит к повышению частоты мутирования других. Изучение радиочувствительности мутантных линий гороха показало, что большинство из них характеризуется повышенной естественной мутабельностью хромосом. Мутанты значительно отличались от исходного сорта и по количеству индуцированных аббераций хромосом /10/. Повышенная частота перестроек хромосом у мутантов по сравнению с исходной формой показана на кукурузе /10/.

При индуцированном мутагенезе частота и спектр видимых мутаций также зависят от генетических особенностей растений /12 - 17/.



Задачей настоящего исследования явилось выяснение изменения реакции на облучение у радиационных мутантов пшеницы, по сравнению с исходными сортами.

Опыты проводили на четырех мутантных линиях пшеницы, изученных нами до шестого поколения. Мутанты скверхед с красным и белым колосом были получены из гибридной комбинации Алты-Агач X Безостая 1, мутанты № 167 и 170 из сорта Эритролеукон 12 при воздействии рентгеновских лучей.

Семена мутантов и исходных сортов облучали рентгеновскими лучами в дозах 5, 10, 15 и 20 кр. Облучение проводилось на рентген-аппарате РУМ-11 при следующих условиях: напряжение — 186 кв, сила тока 15 мА, мощность дозы 400 р/мин. Посев произведен в грунт вручную, сразу после облучения. Густота посева 20х5 см.

О радиочувствительности судили по показателям всхожести семян, роста, развития, выживаемости и продуктивности растений. Выживаемость растений в M_1 определяли по процентному отношению числа убранных растений к числу взошедших. "Выжившими" считали растения, давшие хотя бы один колос, независимо от его плодovitости. В M_1 выделялись также морфологически измененные формы для проверки на наследование в M_2 .

Результаты учета всхожести семян и выживаемости растений приведены в табл. 1. Приведенные данные показывают, что по полевой всхожести семян мутанты и исходные формы почти не отличаются друг от друга. При рентгенооблучении всхожесть семян у разных вариантов изменяется различно. Доза 20 кр была летальна для сорта Безостая 1 и полублетальна — для мутантов скверхед с белым и красным колосом. То есть эти мутанты по чувствительности всхожести семян занимают промежуточное положение между исходными сортами Алты-Агач и Безостая 1. Достоверное снижение всхожести семян при дозе 20 кр наблюдается и у мутанта 167 /61,0%/ при всхожести исходного сорта Эритролеукон 12 73,3%. Всхожесть контрольных семян — 92,5 и 96,7% соответственно. Наибольшее снижение всхожести семян при дозе 15 кр, наблюдаемое у всех мутантов, составило 9,4 — 16,5%, а у исходного сорта Безостая 1 — 29,1%.

По выживаемости растений наибольшей радиостойчивостью к дозе 20 кр обладают мутанты № 167, 170 и исходный сорт Эритролеукон 12. Наиболее радиочувствительными оказались мутант скверхед с белым колосом и исходный сорт Алты-Агач, у которых снижение выживаемости составило 57,7 — 58,5%, у скверхед с красным колосом оно равнялось 43,2%; по выживаемости растений к дозе 15 кр заметных различий между вариантами опыта не наблюдалось.

Сравнительное изучение динамики роста показало, что в контроле мутанты по высоте растений значительно отличаются от исходных сортов /табл. 2/. Мутанты гибридной комбинации Алты-Агач X Безостая 1 в период трубкования превосходят исходные формы, в периоды же колошения и созревания они уступают материнскому сорту Алты-Агач, имея почти одинаковую с отцовским сортом высоту растений. Высота растений мутантов в период созревания составила 72,1 и 79,5 см, при высоте растений исходных сортов 72,4 и 96,0 см.

