

CA 99501212
CN 99501212

CA 99501212

高等植物组织的放射性

THE RADIOSENSITIVITY OF HIGHER PLANTS

(in Chinese)



原子能出版社

中国科学院情报中心

China Nuclear Information Centre



冯志杰：中国农业科学院原子能利用研究所副研究员。1981年毕业于河北农业大学农学系，1985年获中国农业科学院研究生院植物遗传育种专业硕士学位。

Feng Zhijie, Associate professor of Institute for Application of Atomic Energy, the Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS). Graduated from Agronomy Department of Hebei Agricultural University in 1981 and received a master degree in plant genetic breeding at the Graduate School of CAAS in 1985.

CNIC-00666

CSNAS-0063

高等植物的辐射敏感性^{*}

冯志杰

(中国农业科学院原子能利用研究所,北京)

摘 要

通过系统综述有关高等植物辐射敏感性研究的文献报道,归纳出了植物辐射敏感性研究的一般结论:不同种类的植物之间、同种植物的不同品种之间以及同一植物的不同组织、器官之间的辐射敏感性均存在明显差异;引起植物种间辐射敏感性差异的内在原因主要有细胞核体积、染色体体积、DNA 含量、内生保护剂,而品种间的辐射敏感性差异与 DNA 损伤的自身修复力和一些生物分子的化学基团(如蛋白质分子的巯基-SH 等)有关;水分、氧气、温度以及辐射保护剂和敏化剂是影响植物辐射敏感性的几个重要的外界因素。多靶模型和 Chadwich-Leenhouts 模型是两个较为理想的定量描述植物辐射敏感性的数学模型,但后者具有更明确的生物学意义。

* 由中国原子能农学会供稿。

THE RADIOSENSITIVITY OF HIGHER PLANTS

(In Chinese)

Feng Zhijie

(INSTITUTE FOR APPLICATION OF ATOMIC
ENERGY, CHINESE ACADEMY OF AGRICULTURAL
SCIENCES, BEIJING, CHINA)

ABSTRACT

The general views on radiosensitivity of higher plants have been induced from published references. The radiosensitivity varies with species, varieties and organs or tissues. The main factors of determining the radiosensitivity in different species are nucleus volume, chromosome volume, DNA content and endogenous compounds. The self-repair ability of DNA damage and chemical group of biological molecules, such as-SH thiohydroxy of proteins, are main factors to determine the radiosensitivity in different varieties. The moisture, oxygen, temperature radiosensitizer and protector are important external factors for radiosensitivity. Both the multiple target model and Chadwick-Leenhouts model are ideal mathematical models for describing the radiosensitivity of higher plants and the latter has more clear significance in biology.

植物的辐射敏感性在放射植物学和植物辐射诱变育种工作中具有重要的理论和实践意义。国内外学者对此做了大量研究,并在许多方面取得了令人满意的进展,如对不同种类植物辐射敏感性表现、不同品种之间、不同组织器官之间辐射敏感性差异以及影响植物辐射敏感性的各种因素等都有了明确的认识,但仍有一些问题,如辐射敏感性差异的机制等有待进一步深入研究。

