



JOINT FAO/IAEA DIVISION OF NUCLEAR TECHNIQUES IN FOOD AND AGRICULTURE
INTERNATIONAL ATOMIC ENERGY AGENCY, VIENNA

No. 7
June 1990

ISSN 1011-2618

INDUCED MUTATIONS FOR CROP IMPROVEMENT *

A. MICKE, B. DONINI, M. MALUSZYNSKI

Plant Breeding Section,

Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques

in Food and Agriculture,

International Atomic Energy Agency,

Vienna

Abstract

Mutation induction has become an established tool in plant breeding to supplement existing germ plasma and to improve cultivars in certain specific traits. Hundreds of improved varieties have been released to farmers for many different crop species, demonstrating the economic value of the technology. Limitations arise mainly from the large mutagenized populations to be screened and from the unsatisfactory selection methods. Both limitations may be eased to some extent by advances in techniques of plant in-vitro culture.

A. Introduction

Mutations are recognized since the beginning of this century as one of the driving forces of evolution, besides selection and hybridization. To use mutations also in man-made evolution, i.e. in plant breeding, however, required the means for their artificial induction. Spontaneous mutations

*) This review is an updated version of a paper first published in Tropical Agriculture, 1987, Vol.64, 259-279; Butterworth & Co. (Publishers) Ltd.

could be used only to a limited extent, mainly in vegetatively propagated ornamentals or fruit crops, since their frequency is much too low for the advances in genetic improvement expected from plant breeding these days.

Experimental mutagenesis

First observations about artificial induction of genetic changes date back to the beginning of the 20th century (GAGER, 1908), but proper proof of Mendelian inheritance of such induced changes only came in the late twenties by MULLER, STADLER and others using x-rays as mutagen (MULLER, 1927; STADLER, 1928a and b). Although MULLER, being an entomologist, assumed that induced mutations could play an important role in future genetic improvement of plants, STADLER as a plant breeder became rather sceptical about such prospects when he noticed so many useless and even deleterious mutations in maize and barley. STADLER'S scepticism has influenced almost two generations of plant breeders, especially in North America, and led to a widely spread preconceived notion that mutation induction will be of high interest to geneticists, but is a rather wasteful undertaking for plant breeders. STADLER'S view was, primarily, based upon his experiments with maize, where a lot of genetic diversity exists (as in most cross-pollinating crops), from which improved varieties could still easily be developed simply through selection or a combination of cross breeding and selection.

Early phases of mutation breeding

Among the first researchers who used mutagenesis strictly for plant breeding were FREISLEBEN and LEIN in Halle (Germany). They succeeded to obtain mildew resistance in barley (FREISLEBEN and LEIN, 1942) and developed a practical mutation breeding procedure (FREISLEBEN and LEIN, 1943a+b), but due to World War II this work was not followed up properly (HOFFMANN, 1959). In the meantime, primarily in Sweden, plant geneticists like NILSSON-EHLE, GUSTAFSSON, HAGBERG, GELIN and NYBOM continued to experiment mainly with X-rays and carried out rather systematic studies as to optimal doses, treatment conditions, mutation frequency, mutation spectra. They also compared x-ray effects with those of certain chemicals which became known as mutagens, such as ethylenimine (EI). Although most of this work was of a fundamental nature, there were by-products which turned out to be of interest to breeders: Easily recognizable mutants of barley, wheat, oats with early or late heading, short straw or different spike architecture but also mutants of pea, soybean, flax, mustard and rape (GUSTAFSSON, 1947; MAC KEY, 1956).

The dawn of the "Atomic Age" following World War II saw a boom of interest in utilizing ionizing radiation for peaceful purposes. By 1950, mutation induction research began to flourish in several other countries such as USA, Italy, France, USSR, Netherlands and Japan, using mainly ⁶⁰Co gamma rays or neutrons obtainable from various newly established nuclear research centres (SCARASCIA-MUGNOZZA, 1966). For more than 10 years, major research efforts went into the search for radiation treatment conditions or additional treatments (before or after irradiation) that could modify the random mutation induction into something more specific, more directed, more economically useful (NILAN et al., 1965). Water, oxygen and time were the main factors discovered to be of influence, but their deliberate control only brought about quantitative differences, which could also be obtained from different doses, and did not really lead to any useful methodological improvement (IAEA 1961, FAO/IAEA 1965).

This was a period, when many students received fellowship training in "peaceful applications of nuclear techniques" including the genetic effects of radiation. When they started to apply in their home countries what they had learned, many were really more interested in practical plant breeding and aimed at the development of improved crop varieties through the use of induced

mutations. It may therefore not be surprising that from 1960 onwards developing countries began to play an increasing role in mutation breeding work. Particularly in Asia, new varieties of rice appeared soon on the market which derived some valuable characteristics from mutation induction (FAO/IAEA, 1971; SIGURBJOERNSSON and MICKÉ, 1969, 1974; WANG, 1986).

In the beginning, mutation breeding was based primarily upon x-rays, but now mainly gamma rays and to a smaller extent also fast or thermal neutrons started to be used. However, a certain disappointment about the detrimental effects of ionizing radiation let a number of researchers put their hopes upon chemical mutagens. Following the pioneering work of RAPOPORT, AUERBACH, STUBBE, LIMA DE FARIA, OEHLKERS and others (ROEBBELEN, 1959), more and more chemicals were identified as possessing mutagenic (and often carcinogenic) properties. Several were found to be much more powerful in terms of high mutation rates than ionizing radiation (EHRENBERG, GUSTAFSSON and LUNDQUIST, 1959, 1961; AUERBACH, 1961; HESLOT et al., 1961; RAPOPORT et al., 1966). As far as radiations are concerned, national and international rules soon safeguarded radiation facilities and established standards for safe operation. With regard to chemical mutagens, their wide variety made it difficult to establish common rules for safe use, although the need for these was recognized (FAO/IAEA, 1977a). Expectations that chemical mutagens might give something better, more desirable for plant breeders than physical mutagens led to their widespread use (KONZAK et al., 1965). But the optimistic expectations soon faded away and chemical mutagens are now considered to be one of several means for inducing genetic variation. Very high frequencies of mutations observed from treatment with certain "super-mutagens" appear now to be not really desirable because of multiple mutation induction, requiring subsequent time consuming recombination and separation of mutant genes by cross breeding, if possible (HAENSEL, 1967).