Мутанты сорта Эритролеукон 12 являются высокорослыми, они

Всхожесть семян и выживаемость растений пшеницы при рентгенооблучении

Таблица 1

Исходные сорта и мутанты	Всхожесть семян, %					Выживаемость растений, %				
	к	5	10	15	20	к	5	10	15	20
Алты-Агач	87,1±1,9	92,0±1,5	91,4±1,6	85,0±2,0	57,7±2,8	77,0±2,8	84,1±2,1	88,7±2,0	74,6±2,7	20,5±3,0
Мутант Сквер-хед БК	92,1±1,5	93,3±1,4	92,3±1,5	82,7±2,1	35,7±2,7	83,9±2,1	79,3±2,4	87,4±2,0	71,4±2,8	26,2±4,2
Мутант Сквер-хед КК	83,3±2,4	84,3±2,1	71,3±2,6	73,0±2,6	43,0±2,8	82,0±2,7	81,8±2,4	80,1±2,7	76,3±2,8	38,8±2,8
Безостая 1	92,1±1,7	88,0±1,8	88,7±1,8	63,0±2,7	-	82,8±2,4	75,7±2,4	84,6±2,1	64,5±3,4	-
Эритролеу-кон 12	96,7±1,1	96,3±1,0	94,3±1,3	93,3±1,4	73,3±2,5	93,1±1,6	89,3±1,8	81,2±2,3	74,0±2,6	68,6±3,1
Мутант 167	92,5±1,6	93,3±1,4	91,7±1,5	76,0±2,4	61,0±2,8	85,6±1,6	90,0±1,7	81,8±2,3	74,0±2,6	60,7±3,6
Мутант 170	92,8±1,7	96,7±3,2	96,7±3,2	81,3±2,2	76,0±2,4	83,6±1,6	82,8±2,2	80,3±2,3	72,5±2,8	57,9±3,2

то высоте растений во все периоды превосходили исходный сорт. При рентгенооблучении у мутантов по сравнению с исходными сортами наблюдается значительное снижение высоты растений. Наибольшее снижение высоты растений при дозе 15 кр отмечено у скверхедных мутантов с красным и белым колосом — на 9,9 — 18,9%.

При дозе 20 кр мутанты и исходный сорт Алты-Агач по высоте растений в периоды трубкования и колошения различаются между собой незначительно (указанная доза была летальна для отцовского сорта Безостая 1). По высоте растений наибольшей радиочувствительностью к дозе 20 кр обладают мутанты № 167 и 170, у которых уменьшение высоты растений составило 25,3 — 28,3%.

Результаты анализа элементов урожая мутантов и исходных форм показали значительную депрессию в развитии всех проанализированных признаков (табл. 3). Высота растений и продуктивная кустистость в большей мере, чем остальные признаки, подвержены влиянию факторов внешней среды. Притом депрессия продуктивной кустистости растений была различной у мутантов и их исходных сортов. В среднем, все мутанты показали снижение продуктивной кустистости после облучения в дозе 20 кр на 23,7 — 46,4, а исходные сорта на 4,5—37,5%.

Из данных табл. 3 видно, что радиоустойчивость мутантов и исходных сортов по ряду признаков (величина колоса, число колосков и зерен) оказалась очень высокой. Это связано с тем, что указанные признаки более или менее постоянно воспроизводятся из поколения в поколение. Однако и по радиоустойчивости этих признаков мутанты значительно отличаются от исходных сортов. Снижение числа зерен в колосе при дозе 20 кр составило у мутантов скверхед с белым и красным колосом 23,9 — 29,1%, у мутантов № 167 и 170 — 24,8 — 33,4%, а у исходных сортов — 33,4 и 11,6% соответственно.

По показателю веса зерна с колоса мутанты превосходят исходные сорта: Алты-Агач на 9,2 — 41,5 и Эритролеукон 12 на 8,6 — 10,8%. Рентгенооблучение в дозе 20 кр приводит к снижению продуктивности у мутантов на 35,9 — 38,8 и 26,3 — 33,9%, а у исходных сортов — на 51,6 и 22,6%. То есть по продуктивности растений мутанты гибридной комбинации Алты-Агач х Безостая 1 оказались более радиоустойчивыми, а мутанты сорта Эритролеукон 12 менее радиоустойчивыми, чем исходные сорта.

Полученные нами результаты показывают, что устойчивость к действию радиации среди мутантов и их исходных форм на разных стадиях жизни растений и по анализируемому признаку может меняться.

Измененная реакция индуцированных мутантов на облучение показывает, что радиоустойчивость организма к облучению зависит от его генотипических особенностей и что мутация одного гена может изменить норму реакции организма на факторы внешней среды.