本文对高等植物辐射敏感性有关的一些基本问题作了综合评述,在考查了大量研究文献的基础上,作出了一般性结论。

1 不同种类植物的辐射敏感性

早在本世纪初,人们就注意到不同种类植物的辐射敏感性存在着明显的差异。Kornik(1904, 1905)发现,不论是用 X 射线还是用 γ 射线辐照,十字花科植物较耐辐射,禾本科植物次之,豆科植物对辐射较为敏感。这是关于不同种类植物辐射敏感性的最经典的研究。之后,Johnson 对 50 个科中的 100 多种植物的辐射敏感性作了比较^[1],Gustafsson 研究了若干种农作物的辐射敏感性^[2],Sparrow 及其同时代的放射生物学家在 50 和 60 年代对植物的辐射敏感性作了系统的研究^[3-5]。他们对玉米 (*Zea mays*)、大花延龄草 (*Trillium grandiflorum*)、岩生景天 (*Sedum rupestratum*) 等 16 个植物种的辐射敏感性作了比较研究,发现对辐射最敏感的植物种是大花延龄草,其 LD_{100} 仅 0.15C/kg,最迟钝的植物种为岩生景天,其 LD_{100} 都高达 19.35C/kg。二者相差 125 倍之多^[5]。Osborne 和 Lunden^[6]采用 LD_{50} 指标,对 12 个植物种的辐射敏感性的研究取得了与 Sparrow 等一致的结果。并且指出,如果在控制水分等条件下,一个植物种的辐射敏感性是个常数。许多其他研究结果也与 Sparrow 等的结果一致,大多支持他们的观点。Al-Rubeai^[7]通过对两个野生和两栽培种的菜豆 (*Phaseolus*) 的辐射敏感性的研究,不仅观察到不同种间的差异,而且还发现野生种较栽培种耐辐射。

从染色体倍性水平研究不同种类植物的辐射敏感性也是一个重要的方面。Smith^[8]对二倍体、四倍体和六倍体小麦和燕麦,二倍体和四倍体大麦以及玉米、黑麦等不同倍性的植物的辐射敏感性研究表明,染色体倍性水平高的植物种较耐辐射,而倍性水平低的植物种对辐射较为敏感。Yamagata 及其同事^[9]、Miller 等^[10]、Ukai^[11]等的研究亦得到与上述一致的结论。然而, Mortimer^[12]在对不同倍性的酵母菌 (*Saccharomyces cerevisiae*) 研究中观察到以下结果:二倍体较单倍体耐辐射,但超过四倍体水平时,其耐辐射性又开始下降。造成与上述结论相悖的原因可能是由于酵母菌 (*S. cerevisiae*) 等低等生物与高等植物本质上的差别所致。低等生物的辐射敏感性不属本文讨论的范畴。关于不同种类植物和不同倍性水平植物的辐射敏感性的研究报道很多,结论大多一致。

植物辐射敏感性差异不仅表现在不同植物种间,即使遗传上相近的同一个种内的不同品种之间也存在着差异。品种辐射敏感性也是辐射育种家最为关心的问题之一,因为它与辐射诱变效果有着密切的联系^[13]。Smith 肯定了三个一粒小麦 (*Triticum monococcum*) 品种辐射敏感性的不同^[14]。之后,品种辐射敏感性的研究在大麦、水稻、小麦、豌豆、大豆、花生等作物均有报道。其中,Ukai 等根据畸变细胞率和幼苗高度损伤程度将供试的 27 个大豆品种的辐射敏感性分为敏感型和迟钝型两类^[15];Soriano^[16]和 Inoue^[17]用苗高半致矮剂

量(HD₅₀)分别把水稻和大麦的品种辐射敏感性分为敏感型、中间型和迟钝型三类;冯志杰等应用 Fuzzy 聚类分析方法,把苗高损伤,存活率和籽粒产量等多种辐射敏感性生物学指标综合在一起,对普通小麦和大麦品种辐射敏感性研究发现,大麦、小麦品种辐射敏感性可分为极敏感型、敏感型、中间型、迟钝型和极迟钝型五类^[13,16],同时还在小麦上发现,辐射突变品种较耐辐射,地方品种次之,杂交重组品种对辐射较为敏感。Conger 采用 γ 射线和中子辐照,对玉米自交系及其杂种的辐射敏感性研究表明,自交系间辐射敏感性差异可达 2 倍;杂种特别是双交种比较耐辐射^[19]。这与其杂种优势有关。

2 不同器官、组织的辐射敏感性

同一植物的不同组织或器官的辐射敏感性的差异是植物辐射敏感性的另一个重要方面。许多研究表明,植物的根对辐射比叶敏感。林音等^[20]对菊花不同器官辐射敏感性的研究发现,各器官辐射敏感性差异十分显著,最大相差 20 倍左右,辐射敏感性强弱依次为叶 > 茎 > 愈伤组织 > 丛生芽 > 生根小苗 > 扦插枝条 > 种子。Cattel^[21]以小麦为材料所作的研究表明,如果将胚芽鞘的辐射敏感性作为 1,则叶子的辐射敏感性为 6,根的辐射敏感性则高达 16~18。不同器官的辐射敏感性差异还表现在生殖器官与营养器官之间。研究表明,植物的生殖器官较营养器官敏感。这与其细胞的分化程度有关^[22]。