For annual, seed propagated crop plants, resting seed irradiation became an almost classical method of mutation induction because of easy standardisation, insensitivity to storage and possibility for shipment of dry seeds over long distances. Pollen irradiation has been used here and there, but a controversy persists whether results in terms of usable gene mutations are superior or inferior to seed irradiation (STADLER, 1928b; SACCARDO and MONTI, 1984; ZHENG et al., 1986b; BIRD and NEUFFER, 1987). For vegetatively propagated plants, of course, bud irradiation was the method of choice, using cuttings, grafts, tubers, bulbs etc.. Chemical mutagen application in comparison was less practical for these objects of treatment because of difficulties in determining the dose at the target cells, requirement of soaking, inadequate mutagen penetration, problems with drying back, post-treatment storage etc. (MIKAELSEN et al., 1971). As a consequence, both, irradiation as well as chemical mutagen treatment of vegetatively propagated plants tend to be a task for specialized institutes rather than for the common plant breeding establishments.

In 1969, the Joint FAO/IAEA Division started to organize training courses for plant breeders on the induction and use of induced mutations, and in the same year published the first edition of the "Manual on Mutation Breeding". It may therefore be justified to consider 1969 as the year that marked the establishment of mutation breeding as a practical tool available for plant breeders in their endeavours to develop more productive cultivars with better resistance to stresses, pathogens and pests, and with improved quality characteristics for plant products used as food, feed or industrial raw material.

B. Current status of mutation breeding

I. Aims and objectives

From the known mechanisms of mutation induction, whether by physical or chemical mutagens, we can be certain that mutations can be induced in any gene and thus may affect any trait or characteristic of a plant. Another matter, of course, is whether a mutation can be detected and whether the mutant character can be utilised.

Probability of obtaining useful mutants

Mutations occur more or less at random and for mutagenesis derived populations, unlike segregating populations derived from cross breeding, there is no clue as to the kind or magnitude of genetic change. Only for the frequency of mutations do we have reasonable estimates, in the sense that a particular gene can be expected to mutate once in about 10 000 treated cells, provided that an effective treatment was given (YONEZAWA and YAMAGATA, 1977; BROCK, 1979). This is an average figure. Just as for spontaneous mutations (STADLER, 1942), there are differences in mutability of genes when mutagens are applied and these differences are affected by the kind of mutagen used as well as other factors (LUNDQUIST and VON WETTSTEIN, 1962; LUNDQUIST, WETTSTEIN-KNOWLES and VON WETTSTEIN, 1968). There are many reports about modifications of the induced mutant spectra, indicating that a number of factors are involved in mutability of genes (HENTRICH, 1967; SWAMINATHAN and SHARMA 1968; NILAN, 1972; SMITH, 1972; KIMBALL, 1987; VELEMINSKY and GICHNER, 1987).

Of course, only mutations in those cells that give rise to offspring are relevant in this context. For example, it appears that for cereals only about 5 cells of the embryonic shoot apex may become part of the germ line and thus relate to the next generation (BROCK, 1979). This would mean that for certain seed propagated species the offspring (M_2 generation) of ca. 2000 mutagen-treated plants (M_1 generation) has to be examined in order to have a reasonable chance of facing a mutation in a particular gene (BROCK and MICKE, 1979). To extend this simplified calculation further, one might assume that a plant genome possesses 10-100 000 relevant genes. Based upon the single locus mutation rate estimate of 1×10^{-4} this would mean that in an experiment using 2000 M_1 plants there would be 10-100 000 mutations or 1-10 per treated cell, some easily recognizable, others not; few useable, most of them not (HAENSEL, 1967; BROCK, 1971). Of course, since genes differ substantially in their mutation rates, some genes will mutate repeatedly, but not necessarily in the same direction, whereas certain rare mutations may be expected only in a multiple of the above population size. Fortunately, most of the mutations would segregate properly, but few may be closely linked, so that selection in M_2 and M_3 among seemingly equal mutants is recommendable. Admittedly, such estimates cannot be very accurate, but the order of magnitude should be acceptable and therefore be taken into account by the plant breeder.

There are many publications describing background variation, quantitative variation, micromutations, continued segregation, mutant hybrid heterosis etc., probably dealing, to some extent, with the same phenomenon; but except for some hybrid cultivars of maize in Bulgaria, China and the USSR this work had so far little practical consequences for breeding programmes (ROEBBELEN, 1957; GAUL, 1961b, 1964; BROCK, 1965; BOROJEVIC, 1966; GAUL, GRUNEWALDT and ULONSKA, 1971; GOTTSCHALK, 1971, 1976; ARIAS and FREY, 1973; MICKE, 1976; STOILOV and DASRALOFF, 1976; MALJSZYNSKI, 1989; ANANDAKUMAR and SREE RANGASAMY, 1986; WANG, 1986).

When to use induced mutations

Frequently it is observed that a plant breeder begins to think about seemingly more sophisticated approaches, such as distant hybridisation or mutation induction, when he feels that he has exhausted the potential of selection from natural populations and of recombination among cultivars. Such pragmatism is understandable from the point of view of commercial breeding companies, but is certainly not optimal. Ideally, the plant breeder should be aware of the potential and the limitations of various approaches and should deliberately choose the strategy which is most appropriate as well as economic for reaching the aims under prevailing circumstances of variety improvement. Any aim can be given to a plant breeder, but whether he can reach it will depend, first of all, upon the available genetic variability and secondly upon the available means to identify the desired variant. Reaching objectives would be much facilitated by a rather precise definition of these objectives, taking into account that high goals generally require more effort, and unrealistic objectives would be a waste of resources. For example, when aiming at "earlier maturity", it would be good to set the economically relevant target in terms of days from planting till harvest and decide beforehand whether earlier maturity is perhaps economically so important that a yield reduction can be tolerated. The objective could probably be reached in different ways, e.g. by altering the photoperiod reaction or the temperature requirement or the plant architecture. The same would apply to many other breeding objectives that used to be formulated in a rather general way like water use efficiency, salinity tolerance or even disease resistance: A precise definition of objectives will allow effective selection, a matter of crucial importance for the success in mutation breeding (FAO/IAEA, 1984a; MICKE, 1984b).