Можно предположить также, что гены, контролирующие морфологические признаки и определяющие фенотип мутантов, обладают плейотропным эффектом, контролируя в это же время особенности клетки, влияющие на радиочувствительность /10/. Высокая степень плейотропии индуцированных мутаций отмечается и в других исследованиях /18 — 20/. При возникновении мутаций в результате плейотропного

Таблица 2

Динамика роста растений пшеницы при рентгенооблучении

Исходные сорта и мутанты	Доза облучения, кр														
	К			5			10			15			20		
	трубко- вание	колоше- ние	созре- вание	трубко- вание	коло- шение	созре- вание	трубко- вание	колоше- ние	созре- вание	трубко- вание	коло- шение	созре- вание	трубко- вание	колоше- ние	созре- вание
Алты- Агач	20,2 $\pm$ 0,8	81,1 $\pm$ 1,2	96,0 $\pm$ 0,9	27,4 $\pm$ 0,3	82,8 $\pm$ 0,8	90,8 $\pm$ 0,8	23,0 $\pm$ 0,6	78,7 $\pm$ 1,0	90,6 $\pm$ 1,1	17,2 $\pm$ 0,6	72,9 $\pm$ 2,0	96,5 $\pm$ 1,3	13,0 $\pm$ 0,3	41,8 $\pm$ 3,6	71,0 $\pm$ 2,2
Мутант Скверхед БК	34,6 $\pm$ 1,4	70,5 $\pm$ 1,8	72,1 $\pm$ 1,7	29,0 $\pm$ 1,2	70,4 $\pm$ 1,1	69,7 $\pm$ 0,5	26,3 $\pm$ 0,7	66,2 $\pm$ 0,9	70,5 $\pm$ 1,0	21,7 $\pm$ 0,6	62,5 $\pm$ 0,9	65,0 $\pm$ 1,4	14,6 $\pm$ 0,4	40,4 $\pm$ 2,6	77,1 $\pm$ 0,9
Мутант Скверхед КК	35,4 $\pm$ 0,9	78,2 $\pm$ 0,8	79,5 $\pm$ 1,1	34,3 $\pm$ 0,8	78,1 $\pm$ 0,9	79,3 $\pm$ 0,8	26,3 $\pm$ 0,9	67,8 $\pm$ 0,8	65,1 $\pm$ 0,1	23,0 $\pm$ 0,8	61,2 $\pm$ 1,4	64,5 $\pm$ 0,9	15,0 $\pm$ 0,7	43,0 $\pm$ 2,8	56,7 $\pm$ 1,5
Безостая 1	28,3 $\pm$ 0,7	64,9 $\pm$ 0,9	72,4 $\pm$ 1,0	29,0 $\pm$ 0,7	73,9 $\pm$ 1,6	72,1 $\pm$ 0,1	28,0 $\pm$ 0,6	66,3 $\pm$ 0,8	61,6 $\pm$ 1,2	24,0 $\pm$ 0,1	69,0 $\pm$ 1,8	75,3 $\pm$ 1,3	-	-	-
Эритро- леукон 12	31,7 $\pm$ 0,7	81,1 $\pm$ 0,3	82,3 $\pm$ 0,7	31,1 $\pm$ 0,6	94,9 $\pm$ 2,3	95,8 $\pm$ 0,2	30,7 $\pm$ 1,6	88,1 $\pm$ 0,9	89,0 $\pm$ 0,3	17,7 $\pm$ 0,8	71,5 $\pm$ 1,2	72,6 $\pm$ 0,1	18,0 $\pm$ 0,6	77,2 $\pm$ 1,1	82,8 $\pm$ 1,4
Мутант 167	35,7 $\pm$ 0,7	99,3 $\pm$ 0,7	97,5 $\pm$ 1,2	35,0 $\pm$ 0,6	99,2 $\pm$ 1,5	98,8 $\pm$ 1,4	31,3 $\pm$ 0,9	87,9 $\pm$ 1,3	95,0 $\pm$ 1,1	24,3 $\pm$ 0,8	80,7 $\pm$ 1,7	87,0 $\pm$ 1,6	19,3 $\pm$ 0,8	72,4 $\pm$ 1,1	72,8 $\pm$ 1,5
Мутант 170	35,4 $\pm$ 1,3	97,4 $\pm$ 1,7	102,4 $\pm$ 1,0	34,9 $\pm$ 0,7	98,3 $\pm$ 0,7	96,6 $\pm$ 0,2	23,0 $\pm$ 0,8	74,8 $\pm$ 1,5	78,6 $\pm$ 1,5	18,3 $\pm$ 0,9	70,2 $\pm$ 2,4	87,3 $\pm$ 1,5	15,0 $\pm$ 0,9	60,4 $\pm$ 2,6	72,5 $\pm$ 0,3