至于不同组织之间的辐射敏感性差异,一般来说,分生组织的辐射敏感性大于较老的组织的辐射敏感性,这是由于分生组织的生理活动处于较活跃状态,特别是作为靶分子的 DNA 处于复制等代谢过程,受射线辐照后易于产生各种辐射损伤。另一方面,植物组织或细胞的辐射敏感性与其分化程度密切相关。一般认为,营养组织或细胞的辐射敏感性与其分化程度成反比,分化程度愈低,对辐射愈敏感^[22]。

在细胞方面,Sax 和 Swanson 对紫鸭跖草的研究表明,小孢子母细胞对辐射最为敏感,小孢子次之,根尖分生细胞较耐辐射^[23]。卵母细胞与花粉虽然均为生殖细胞,但前者对辐射更为敏感。

在细胞内,不同细胞器之间也存在辐射敏感性差异。细胞核辐射敏感性高于其他细胞器的辐射敏感性,这是由于靶分子 DNA 存在于细胞核,是射线击中的“目标”^[23]。在细胞器中,细胞核与辐射敏感性高度相关^[3~5,24]的事实又反过来证明了 DNA 是辐射的靶分子的理论。

一些学者还对植物不同生育时期的辐射敏感性作了研究。Davies^[25]用 10~20 Gy 的 γ 射线照射 4~6 叶的小麦和大麦,发现该剂量可使 4~6 叶龄的小麦或大麦致死。但用相同的剂量在晚些时期照射,二者均可存活下来。Petry 发现,许多植物种子在吸胀过程中,其辐射敏感性提高,开始萌发时的辐射敏感性则更高。Schwarz 的研究表明,发了芽的种子的辐射敏感性比干种子高 30 倍。这些研究均表明,不同生育时期或不同生理状态的植物辐射敏感性存在差异。

此外,不同的生物学指标对辐射的反应也是不同的。例如,在相同的条件下,大麦、小麦的 LD₅₀(半致死剂量)、HD₅₀(苗高半致矮剂量)和 YD₅₀(使籽粒产量下降 50%的剂量)具有下述关系:YD₅₀<LD₅₀<HD₅₀,即籽粒产量对辐射最敏感,存活率次之,苗高较前二者迟钝^[13,16]。

3 引起辐射敏感性差异的内在原因

关于造成不同植物辐射敏感性差异的内在原因,许多学者作了探索和研究,并提出了各种假说,这些假说归纳起来有以下几种:

3.1 核体积或染色体体积学说

Sparrow 等基于放射生物学中的靶理论和他们的研究结果,认为引起植物辐射敏感性差异的内在原因是由于间期细胞核体积(INV)和染色体体积(ICV)不同所致:染色体体积与核体积愈大,该植物种对辐射就愈敏感^[3-5,26]。这一理论被 Rudolph^[27,28]及 Capella 等^[29]人在裸子植物上得到证实。其他一些学者亦在不同植物上得出一致的结论。核体积或染色体体积学说是建立在辐射生物学的靶理论基础上的,而 Epstein 证明,DNA 分子是辐射的直接靶分子。因此,核体积和染色体体积学说很快为大多数人所接受。但是,该理论只能解释造成植物种之间辐射敏感性差异的原因,而对遗传上非常相近的同一植物内不同品种之间的辐射敏感性差异则难以用该理论来解释。因为同一种内的不同品种的核体积或染色体体积的差异很小。

3.2 DNA 含量、碱基组成及 DNA 损伤修复能力

DNA 是辐射的靶分子,这一观点早已被大多数人所接受。因此,放射生物学家在探索造成植物辐射敏感性差异的原因时,常常注意到对 DNA 含量、DNA 的碱基组成等特性的研究。