Kinds of mutation

Of course, known mutant collections contain only selected mutants, mostly of easily recognizable type and therefore are not fully representative of the potential spectrum of induced mutations. A specific advantage of mutation induction, however, is the possibility of obtaining unselected genetic variation, whereas all other available germplasm has already passed screens of selection by nature or man. The question whether induced mutations duplicate the genetic variation produced by nature (e.g. ALLARD, 1960; HERSKOWITZ, 1962) is rather theoretical since both, natural or man-made germplasm do not represent all the possible spontaneous mutations or recombinants. When new breeding objectives come up - and this will be more often in the future - it will be a matter of lucky chance if the desired variant exists among stocks in germplasm collections or in habitats of high diversity. Spontaneous mutation rates, on the other hand, will not give much new variation to breeders. Today it seems somewhat strange that early mutation researchers were disappointed about the randomness of mutational changes: It is just this randomness that gives mutation induction a unique role among the plant breeder's tools. There is sufficient evidence that induced mutations fit VAVILOV'S law of homologous genetic variation (SCHOLZ and LEHMANN, 1958; ENKEN, 1967; STUBBE, 1967). It has logically been concluded that limitations of mutation breeding are not in mutagenesis as such but rather in identification and selection of desired variants (GREGORY, 1956; FAO/IAEA, 1984a).

Useful mutants obtained

Overlooking the period 1969-1989, it seems that as far as cereals are concerned major emphasis has been on obtaining mutants for improved disease resistance and improved grain quality (protein), but main results were in improving lodging resistance (short or/and stiff culm) (FAO/IAEA, 1984c,

1988c; MALUSZYNSKI et al., 1986) and altering crop duration (photoperiod sensitivity) (GOTTSCHALK and WOLFF, 1983; DONINI, KAWAI and MICKE, 1984; KONZAK, 1984). Results in terms of improved grain protein were not discouraging, but remained below the rather exaggerated expectations (MICKE, 1983a; FAO/IAEA, 1979, 1984b; MUELLER, 1984). This, on the one hand, is certainly due to the low heritability of quantitative endosperm characters and the consequently inefficient selection. With regard to disease resistance, applied selection procedures generally have been inadequate, to a large extent because objectives were poorly defined due to insufficient understanding of epidemiological principles and host/parasite interactions. Nevertheless, some results have been rather spectacular (FAO/IAEA, 1977b, 1983a; KONZAK, 1984; SANADA, 1986). On the other hand, it is worth noting that more than 40 years after its discovery one began to understand the nature of mutations in the famous m1-o locus of barley and the reasons for the universal, non-specific resistance rendered by recessive alleles in that locus (JOERGENSEN, 1975; SKOU, 1982; SKOU, JOERGENSEN and LILHOLT, 1984). It is also the barley powdery mildew complex where first clear experimental proof was obtained as to the possibility of improving quantitative resistance by monogenic mutations (ROEBBELEN, ABDEL-HAFEZ and REINHOLD, 1977; ABDEL-HAFEZ and ROEBBELEN, 1979, 1981; AZIZ, ABDEL-HAFEZ and ROEBBELEN, 1980; HEUN, 1984). Results of a similar kind were obtained in Japan for resistance to bacterial leaf blight in rice, induced by neutron irradiation (NAKAI et al., 1988, 1990). Attempts by TORP and JOERGENSEN (1986) to induce susceptibility by gamma rays, EMS and Na₂S₂O₃ by mutating the dominant resistance gene M1-ml2 also point in the same direction, namely that regulator gene mutations occur, which may quantitatively modify the expression of disease reaction genes. The consequences of these discoveries have really not been drawn in mutation breeding practice nor in other approaches of disease resistance breeding, but it could be that the well known "gene-for-gene-interaction" of host and pathogen, governing the thinking of at least two generations of breeders and plant pathologists, may sooner or later be considered as the exception rather than the rule (MICKE, 1983b).

Since most mutation breeding work was performed with annual and self-pollinating cereals, most experiences relate to them. The problems in other groups of crop plants, however, are quite different. For example, in grain legumes, where breeding advances lag far behind the cereals, we have still a relatively poor adaptation of the plant architecture to modern farming systems (SMARTT and HYMONITZ, 1985; MICKE, 1988). Of course, the plant architecture, being the ultimate result of numerous physiological reactions and interactions, is therefore not likely to be inherited as simply as the culm length in cereals (MICKE, 1979, 1984a). On the other hand, reports confirm that even with single monogenic mutations a remarkable reconstruction of plant architecture is achievable in grain legumes (FAO/IAEA, 1988a) and in other dicotyledonous plants, e.g. in chickpea (SHAIKH et al., 1980), pigeon pea and mungbean (RAO et al., 1975), pea (JARANOWSKI and MICKE, 1985), winged bean (JUGRAN et al., 1986), castor bean (KULKARNI, 1969), cotton (RAUT, JAIN and PANWAR, 1971; SWAMINATHAN, 1972), linseed (GEORGE and NAYAR, 1973; NAYAR, 1974).

Convergence and domestication

In varieties of old crop species, we find many good character combinations which are an absolute requirement for cultivation or product use. Such complexes should not frivolously be broken by the breeder, but the need for adding new traits, particularly for disease resistance, often leaves little choice than distant crosses with non-adapted parents. Theoretically, mutation induction is a unique alternative tool in such situations to improve only one trait or characteristic, leaving the rest of the genome intact. Such considerations are particularly relevant for vegetatively propagated crops of

high commercial standard. Indeed, there are many examples for successes of such kind, e.g. peppermint resistance to Verticillium, compact fruit trees, flower colours in ornamentals (LAPINS, 1963; MURRAY, 1969, 1970; DECOURTYE and LANTIN, 1971; CAMPBELL and WILSON, 1977; DONINI, 1977;1988; FAO/IAEA, 1982a; KONZAK, 1984; HONG et al., 1986; WANG, 1986; BROERTJES and VAN HARTEN, 1988).