Таблица 3

Продуктивность растений пшеницы при рентгенооблучении

Исходные сорта и мутанты	Доза облучения, кр	Продуктивная кустистость	Длина колоса, см	Число колосков, шт.	Число зерен в колосе, шт.	Вес зерна с одного колоса	
						г	%
Алты-Агач	K	2,4 $\pm$ 0,2	10,1 $\pm$ 0,1	14,9 $\pm$ 0,1	30,2 $\pm$ 0,6	1,30 $\pm$ 0,03	100
	5	1,9 $\pm$ 0,2	9,8 $\pm$ 0,1	14,1 $\pm$ 0,2	29,4 $\pm$ 0,1	1,33 $\pm$ 0,03	102,3
	10	2,3 $\pm$ 0,2	9,6 $\pm$ 0,1	14,5 $\pm$ 0,2	29,3 $\pm$ 0,1	1,32 $\pm$ 0,1	101,5
	15	2,5 $\pm$ 0,2	10,5 $\pm$ 0,2	15,1 $\pm$ 0,2	29,8 $\pm$ 1,1	1,20 $\pm$ 0,08	92,3
	20	1,5 $\pm$ 0,1	8,7 $\pm$ 2,8	12,3 $\pm$ 1,2	20,0 $\pm$ 0,5	0,83 $\pm$ 0,08	48,4
Мутант Скверхед БК	K	2,0 $\pm$ 0,1	5,0 $\pm$ 0,1	12,2 $\pm$ 0,3	30,2 $\pm$ 1,3	1,42 $\pm$ 0,01	100
	5	3,0 $\pm$ 0,2	5,9 $\pm$ 0,1	12,2 $\pm$ 0,3	33,3 $\pm$ 0,1	1,51 $\pm$ 0,05	106,3
	10	1,9 $\pm$ 0,2	6,4 $\pm$ 0,1	13,7 $\pm$ 0,2	36,7 $\pm$ 0,9	1,68 $\pm$ 0,04	119,0
	15	2,1 $\pm$ 0,2	6,2 $\pm$ 0,2	15,1 $\pm$ 0,3	34,2 $\pm$ 1,8	1,43 $\pm$ 0,4	100,7
	20	1,5 $\pm$ 0,2	5,2 $\pm$ 0,1	12,2 $\pm$ 0,4	23,0 $\pm$ 1,8	0,87 $\pm$ 0,05	61,2
Мутант Скверхед КК	K	2,8 $\pm$ 0,2	6,8 $\pm$ 0,1	14,6 $\pm$ 0,3	46,8 $\pm$ 1,4	1,84 $\pm$ 0,08	100
	5	2,7 $\pm$ 0,1	6,7 $\pm$ 1,3	15,6 $\pm$ 0,2	46,0 $\pm$ 1,3	1,76 $\pm$ 0,08	95,8
	10	1,7 $\pm$ 0,1	6,2 $\pm$ 0,1	14,7 $\pm$ 0,3	42,4 $\pm$ 1,2	1,60 $\pm$ 0,05	81,5
	15	2,3 $\pm$ 0,2	6,0 $\pm$ 0,1	14,2 $\pm$ 0,2	37,2 $\pm$ 1,4	1,22 $\pm$ 0,55	66,3
	20	1,3 $\pm$ 0,1	6,2 $\pm$ 0,2	14,7 $\pm$ 0,3	33,2 $\pm$ 1,5	1,18 $\pm$ 0,05	64,1