Sparrow 等^[30]对病毒、细菌和高等植物以及 Katayama 等^[31]对高等植物的研究表明,DNA 含量高的生物对辐射敏感,而 DNA 含量低的物种对辐射较为迟钝。同核体积或染色体体积学说一样,DNA 含量学说也只能解释分类地位差异较大时的情形(如种间或属间的辐射敏感性差异)。无论是核体积或染色体体积,还是 DNA 含量,它们都不是造成品种辐射敏感性差异的内在原因^[17]。

值得注意的是,植物细胞 DNA 的碱基组成与其辐射敏感性有密切关系。GC 含量比率愈高,植物对辐射愈敏感^[32]。但也有人提出相反的观点,即认为 AT 含量比率愈高,对辐射愈敏感^[33]。由此可见,DNA 碱基组成与辐射敏感性尚待进一步研究证实。

冯志杰等通过研究不同辐射敏感性的小麦品种在射线辐照后 DNA 损伤修复能力发现,迟钝品种的 DNA 辐射损伤的自身修复能力高于敏感的品种,因而较耐辐射,并依此提出造成同一植物种内不同品种辐射敏感性差异的主要原因是 DNA 修复能力差异所致^[13]。Inoue 等^[17]认为由遗传结构控制的辐射损伤修复能力的不同是引起品种辐射敏感性差异的一个重要原因。

还有人认为,植物品种辐射敏感性是由基因控制的。Ukai 根据对大豆品种辐射敏感性研究认为,大豆品种辐射敏感性是由一对基因 Rg-rg 控制的^[15],Blüx 在豌豆上也得到类似的结果^[34]。Rubeai 和 Godward 则认为菜豆品种辐射敏感性属数量性状遗传,是由微效多基因与主效基因共同控制的^[35]。

3.3 细胞膜假说

有人认为,辐射对细胞膜系统,包括细胞内膜、核膜、线粒体膜、叶绿体膜、溶酶体膜等引起的损伤,可导致细胞膜的选择透性改变或被破坏,细胞间的物质交换或转移发生紊乱,从而造成细胞代谢不平衡,最终导致细胞死亡。Bacq 和 Alexander 用细菌所做的实验

表明,辐射使酶从亚细胞颗粒释放是由辐射对膜的损伤引起的^[36]。在高等植物方面, Hayashi 等^[43]报道,射线照射可以改变马铃薯细胞膜的透性,使细胞内的电解质大量渗出。因此,不同生物种细胞膜结构上的差异也可能是造成辐射敏感性差异的原因之一。但对于高等植物这方面的报道尚少。上述假说需要得到更多的直接实验证据的支持。

3.4 化学基团假说

生物体中某些化学基团与其辐射敏感性也有密切的关系,在这些化学基团中,巯基(-SH)便是一个典型的例子。Bacq^[36,37]用动物细胞和细菌为材料所做的研究表明,巯基(-SH)含量愈高,就愈耐辐射,巯基(-SH)具有辐射保护作用。与巯基(-SH)相类似,二硫键(-S-S-)也有辐射保护作用。胱氨酸和半胱氨酸的辐射保护作用就是由于其二硫键(-S-S-)和巯基(-SH)等基团的缘故。尽管目前尚未见到对高等植物体内的巯基(-SH)或二硫键(-S-S-)与其辐射敏感性关系的研究报道,但利用胱氨酸、半胱氨酸作外保护剂减轻植物辐射损伤的研究报道很多。

3.5 内生代谢物与辐射敏感性的关系

人们很早就注意到十字花科对辐射具有较高的耐性,以后的研究证明,十字花科植物对辐射的耐性与其体内含有丰富的芥子碱有关。顾瑞琦^[30]报道了从油菜籽中提取的芥子碱纯品能减轻X射线对麦芽生长的抑制作用。除芥子碱外,脱落酸(ABA)和乙烯等生理活性物质均有辐射保护作用^[39,40]。Cooke^[39]曾根据植物体内 ABA 的含量把若干种植物分为耐辐射型、中间型和敏感型三类。