On the other hand, there are indications that a major part of domestication of plants occurred in form of discrete steps mediated by single genes. Thus, the barrier between a cultivated species and its primitive ancestors may often consist only of a few major genes (RUDORF, 1959; GOTTSCHALK, 1971; LESTER, 1989). This should be important to consider when distant hybridization becomes a necessity for enriching the germplasm of a domesticated species. By induced mutations a wild species could be made compatible in several of its characters prior to the cross (KUCKUCK, 1965). For example, the narrow genetic base of jute limits its improvement. The non-branching type, however, is a monogenic recessive trait, so that by mutation induction many branching Corchorus relatives could be converted into suitable crossing partners (GHOSH, 1983; JOSHUA, 1983; SHAIKH and MIA, 1983). Going one step further, one may notice that man's food, feed and industrial crop production today depends only upon very few species. Experts have identified years ago another 20-30 species having potential as crop plants which would need some genetic modification for adaptation to agricultural or horticultural production systems (National Academy of Sciences, 1975, 1979; VIETMEYER, 1986). In all likelihood, such domestication is achievable by mutation induction (FAO/IAEA, 1988b). This would be very fortunate, as it would certainly be absurd to base such domestication advances upon spontaneous mutation rates and the remote chance of mutant identification in natural environments (SMITH, 1971).

In summary - mutation induction can alter any trait and may be used by the breeder for any objective. But the simply inherited traits and characteristics controlled by "major genes" (besides possibly numerous "minor genes") are more amenable. Just as in plant breeding in general, the ability to identify genetic variation and to select a desired variant is crucial for any progress (FAO/IAEA, 1984a). Therefore, it can be safely predicted that substantial advances in plant breeding including mutation breeding will in future depend largely upon advances in plant physiology and molecular biology. These should lead to a better understanding of gene physiology, allowing to connect the gene and its identifiable product with the gene's phenotypic expression, and thus making it possible to identify the presence or absence of particular genes independently from their interaction with complex natural environments. Without such advances, many of the marvellous opportunities of modern gene technology may be without value for plant breeding.

II. Methodology of mutation induction

The history of experimental mutagenesis demonstrated that methodological development should be better undertaken in close interaction with the potential user and his objectives. Therefore, we ask here from a plant breeder's point of view: What are currently the advances in methodology aimed at?

The main emphasis of methodological research is certainly not on detecting new mutagens but on better understanding the mechanisms of mutagenesis (KIMBALL, 1987; VELEMINSKY and GICHNER, 1987; AHNSTROEM, 1989; BURR and BURR, 1989). Furthermore, there is a need to gather more experiences with established mutagens regarding treatment procedures for a wider range of plant species such as leguminous and oil seed crops, vegetables, tropical

fruits and tuber crops (DONINI, 1977; FAO/IAEA, 1982a, 1982b, 1983b; MICKE, 1984a; DONINI and MICKE, 1984; BRUNNER and ASHRI, 1986; DASKALOV, 1986; SWIECICKI, 1987; NOVAK and MICKE, 1988). Besides seed treatments, interest exists in mutagen treatments of all kinds of plant organs and propagules like roots, tubers, runners, cuttings and, lately, various explants for in-vitro culture and materials under in-vitro conditions (SMITH, 1985; BUIATTI, 1989; OMAR et al., 1989; NOVAK et al., 1990), e.g. meristems, embryos, calli, cell suspensions. The "Manual on Mutation Breeding" (FAO/IAEA, 1977a) and the "Mutation Breeding Newsletter" (also published by IAEA in Vienna) provide a wealth of information on effective and practical mutagen treatment procedures, but specific information is rather scattered in a wide array of journals and proceedings. Crop specific reviews of literature are intended to be published by IAEA in the series "Mutation Breeding Review". As far as vegetatively propagated plants are concerned, a detailed review with many methodological hints has been published by BROERTJES and VAN HARTEN (1988).

Mutation rate

It has been mentioned before that mutation breeding requires screening of particularly large plant populations. One should therefore note with satisfaction that there has been some research aimed at making mutation breeding more economic in terms of better cost efficiency (GAUL et al., 1972; REDEI, 1974). One might think that this could be achieved simply by higher mutation rates, and mutation research in the sixties followed this idea. But the disadvantages of multiple mutations have discouraged the use of high doses and so-called super-mutagens (DIAMANTIS, 1974; YONEZAWA and YAMAGATA, 1977). A better way would be a management of the M_1 and M_2 generation that would give the greatest probability of different mutants for a given size of experiment (BROCK, 1979; DELLAERT, 1979). Another matter to be considered is whether a mutant should have an undisturbed genetic background for direct use, or is to be used in cross breeding anyhow, so that background mutations would even be desirable. In the latter case, of course, higher doses of mutagens would be appropriate.

Chimerism

Chimera formation is common following the mutagenic treatment of any multicellular meristem whether in seeds, buds or tissue cultures (GROEBER, 1962; D'AMATO, 1965). The "adventitious bud technique" developed towards perfection for many vegetatively propagated species in the seventies, is a remarkably simple way to get rid of unstable chimera by forcing regeneration of buds from single cells (BROERTJES, HACCIOUS and WEIDLICH, 1968; VAN HARTEN, BOUTER and BROERTJES, 1981). If properly applied, it can assure that each resulting plant (VM_1) represents only one mutagenized cell. In this way the selection of duplicates can be avoided. In seed propagated plants this technique is seldom applied. It could perhaps be useful when applied to mutagen-derived chimera in the earliest seedling stages but, unfortunately, seed-propagated species do not seem to be very suitable for adventitious bud regeneration. Eventually, in-vitro culture techniques will one day be applied to regenerate VM_1 plants from single cells of M_1 embryos (BRATIA et al., 1986). This would result in M_2 progenies segregating without bias. If chimerism cannot be avoided, it would be useful to know the chimeric pattern of M_1 plants from mutagen treated seeds for a systematic harvest of M_2 seeds, ideally sampling from all mutated sectors and avoiding any duplication of mutant selection. By special measures (planting density, cutting, forcing resting meristems), the chimeric structure could be somewhat manipulated. However, the chimeric pattern is rather diverse for various species, ecotypes and even cultivars, so that more studies will be required (FAO/IAEA, 1983b). In-vitro meristem cultures could be helpful in such investigations.