Безостая 1	K	2,4 $\pm$ 0,1	8,1 $\pm$ 0,1	13,2 $\pm$ 0,1	36,8 $\pm$ 0,07	1,57 $\pm$ 0,4	100
	5	2,8 $\pm$ 0,1	7,7 $\pm$ 0,2	13,5 $\pm$ 0,3	34,0 $\pm$ 0,1	1,52 $\pm$ 0,04	96,8
	10	2,1 $\pm$ 0,2	7,4 $\pm$ 0,1	13,3 $\pm$ 0,3	32,9 $\pm$ 0,1	1,42 $\pm$ 0,04	90,4
	15	3,1	-	-	-	-	-
	20	-	-	-	-	-	-
Эритролеу-кон 12	K	2,2 $\pm$ 0,1	8,8 $\pm$ 0,1	15,1 $\pm$ 0,2	38,1 $\pm$ 1,2	1,86 $\pm$ 0,06	100
	5	3,8 $\pm$ 0,2	1,9 $\pm$ 0,1	16,2 $\pm$ 0,3	41,1 $\pm$ 0,9	1,92 $\pm$ 0,06	193,2
	10	2,7 $\pm$ 0,2	8,1 $\pm$ 0,2	14,6 $\pm$ 0,2	34,7 $\pm$ 1,0	1,89 $\pm$ 0,05	90,8
	15	2,8 $\pm$ 0,1	8,6 $\pm$ 0,05	15,1 $\pm$ 0,1	32,4 $\pm$ 1,0	1,42 $\pm$ 0,5	76,3
	20	2,1 $\pm$ 0,1	8,9 $\pm$ 0,2	15,3 $\pm$ 0,3	33,7 $\pm$ 0,6	1,44 $\pm$ 0,1	74,4
Мутант 167	K	2,9 $\pm$ 0,2	9,7 $\pm$ 0,3	17,0 $\pm$ 0,2	42,3 $\pm$ 0,1	2,02 $\pm$ 0,1	100
	5	2,7 $\pm$ 0,2	9,7 $\pm$ 0,4	17,3 $\pm$ 0,1	42,4 $\pm$ 0,9	1,98 $\pm$ 0,05	98,0
	10	2,8 $\pm$ 0,2	10,0 $\pm$ 0,2	18,4 $\pm$ 0,2	40,2 $\pm$ 0,1	2,32 $\pm$ 0,1	114,3
	15	2,3 $\pm$ 0,2	8,9 $\pm$ 0,2	16,2 $\pm$ 0,4	32,3 $\pm$ 0,2	1,45 $\pm$ 0,08	71,3
	20	2,3 $\pm$ 0,1	8,9 $\pm$ 0,2	16,3 $\pm$ 0,3	31,8 $\pm$ 1,8	1,49 $\pm$ 0,1	73,7
Мутант 170	K	3,4 $\pm$ 0,2	9,0 $\pm$ 0,2	2,01 $\pm$ 0,2	45,8 $\pm$ 0,2	2,06 $\pm$ 0,1	100
	5	2,9 $\pm$ 0,2	8,7 $\pm$ 0,1	19,3 $\pm$ 0,2	47,6 $\pm$ 1,0	2,12 $\pm$ 0,04	102,9
	10	1,9 $\pm$ 0,2	7,1 $\pm$ 0,3	18,9 $\pm$ 1,5	38,9 $\pm$ 1,5	1,84 $\pm$ 0,02	79,8
	15	2,6 $\pm$ 0,2	8,9 $\pm$ 0,2	17,8 $\pm$ 0,4	36,0 $\pm$ 1,5	1,45 $\pm$ 0,05	70,3
	20	2,4 $\pm$ 0,2	8,3 $\pm$ 0,2	17,0 $\pm$ 0,5	30,5 $\pm$ 1,8	1,36 $\pm$ 0,02	68,1