4 影响辐射敏感性的外界因素

许多环境因素,如水分、氧气等均对植物辐射敏感性有显著的影响。

4.1 水分

在照射植物种子时,其水分含量是影响辐射敏感性的重要因素之一,并且也是在实践中容易控制的一个因素。大量的研究表明,水分对辐射敏感性的影响曲线图为一马鞍形曲线,具有两个临界点。也就是说,较高和较低的含水量均可提高植物的辐射敏感性^[41,42]。大麦、小麦、水稻、四季萝卜等作物的两个临界值分别为12%左右和18%左右,油菜则为5%左右和8%左右。种子含水量在两个临界值之间时,其辐射敏感性最小,含水量低于下限或高于上限时,辐射敏感性增强。当然,两个临界值不仅因植物种类不同而异,而且在同一种内的不同品种亦有差异。水分对辐射敏感性的影响机制分为两个方面:(1)在较低含水量时表现为氧增效^[43,44],即种子内水分相对减少时,氧气含量增加,从而导致辐射损伤增大;(2)高含水量的增敏作用则是由于水分的增加提高了种子的生理活性,易受射线照射损伤。

4.2 氧气

氧气对辐射效应的作用主要是增加辐射损伤,提高辐射敏感性。Ehrenberg 和 Gustafsson 等很早就注意到氧分压对辐射敏感性的影响^[45]。Alper 和 Howard-Flanders^[46]首先提出了描述氧影响辐射敏感性的数学模型

$$S = \frac{m[O_2] + K}{[O_2] + K} S_0$$

式中 S 是氧浓度为 $[O_2]$ 时的敏感性, S_0 为无氧(如在纯 N_2 中)时的敏感性, m 为氧增率

(Oxygen Enhancement Ratio), K 为常数。这一数学模型的建立为辐射敏感性氧增效应的定量研究提供了方便。他们在后来的研究中发现,氧增加辐射效应是通过与电离的靶分子结合而实现的。这些电离的靶分子在无氧条件下可以恢复正常的功能。

关于氧对辐射敏感性的作用机理,一般认为有两个方面:一是氧可以消除原来可与损伤分子相结合的热电子,这种热电子可以通过与损伤分子结合得到修复;另一方面是氧可与生物自由基反应形成自由基过氧化物,而这种过氧化物是一种可引起生物有机体损伤的有害物质。这两种机制均阻断了损伤分子的修复过程,从而增加了辐射损伤程度,即提高了辐射敏感性。也有人认为氧对辐射敏感性的作用是通过与氧敏感部位(Oxygen Sensitive Site, OSS)结合实现的^[47,48],但这种观点与上述解释并不矛盾,在很大程度上具有相似之处。

4.3 温度

温度也是影响辐射敏感性的一个重要因素。多数研究表明,温度对辐射敏感性的作用表现为高温增敏作用^[49]和低温(特别是极低温)的辐射保护作用^[50]。但 Bhaskaran 等^[51]所获得的结果与此不同。他们测定在 110 K 和 300 K 两个温度时烟草、芥菜和葡萄剪股颖(*Agrastis stolonifera*)三种植物的种子产生的自由基,发现 110 K 时测得的自由基较在 300 K 时所测得的自由基高 2~2.5 倍。但是,极低温的辐射保护作用已被有关试验所证实,并被用于辐射育种实践^[50]。

4.4 辐射敏化剂和辐射保护剂

业已证明,咖啡因、胱氨酸、半胱氨酸、ABA、乙烯等许多化学物质均具有辐射保护作用^[38~40,52,53],而另一些化合物(如 AK-2123 等)则具有增敏作用^[54,55]。关于敏化剂和保护剂的增敏机理和保护机理林念芸曾作了综述^[56]。

除了以上提到的几个影响辐射敏感性的因素外,种子的年龄、照射后的贮藏等均对植物的辐射敏感性有影响。

5 辐射敏感性定量研究的数学模型

辐射生物学家曾提出若干数学模型用于定量描述射线剂量与生物辐射损伤之间的关系。数学模型中的某些参数直接反映了被辐照植物的辐射敏感性。这些数学模型曾在许多研究中得到应用。