Intrasomatic selection

In spite of extensive research on cereals in the fifties and sixties, the question of intrasomatic (or so-called diplontic) selection is still not settled (FAO/IAEA, 1983b). Results of earlier work mainly based upon chromosomal aberrations, sterility and chlorophyll mutations were interpreted often as if there would be a gradual elimination of mutated tissue from a chimeric M_1 plant (KAPLAN, 1951; GAUL, 1961a; D'AMATO, 1965). Others have challenged these conclusions (BALKEMA, 1971). From a theoretical point of view intrasomatic competition should only affect cells handicapped in mitoses (e.g. by DNA synthesis inhibition or by certain chromosomal aberrations), but not cells carrying (in heterozygous condition) recessive gene mutations (dominant mutated alleles occur rarely and if of breeding value may not be supposed to be at a disadvantage against non-mutated tissue). Therefore, it is not surprising that several investigations lead to the conclusion that there is no intrasomatic selection against mutated sectors (LINDGREN et al., 1970; HARLE, 1972, 1974) and that chimerism does not present a problem for mutant selection (UKAI and YAMASHITA, 1974). In many circumstances, the elimination of mitotically handicapped cell lines may even be desirable and therefore intrasomatic selection, if it occurs, might be considered an advantage. What remains as a general conclusion is the following:

- (a) In seed propagated plants it is usually of advantage from the point of view of mutation breeding economy, to harvest seeds from the most chimeric part of M_1 plants (e.g. in barley the main spike). This would give the highest probability for obtaining several different induced mutants, each represented only once or a few times in a given number of seeds. In M_2 progenies from highly chimeric M_1 plants (or spikes, fruits etc.) identification of mutants with clear phenotypic differences should be no problem. Mutants with only slight phenotypic difference, however, are easier to recognize as a group and for these types of mutant larger progenies obtained from non-chimeric M_1 shoots, spikes or branches would be better.
- (b) In many dicotyledonous plant species normal ontogenesis would lead to a branching-off of a chimeric shoot apex so that the various mutated or non-mutated sectors will become either mutated or non-mutated shoots ("diplontic drift", BALKEMA, 1972). Under such circumstances, it will be advisable to harvest seeds (few or many, as appropriate for the breeding objective) from different shoots (branches) of M_1 plants.
- (c) Depending upon the differentiation of the plant organ (seed, embryo etc.) at the time of mutagen treatment and the normal development pattern of a plant species, branches and shoots of a M_1 plant could come from a number of independent predetermined or adventitious meristems. Consequently, mutations will be of independent origin and branches could have different degrees of chimerism. Obviously the number of mutagen-treated cells that could take part in generative offspring varies greatly among dicotyledonous species. The M_1 population size could be adjusted accordingly, if the breeder would have sufficient knowledge about the ontogenetic pattern of the species in question.
- (d) In vegetatively propagated plants, as a general rule, chimerism should be avoided or eliminated prior to selection of mutants, since clonal cultivars have to be stable. Periclinal chimeras, however, are rather stable and therefore could be used, particularly in ornamental plants (FAO/IAEA, 1982a; 1983b).

Starting material

Uncertainty still exists in practical mutation breeding about the choice of the parent genotype to start with. Usually the advice is given to take the "best available" genotype requiring the least number, steps or grades of improvement. However, it is not so easy to decide whether (e.g. in mutation breeding for disease resistance) it is better to start with a variety fully susceptible to the particular disease but resistant to most others or with one possessing at least some degree of resistance against the pathogen in question. Another example of this problem would be the question whether it is better to modernise an old-fashioned but locally well adapted variety or to attempt adaptation to local conditions of a highly ranked introduced variety. A solid knowledge of the genetics of relevant traits as well as familiarity with the available germplasm would be helpful in setting the optimal strategy.

Choice of mutagen

As to the old question of specificity of mutagens for particular types of desired genetic alterations, the conclusion seems to be that any specificity, if it exists, is of such little significance that it cannot determine the choice of a mutagen (NILAN, 1972). Ionizing radiations have the advantage of good penetration, precise dosimetry and a wide random spectrum of mutations. A higher ionization density (e.g. from fast neutrons) leads to more chromosomal aberrations. Various chemical mutagens give higher mutation rates, some produce a higher ratio of gene mutations vs. deletions or other chromosome mutations (GUSTAFSSON, 1960; GICHNER and VELEMINSKY, 1970; MALEPSZY, EBERHARDT and MALUSZYNSKI, 1973; KLEINHOFES et al., 1974; LEVY and ASHRI, 1975; NEALE, 1976). But there are several practical problems with chemical mutagens (soaking of seeds, penetration to the relevant target cells, safety of handling and disposal, poor reproducibility, persistence of the mutagen or its metabolites), which may compensate the advantages. The "Manual on Mutation Breeding" (IAEA, 1977a) contains a detailed discussion of aspects relevant for the choice of a mutagen. In general, it would seem advisable to use several mutagens for a spectrum of mutations as wide as possible. Whether combined treatments with different mutagens offer anything unique, is disputable (SWIECICKI, 1987). As far as *in-vitro* culture mutagenesis is concerned, methodology appears to be still in somewhat infant stage. The genetic variation observed after certain types of *in-vitro* culture is certainly of interest for plant breeders (SCOWCROFT, 1984; RYAN, 1986). Some researchers conclude that when using *in-vitro* cultures mutagens need not to be applied anymore. But the origin and nature of this so-called somaclonal variation is still not clear (D'AMATO, 1975, 1977, 1978; CARLSON and SMITH, 1977; D'AMATO et al., 1980; BAJAJ et al., 1981; KOOL, 1982; EVANS et al., 1983; CASSELS, GOETZ and AUSTIN, 1983; SCOWCROFT, LARKIN and BREITEL, 1983; CAILLOUX, 1984; D'AMATO, 1986; GOEBEL et al., 1986; NOVAK et al., 1986a, 1988; ZAGORSKA et al., 1986).

III. Achievements of mutation breeding

In 1969, the year we considered as the turning point from primarily radiobiological and fundamental mutation research to practical mutation breeding, we recorded already 117 cultivars derived from induced mutations (SIGURBJOERNSSON and MICKE, 1969). Most of these should be considered as by-products of ca. 40 years of fundamental research rather than as results of mutation breeding. Twenty years later, at least 1000 more mutant varieties have been produced, approved and released for cultivation (MICKE and DONINI, 1982; GOTTSCHALK and WOLFF 1983; DONINI and MICKE, 1984; KONZAK, 1984; MICKE, MALUSZYNSKI and DONINI, 1985; KAWAI, 1986; BROERTJES and VAN HARTEN, 1988;

Table 1.