действия мутировавших генов, наряду с изменениями в морфологических признаках, вызываются изменения также в физиологических особенностях клетки, вследствие чего изменяется радиочувствительность мутантов.

Имеются сведения о повышенном уровне спонтанной мутабельности соматических клеток потомков облученных животных. Была установлена неполноценность таких особей по показателям жизнеспособности: средней продолжительности жизни, устойчивости к повреждающим факторам нелучевой природы, к общей радиочувствительности. Клетки животных, гетерозиготные по индуцированным мутациям, оказались более мутабельными по сравнению с клетками контрольных особей, то есть менее полноценными и по критерию радиочувствительности генетического аппарата /21/.

Мутанты, возникающие при воздействии различными мутагенными факторами, представляют собой новые генотипы по сравнению с исходной формой и отличаются от последней не только по морфологическим признакам, но и нормой реакции на условия внешней среды, то есть пределы возможной изменчивости генотипа.

Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о том, что нарушения геномного, хромосомного, а возможно, и генного баланса клеток приводят к увеличению их генетической радиочувствительности. Является ли это результатом большей первичной повреждаемости или меньшей восстановительной способности этих клеток, пока решить трудно. Однако сам факт повышенной радиочувствительности организмов, несущих груз индуцированных мутаций, несомненно важен для понимания роли генетических нарушений при биологическом действии излучений.

V. A. Avakian, J. H. Shakaranian, A. Z. Hakopian

THE RADIOSENSITIVITY OF EXPERIMENTALLY INDUCED MUTANTS OF SOFT WINTER WHEAT

S u m m a r y

It was shown that the resistance of wheat mutants and initial forms to irradiation varies in different ways, depending on the developmental stage of the plants. The variation of the mutant responses to irradiation indicates that the radiosensitivity of the organism depends on its genotypic characters.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Сидорова К. К., Калинина Н. П., Ужинцева Л. П. Сравнительное изучение радиочувствительности и мутабельности у разных сортов гороха при гамма-облучении. Генетика, № 37, 1967.

2. Lamprecht H. Röntgen-Empfindlichkeit und genotypische Konstitution *leci pisum*. *Agri.hort.genet.*, 14, N 4, 1965.
3. Gelin O., Ehrenberg L., Blixt S. Genetically conditioned influences on radiation sensitivity in peas. *Agri.hort.denet.*, 16, N 1-2, 78, 1958.
4. Валева С. А. О действии γ - лучей и нейтронов на сухие семена сельскохозяйственных растений. *Биофизика*, 5, № 3, 362, 1960.
5. Иванов Я. И., Куликов Б. Н., Реакция разновидностей и сортов пшеницы и ячменя на облучение радиоактивным кобальтом. *Цитология*, 2, № 6, 736, 1960.
6. Домарева И. П. Генетическая радиочувствительность мышей разных линий. *Радиобиология, информ. бюллетень*, 15, 117, 1973.
7. Соффер В. В. Молекулярные механизмы мутагенеза. М., "Наука", 1969.
8. Rhoades M. The genetic control of mutability in maize. "Cold.sprng Harbor sympos.", 9, 138-144, 1944.
9. Demerec M. Unstable genes in *Drosophila*. "Cold. spring Harbor sympos.", 9, 145-150, 1944.
10. Сидорова К. К., Хвостова В. В., Калинина Н. П. Радиочувствительность индуцированных мутантов гороха. *Генетика*, 5, № 4, 5, 1969.
11. Лысков В. Н., Конотоп А. И. Первый опыт изучения хромосомных перестроек у химических и радиационных мутантов кукурузы. *Тр. Кишиневского с.-х. ин-та*, 45, 177, 1966.
12. Дубинин Н. П. О некоторых вопросах современной теории мутации. *Генетика*, 7, 1966, 3-70.
13. Ауэрбах Ш. Роль мутагенной специфичности в получении мутаций. *Генетика*, 1, 1966.
14. Шкварников П. К. Современные задачи исследований по экспериментальному изучению и практическому использованию мутаций у растений. *Генетика*, 6, 1966, 7-19.
15. Хвостова В. В. Методические вопросы применения излучения и других мутагенных факторов в селекции растений. В кн.: *Современные проблемы радиационной генетики*. М., Атомиздат, 1969, 302-312.
16. Енкен В. Б. Роль сорта при использовании в селекции радиации и химических мутагенов. В сб.: *Радиация и селекция растений*. М., Атомиздат, 1965, 50 - 59.
17. Сидорова К. К. Влияние химических мутагенов и гамма-лучей на мутационную изменчивость у разных сортов гороха. В сб.: *Специфичность химического мутагенеза*. М., "Наука", 1968, 204-216.
18. Сидорова К. К. Изучение генетической природы индуцированных мутантов гороха. *Генетика*, 6, 1968, 13-21.
19. Мюнтцинг А. *Генетика общая и прикладная*. М., "Мир", 1967.
20. Найлен Р. А. Природа индуцированных мутаций у высших растений. *Генетика*, 3, 1967, 3-15.
21. Воробцова И. Е., Климович В. Б., Китаев Э. М. Частота хромосомных aberrаций в клетках печени крыс, гетерозиготных по радиоиндуцированным мутациям. *Радиобиология, информ. бюллетень*, 15, 119, 1973.