5.1 多靶多击模型

多靶多击模型是根据辐射击中理论(Hit theory)和靶学说(Target theory)发展起来的一种描述辐射生物学效应的数学模型。击中理论和靶学说的中心思想是:生物体细胞内有许多靶,当生物体被照射时,靶被辐射粒子击中后产生辐射损伤。所以靶的多少(即靶数目)和靶的大小(即靶体积)与辐射敏感性有直接关系。靶的数目愈多、体积愈大,愈容易被辐射击中,因而辐射敏感性愈大。多靶多击模型的一般形式为:

$$S = 1 - (1 - e^{-nD})^n$$

式中 S 为生物体经辐照后某一生物学指标损伤后剩余值与未照射时该生物学指标的预期值之比(如存活率等); n 值即是靶体积,它与剂量有着直接的关系,其数学意义为敏感性系数,直接反映了辐射敏感性的大小; D 为辐照剂量; $k = 1, 2, \dots, n$; n 为一特定的使靶

致死所需的击中次数,简称击中次数; m 为靶数,Zimmer^[57]曾用作图的方法对多靶多击模型进行了分析,其图形在 $n > 1$ 时为S型曲线。

5.2 单击多靶模型

由于多靶多击模型比较复杂,难以拟合,因而在实际应用中受到局限。有人提出用单击多靶模型来作近似描述。单击多靶模型是多靶多击模型在击中次数 $n = 1$ 时的情形,即

$$S = 1 - (1 - e^{-mD})^m$$

式中 S 、 v 、 m 、 D 的意义与多靶多击模型中的意义相同,该模型曾被应用于水稻^[58]、大麦^[17]、和小麦^[12]等作物上,并用计算机拟合求得了这些作物的一些品种的辐射敏感性参数 v 和 m 值。

5.3 Chadwick-Leenhouts 模型

除了上述多靶模型外,Chadwick-Leenhouts^[59]根据射线对DNA分子的作用,提出了下面的剂量效应曲线模型

$$S = \text{Exp}[-p(ad + \beta D^2)]$$

式中 S 同多靶模型中的意义相同; $ad + \beta D^2$ 为剂量 D 照射时平均每一细胞产生的DNA双链断裂数; p 为每一个双链DNA断裂造成的细胞死亡的概率。实际应用中 p 往往不单独估算,而是求 pa 和 $p\beta$ 两个值,二者均反映了辐射敏感性的大小。这一模型在动物、微生物辐射生物学中已得到广泛应用。在植物方面,冯志杰等^[18]和丘冠英^[59]分别在大麦和水稻上应用这一模型,适用性很高。由于该模型是基于辐射DNA分子的作用建立的,因此,与多靶模型相比具有更明确的生物学意义。

6 辐射敏感性的应用

植物辐射敏感性不仅是放射生物学中的重要理论课题,而且在辐射诱变育种和放射生态研究中具有重要实践意义。在植物辐射育种工作中,辐射育种家可以根据植物的辐射敏感性,特别是根据作物品种的辐射敏感性选择辐照材料,确定适宜的辐照剂量以达到提高诱变效率的目的。冯志杰等^[13]以小麦为材料,研究了小麦品种辐射敏感性与诱变效率的关系,发现在相同剂量处理条件下,⁶⁰Co- γ 射线对敏感的小麦品种诱发产生的 M_2 代质量性状实变频率高,数量性状变异也大。因此认为⁶⁰Co- γ 射线辐照敏感的品种可获得较好的诱变效果。他们在大麦上也得到与此一致的结果^[18]。由此他们建议,在植物辐射育种实践中选用敏感的品种,以便在后代中获得丰富的变异类型,增加选择机会,从而提高辐射育种效率。

植物辐射敏感性还应用于放射生态研究,以及监测放射性尘埃衰变(Radioactive fall-out decay)对环境的污染程度和放射性对污染区域生物所造成的辐射损伤^[60,61]。选用对辐射敏感的植物作为监测天然放射性元素矿区和因核反应堆事故泄漏造成的放射性污染的指示生物,可以提高对放射性污染的生物学监测的“灵敏度”。另一方面,在放射性污染严重的区域选择种植耐辐射的植物可以较快地恢复这些区域的植被,改善生态环境。