NUMBER OF RELEASED VARIETIES IN SEED PROPAGATED SPECIES
DEVELOPED THROUGH MUTATION BREEDING

Species	Name	Direct Cross	Total	
<i>Abelmoschus esculentus</i>	okra	1	1	
<i>Agrostis</i> sp.	creeping bent grass	1	1	
<i>Allium cepa</i>	onion	2	2	
<i>Alopecurus pratensis</i>	meadow foxtail	2	2	
<i>Arachis hypogaea</i>	groundnut	16	2	18
<i>Arctium lappa</i>	burdock	4		4
<i>Astragalus huangheensis</i>	shadawang	1		1
<i>Avena sativa</i>	oat	5	9	14
<i>Beta vulgaris</i>	fodder or sugar beet	1		1
<i>Brassica campestris</i>	turnip rape, sarson	1		1
<i>Brassica juncea</i>	oriental mustard	2	1	3
<i>Brassica napus</i>	rapeseed, colza	7	1	8
<i>Brassica pekinensis</i>	Chinese cabbage	2		2
<i>Cajanus cajan</i>	pigeon pea, red gram	4	1	5
<i>Capsicum annuum</i>	vegetable pepper	4	1	5
<i>Cicer arietinum</i>	chickpea	6		6
<i>Citrullus lanatus</i>	watermelon	2		2
<i>Corchorus capsularis</i>	white jute	1	1	2
<i>Corchorus olitorius</i>	tossa jute	5	1	6
<i>Cucumis sativus</i>	cucumber	1	1	2
<i>Curcuma domestica</i>	turmeric	2		2
<i>Cyperus malaccensis</i>	chinese matgrass	1		1
<i>Dolichos lablab</i>	hyacinth bean	1		1
<i>Fagopyrum esculentum</i>	buckwheat	5		5
<i>Festuca pratensis</i>	meadow fescue	3		3
<i>Glycine max</i>	soybean	34	3	37
<i>Gossypium</i> sp.	cotton	13	3	16
<i>Helianthus annuus</i>	sunflower	1		1
<i>Hibiscus</i> sp.	roselle	4		4
<i>Hordeum vulgare</i>	barley	32	106	138
<i>Juncus effusus</i>	mat rush	2		2
<i>Lactuca sativa</i>	lettuce	2		2
<i>Lens culinaris</i>	lentil	1		1
<i>Lepidium sativum</i>	cressl	1		1
<i>Lespedeza cuneata</i>	lespedeza	1	1	2
<i>Linum usitatissimum</i>	linseed	2	3	5
<i>Lolium</i> sp.	ryegrass	1		1
<i>Luffa acutangula</i>	ridged gourd	1		1
<i>Lupinus albus</i>	white lupine	4	2	6
<i>Lupinus angustifolius</i>	blue lupine	1		1
<i>Lupinus cosentinii</i>	sand plain lupine		1	1
<i>Lupinus luteus</i>	yellow lupine	1	3	4
<i>Lycopersicon esculentum</i>	tomato	7	3	10
<i>Momordica charantia</i>	bitter gourd	1		1
<i>Nicotiana tabacum</i>	tobacco	2	5	7
<i>Onobrychis vicifolia</i>	sainfoin	1		1
<i>Ornithopus sativus</i>	serradella	1		1
<i>Oryza sativa</i>	rice	187	64	251
<i>Panicum miliaceum</i>	proso millet	1		1
<i>Pennisetum americanum</i>	pearl millet	3		3
<i>Phaseolus vulgaris</i>	French bean, kidney bean	13	4	17
<i>Pisum sativum</i>	pea	7	11	18
<i>Ricinus communis</i>	castor bean	2	1	3

Table 1. (Contd.)

Species	Name	Direct Cross	Total
<i>Secale cereale</i>	rye	4	4
<i>Setaria italica</i>	foxtail millet	7	7
<i>Sesamum indicum</i>	sesame	3	3
<i>Sinapis alba</i>	mustard	3	1 4
<i>Solanum melongena</i>	eggplant	4	4
<i>Sorghum bicolor</i>	sorghum	4	1 5
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	St. Augustine grass	2	2
<i>Trifolium alexandrinum</i>	Egyptian clover	1	1
<i>Trifolium incarnatum</i>	crimson clover	1	1
<i>Trifolium pratense</i>	red clover	1	1
<i>Trifolium subterraneum</i>	subterranean clover	1	1
<i>Triticum aestivum</i>	bread wheat	90	14 104
<i>Triticum turgidum</i>	durum wheat	7	15 22
<i>Vicia faba</i>	faba bean	5	1 6
<i>Vigna angularis</i>	adzuki bean	1	1
<i>Vigna mungo</i>	black gram	1	1 2
<i>Vigna radiata</i>	mungbean, green gram	9	9
<i>Vigna unguiculata</i>	cowpea	8	8
<i>Zea mays</i>	maize	7	24 31
<i>Ziziphus mauritiana</i>	Indian jujube	2	2
		567	285 852

Table 2.

NUMBER OF RELEASED VARIETIES DEVELOPED THROUGH INDUCED MUTATIONS
IN VEGETATIVELY PROPAGATED CROP PLANTS AND IN ORNAMENTAL PLANT SPECIES

Fruit plants	<i>Carica papaya</i>	papaya	1
	<i>Citrus grandis</i>	grape fruit	1
	<i>Citrus reticulata</i>	mandarin/tangerin	2
	<i>Citrus sp.</i>	orange	2
	<i>Eriobotrya japonica</i>	loquat	1
	<i>Ficus carica</i>	fig	1
	<i>Hippophaea rhamnoides</i>	buckthorn	1
	<i>Malus pumila</i>	apple	8
	<i>Musa sp.</i>	banana	1
	<i>Olea europaea</i>	olive	1
	<i>Prunus armeniaca</i>	apricot	1
	<i>Prunus avium</i>	sweet cherry	7
	<i>Prunus cerasus</i>	sour cherry	4
	<i>Prunus domestica</i>	plum	1
	<i>Prunus dulcis</i>	almond	1
	<i>Prunus persica</i>	peach	2
	<i>Punica granatum</i>	pomegranate	2
	<i>Ribes nigrum</i>	black currant	2
	<i>Vitis vinifera</i>	grape	1

40

Table 2. (contd.)

Other vegetatively propagated plants	Cymbopogon winterianus	citronella	6
	Cynodon sp.	Bermuda grass	3
	Eremochloa ophiuroides	centipedegrass	1
	Ipomoea batatas	sweet potato	2
	Mentha arvensis	mint	1
	Mentha piperita	peppermint	2
	Morus alba	mulberry	3
	Populus trichocarpa	poplar	1
	Saccharum sp.	sugarcane	6
	Solanum khasianum		1
	Solanum tuberosum	potato	3
			<hr/>
			29
Ornamental Plants	Abelia grandiflora	abelia	1
	Achimenes sp.	achimenes	8
	Alstroemeria sp.	alstroemeria	24
	Antirrhinum sp.	snapdragon	4
	Begonia sp.	begonia	25
	Bougainvillea sp.	bougainvillea	8
	Calathea crocata	calathea	1
	Canna indica	canna lilies	3
	Chrysanthemum sp.	chrysanthemum	169
	Dahlia sp.	dahlia	34
	Dianthus sp.	carnation	17
	Euphorbia fulgens	euphorbia	1
	Ficus benjamina	fig	2
	Forsythia x intermedia	forsythia	2
	Gladiolus sp.	gladiolus	3
	Guzmania peacockii	guzmania	1
	Hibiscus sp.	hibiscus	3
	Hoya carnosa	hoya	4
	Hyacinthus sp.	hyacinth	1
	Kalanchoe sp.	kalanchoe	3
	Lagerstroemia indica	crapemyrtle	2
	Lantana depressa	wild sage	1
	Lilium sp.	lily	2
	Malus sp.	apple (ornamental)	1
	Pelargonium grandiflorum	geranium	1
	Polyanthes tuberosa	tuberose	2
	Portulaca grandiflora	portulaca	11
	Rhododendron sp.	azalea	15
	Rosa sp.	rose	29
	Sainpaulia sp.	African violet	1
	Streptocarpus sp.	streptocarpus	21
	Tulipa sp.	tulip	6
	Weigela sp.	weigela	3
		<hr/>	
		409	

FAO/IAEA Mutation Breeding Newsletter). Many of them are directly utilized mutants, but an increasing number of varieties results from cross breeding with induced mutants. Table 1 and 2 list those varieties that we have learned about to the end of 1989. The varieties of agricultural crops have all been officially tested and approved. There are certainly more varieties that we have not heard about, particularly from private commercial breeders.

Table 3.

NUMBER OF RELEASED VARIETIES DEVELOPED THROUGH
INDUCED MUTATIONS IN DIFFERENT COUNTRIES

Countries	Seed Propagated Plants			Vegetatively Propagated Plants			Seed + Veget. Propagated TOTAL (3+7)	
	Cereals	Other (1+2)	Total (1+2)	Decora- tive	Fruits	Other		Total (4+5+6)
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)
Algeria		1	1					1
Argentina	1	2	3		1		1	4
Australia	2	4	6					6
Austria	13	1	14		1		1	15
Bangladesh	2	5	7					7
Belgium		2	2	18		1	19	21
Brazil	29	1	30					30
Bulgaria	12	7	19		1		1	20
Burkina Faso	1		1					1
Burma	2	2	4					4
Cameroon		3	3					3
Canada	2	5	7	4	8		12	19
Chile	1		1					1
China	206	43	249	7	4	4	15	264
Costa Rica		1	1					1
Côte d'Ivoire	16		16					16
Czechoslovakia	31	2	33	1			1	34
Denmark	5		5					5
Egypt		1	1					1
Finland	10		10					10
France	5	2	7	14	7		21	28
Germany, FRG&GDR	27	8	35	50	1		51	86
Greece	1		1					1
Guyana	26		26					26
Haiti	1		1					1
Hungary	4		4	1			1	5
India	35	65	100	84		12	96	196
Indonesia	3	3	6					6
Italy	11	8	19		2	2	4	23
Japan	40	25	65	18		4	22	87
Kenya		2	2					2
Korea, Rep. of	2	3	5					5
Netherlands		2	2	169			169	171
Norway	2		2					2
Pakistan	4	7	11					11
Philippines	3		3					3
Poland		13	13					13
Portugal	1		1					1
Senegal	2		2					2
Sri Lanka	1		1					1
Sweden	15	6	21					21
Switzerland	1		1					1
Thailand	3	1	4	3	1		4	8
Togo	1		1					1
United Kingdom	17		17	1			1	18
USA	30	9	39	27	1	8	36	75
USSR	37	33	70	18	8		26	96
Vietnam	6	3	9					9
Yugoslavia		1	1					1

Table 4.

NUMBER OF MUTANT VARIETIES DERIVED FROM USING DIFFERENT MUTAGENS

Mutagen	Seed Propagated Plants			Vegetatively Propagated Plants				TOTAL (3+7)
	Cereals	Other	Total (1+2)	Decora- tive	Fruits	Other	Total (4+5+6)	
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	
Gamma rays	244	122	366	166	24	14	204	570
X-rays	29	36	65	213	4	10	227	292
Neutrons	26	10	36	9	2	2	13	49
Other radiation	8	7	15	7			7	22
Chemical mutagens	40	41	81	12	1	1	14	95

Table 5.

IMPROVED CHARACTERS REPORTED FOR MUTANT VARIETIES OF SEED PROPAGATED CROP PLANTS

Character	Cereals			Others			Total	
	Direct	Cross	Total	Direct	Cross	Total		
Increased yield		111	137	248	116	15	131	379
Plant architecture:								
- reduced plant height		143	146	289	35	12	47	336
- other characters		77	17	94	70	14	84	178
Resistance:								
- pathogens		119	67	186	38	15	53	239
- pests		5	1	6	6	2	8	14
Earlier maturity		115	49	164	80	8	88	252
Seed characteristics:								
- morphology		27	13	40	25	4	29	69
- quality		49	66	115	52	9	61	176
Other characteristics:								
- adaptability		67	15	82	33	6	39	121
- threshability		4	6	10	6	3	9	19
- easier harvesting					3	1	4	4
- cold tolerance or winter hardiness		13	12	25	5	1	6	31

The increasing number of mutant varieties proves that breeders have begun to recognize mutation induction as a practical tool and have started to exploit its potential. Mutant varieties have been developed and released in at least 48 countries and up to now more than 90% of the varieties derive from radiation-induced mutations (Tab.3 and 4). The majority of mutant varieties belong to cereal species, but it is worth noting that the others represent at least 135 different plant species (Tab.1 and 2). The improved characters carried by those varieties cover a rather wide range (Tab.5). It seems worth noting that "increased yield" is reported for many varieties, which is in contrast to the often heard opinion that a "polygenic character" such as yield cannot easily be improved by mutation induction. Obviously, simply inherited characters like plant architecture or photoperiodic response can have a dramatic positive effect upon yield (MICKE, 1979). Further details about traits improved by mutation induction can be found in the comprehensive review by KONZAK (1984).