7 结束语

通过上述讨论,我们对辐射敏感性有了比较系统的认识:不同种类的植物间的辐射敏感性具有明显的差异,并且同一植物种内的不同品种的辐射敏感性也不同;同一植物的不

同器官、组织的辐射敏感性也有很大差异。细胞核体积、染色体体积、DNA 含量以及某些内生辐射保护剂代谢产物(如芥子碱等)是造成植物种间辐射敏感性差异的内在原因,而 DNA 辐射损伤的自身修复力和植物体内生物分子的某些化学基团(如硫基等)是引起品种间辐射敏感性差异的原因。水分、氧气、温度和某些化合物是影响植物辐射敏感性的重要的外界因素。在辐射育种实践中,通过控制这些因素可以减轻辐射损伤,提高诱变效率。辐射生物学中的多靶模型和 Chadwick-Leenhouts 模型为定量研究植物辐射敏感性提供了数学方法。对植物辐射敏感性的研究和认识有助于提高植物辐射育种的效率。植物辐射敏感性不仅是辐射生物学中的重要理论研究课题,而且在辐射育种和放射生态研究以及环境保护方面具有重要的实践意义。

参考文献

- [1] Johnson E L. Amer. J. Botany, 1936, 23:414~416
- [2] Gustafsson A. Heroditas, 1944, 30:165~178
- [3] Sparrow A H, R S. Christensen C, Science, 1953, 118:697~698
- [4] Sparrow A H, Cuany R S, Mische J P, Schairer L A, Radiat. Bot., 1961, 1:10~34
- [5] Sparrow A H, Schairer L A, Sparrow R C, Science, 1963, 141:163~164
- [6] Osborne T S, Lunder A O, Science, 1964, 145:710~711
- [7] Al-Rubeai M A F, Environ. Expt. Bot. 1981, 21:71~74
- [8] Smith L J, Agric. Res., 1946, 73(4):137~141
- [9] Yamagata A, Kawagama Y, Syukudo K, Radiat. Bot., 1969, 9:509~521
- [10] Miller M W, Radiat. Bot., 1970, 10:273~279
- [11] Ukai Y. Jpn. Genet., 1981, 56:565~579
- [12] Mortimer R K, Radiat. Res., 1958, 9:312~326
- [13] 冯志杰,王琳清. 中国核科技报告,1987,CNIC-00066
- [14] Smith L, Amer. J. Bot., 1942, 29:189~191
- [15] Ukai Y, Yamashita A. Jpn. J. Genet., 1980, 55(3):225~234
- [16] Soriano J D, Radiat. Bot., 1971, 11:341~346
- [17] Inoue M. et al., Environ. Expt. Bot., 1980, 20:161~168
- [18] 冯志杰等,核农学通报,1991, 12(1):4~8
- [19] Conger B V, Environ. Expt. Bot., 1976, 16:165~170
- [20] 林音等,核农学通报,1988, 9:213~214
- [21] Cattel W, Science, 1931, 73:531~532
- [22] Sax I, Swanson K A, Amer. J. Bot., 1941, 28:52~56
- [23] Epstein A H, Nature, 1953, 171:394~395
- [24] Sparrow A H. et al., Radiat. Bot., 1968,6:149~186
- [25] Davies C R, Radiat. Bot., 1970,10:19~27
- [26] Sparrow A H, Sparrow R C. et al., Radiat. Bot., 1965, 5(Suppl.):10~132
- [27] Rudolph T D, Radiat. Bot., 1971, 11:45~51
- [28] Rudolph T D, Mische J P, Radiat. Bot., 1970, 10:401~409
- [29] Capella J A, Conger D, Radiat. Bot., 1967, 7:107~149
- [30] Sparrow A H. et al., Radiat. Res., 1967, 32:915~937
- [31] Katayama T, Jpn. J. Breed., 1972, 22, 153~158
- [32] Kaplan H S, Zavarine R, Biochem. Biophys. Res. Commun., 1962 8:432~435
- [33] Smith K C, Hanawalt R C, Molecular Photobiology New York: Academic Press, 1969,57
- [34] Blax S. Agric. Hort. Genet., 1970, 28:85~116

- [35] Al-Rubani M A F, Gutward M B E. *Environ. Expt. Bot.*, 1981, 21:211~216
- [36] Baq Z M, Alexander P. *Fundamentals of Radiobiology*. 2nd ed. Oxford: Pergamon Press, 1961
- [37] Baq Z M. *Chemical Protection against Ionizing Radiation*. Chaps. I, VI and VIII, Thomas, Springfield, Illinois, 1965
- [38] 原瑞琦. *植物生理学报*, 1983, 9:307
- [39] Cooke C R. *Science*, 1953, 17: 588~589
- [40] Грассманн Л. М., Филлиппов Е. Ю., Гурьев И. Н., *Радиобиология* 1985, 25(2):212~215
- [41] Notari N K. et al. *Radiat. Bot.*, 1968, 8:375~380
- [42] Bieble R, Mustafa Y. *Radiat. Bot.*, 1965, 5:1~6
- [43] Conger B V, Nilan R A, Korzak C F. *Radiat. Bot.* 1968, 8:31~36
- [44] Donaldson E, Nilan R B, Korzak C F. *Environ. Expt. Bot.*, 1979, 19:153~164
- [45] Ehrenberg L, Gustafsson A. *Hereditas*, 1953, 39:493~504
- [46] Alper T, Howard-Flanders P. *Nature*, 1956, 178:978~979
- [47] Conger B V. et al. *Radiat. Res.*, 1969, 39:45~56
- [48] Donaldson E. et al. *Environ. Expt. Bot.*, 1982, 22:15~21
- [49] Freeman M L, Raphael G P, Dewey W C. *Radiat. Res.* 1979, 70:172~175
- [50] Nakai E, Saito M. et al. *Euphytica*, 1979, 28:697~704
- [51] Bhaskaran S, Kohnlein W. *Radiat. Bot.*, 1964, 4:291~298
- [52] Javed S M. *Environ. Expt. Bot.*, 1977, 17:129~133
- [53] Keenan P C. *Radiat. Bot.*, 1973, 13:355~359
- [54] Dmitriev A P, Grodzinsky D M. *Radiat. Bot.*, 1974, 14:11~15
- [55] Gaur B K. et al. *Radiat. Bot.*, 1970, 10:29~34
- [56] 林念芸. *辐射研究与辐射工艺学报*, 1983, 1(1):26~33
- [57] Zimmer K G. *Studies on Quantitative Radiation Biology*. Edinburgh-London: Oliver & Boyd, 1961
- [58] 丘冠英, 冯胜彦. *原子能农业应用*, 1985(增刊):216~242
- [59] Chadwick L H, Loenhouts H P. A molecular theory of cell survival. *Phys. Med. Biol.*, 1973, 18:78~87
- [60] Sparrow A H. et al. *Radiat. Bot.*, 1969, 9:77~92
- [61] Sheppard M I. et al. *Environ. Expt. Bot.*, 1982, 22:193~198
- [62] Hayashi T, Tudoriki S, Nagao A. *Environ. Expt. Bot.*, 1992, 32:265~271

高等植物的辐射敏感性

原子能出版社出版

(北京 2108 信箱)

中国原子能工业公司翻译部排版

北京市海淀区三环快速印刷厂印刷

☆

开本 787×1092 1/16 ·印张 1·字数 11 千字

1992 年 11 月北京第一版·1992 年 11 月北京第一次印刷

ISBN 7-5022-0785-6

TL·504

CHINA NUCLEAR SCIENCE & TECHNOLOGY REPORT



This report is subject to copyright. All rights are reserved. Submission of a report for publication implies the transfer of the exclusive publication right from the author(s) to the publisher. No part of this publication, except abstract, may be reproduced, stored in data banks or transmitted in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, without the prior written permission of the publisher, China Nuclear Information Centre, and/or Atomic Energy Press. Violations fall under the prosecution act of the Copyright Law of China. The China Nuclear Information Centre and Atomic Energy Press do not accept any responsibility for loss or damage arising from the use of information contained in any of its reports or in any communication about its test or investigations.

ISBN 7-5022-0785-6
TL • 504

P.O.Box 2103
Beijing, China

China Nuclear Information Centre