Noting the good performance of many mutant varieties in farmers' fields, breeders increasingly become convinced that induced mutants are valuable germplasm for cross breeding (DONINI et al. 1984). Moreover, it may now be more widely recognized that natural genetic resources and ancient varieties - having been established under conditions rather different from today's commercial crop production systems - cannot easily provide all the traits a plant breeder is requested by farmers, processors, traders and consumers, to incorporate into new varieties (FAO/IAEA, 1982b; YAMAGUCHI, 1983).

Following the successful programmes with rice in Japan, with barley in Scandinavia and the CSFR, and with durum wheat in Italy and Austria (SIGURBJOERNSSON, 1976; BOUMA 1977; HAENSEL, 1979; DONINI and ROSSI, 1979; KAWAI, 1980; Anonymous, 1982; DONINI, KAWAI and MICKE, 1984) an impressive example of successful cross breeding with induced mutations has been given by Californian rice breeders (HU, 1973; RUTGER et al., 1976; RUTGER, 1983). Although certain desired traits like semi-dwarf culm length were available in rice germplasm collections, the breeders preferred to induce them in the genetic background of varieties suited to the Californian conditions (Tab. 6)

As far as vegetatively propagated plants are concerned, examples from ornamentals indicate that certain genotypes may yield whole series of commercially interesting mutants (Tab.7). Also recurrent mutagen treatments can be profitable (Fig. 1). This should encourage the deliberate use of mutation breeding in species, where recombination by cross breeding is undesirable or difficult (NYBOM and KOCH, 1965; CAMPBELL and WILSON, 1977; BROERTJES, KOENE and VAN DER VEEN, 1980; FAO/IAEA, 1982a; DONINI and MICKE, 1984; LACEY and CAMPBELL, 1987; BROERTJES and VAN HARTEN, 1988).

There is no doubt that the proper use of induced mutations in plant breeding has become a profitable approach (SATO, 1982). To convince any sceptics one could be attempted to estimate the benefit for farmers or the gain in terms of national economy derived from mutation induction. Such an estimate has been made for durum wheat mutation breeding in Italy and the author concludes that one variety created a benefit of 7 Million US\$ per year, whereas the total cost of research in radiobiology, mutagenesis, cytology, cytogenetics and breeding over 15 years at the Nuclear Research Centre Casaccia was about 3.5 Million US\$ (ROSSI, 1979). However, we consider it futile to make cost/benefit comparisons between various plant breeding methods. The different plant breeding tools are hardly alternatives, but rather should supplement each other, provided that the breeder knows the particular merits and limitations of different approaches.

Table 6.

EXAMPLES OF SUCCESSFUL CROSS BREEDING WITH INDUCED MUTANTS

Original variety	Induced mutant (country, year of release)	Mutant cross derived varieties	Pedigree	Reference MBNL No. page
RICE				
Calrose	Calrose 76 (USA, 1976)	M-7 (USA, 1977)	Calrose 76 x CS-M3	13 19
		M-101 (USA, 1979)	(CS-M3 x Calrose 76) x D31	15 13
		M-301 (USA, 1980)	(Calrose 76 x CS-M3) x M5	18 16
		S-201 (USA, 1980)	(Calrose 76 x CS-M3) x S6	18 16
		M-302 (USA, 1981)	(Calrose 76 x CS-M3) x M5	25 15
		Calpearl (USA, 1981)	Calrose 76 x (Earlirose x IR1318-16)	23 18
		Calmochi-101 (USA, 1985)	Tatsumi mochi x (M-7 x S6)	28 22
		M-202 (USA, 1985)	(IR-8 x CS-M3) x (10-7 x M-101)	28 21
		M-102 (USA, 1987)	M-201 x M-101	32 28
		Fujiminori	Reimei (Japan, 1966)	Mutsuhonami (Japan, 1973)
Hanahikari (Japan, 1975)	[(/Stripe 136 x Bikei 53/ x 53) x Bikei] x Reimei			21 14
Akihikari (Japan, 1976)	Toyonishiki x Reimei			11 17
Hayahikari (Japan, 1976)	Reimei x Toyonishiki			11 16
Houhai (Japan, 1976)	Kojonishiki x Reimei			21 16
Mutsukaori (Japan, 1981)	Mutsunishiki x Akihikari			21 16
Mutsukomachi (Japan, 1981)	Mutsunishiki x Akihikari			21 16
Akichikara (Japan, 1986)	Hokuriku 101 x Akihikari			32 28
Mutsuhomare (Japan, 1986)	Todoroki-wase x Akihikari			32 28

Table 6. (contd.)

Original variety	Induced mutant (country, year of release)	Mutant cross derived varieties	Pedigree	Reference MBNL No. page
<u>BARLEY</u>				
Valticky	Diamant (CSSR, 1965)	Ametyst (CSSR, 1972)	[Voldagsen x (Domen x /Valticky x Hanacky jubiel./)] x Diamant	10 17
		Favorit (CSSR, 1973)	Diamant x Firl. Union	10 18
		Trumpf (GDR, 1973)	Diamant x several sources of disease resistance	9 14
		Hana (CSSR, 1973)	Alsa x Diamant	10 17
		Nadja (GDR, 1975)	Diamant x several sources of disease resistance	9 15
		Rapid (CSSR, 1976)	{/Voldagsen x Kneifl/ x Diamant} x Denar	9 14
		Atlas (CSSR, 1976)	S55 /Stupice line/ x Diamant	10 14
		Diabas (CSSR, 1977)	Cross with Diamant	13 19
		Spartan (CSSR, 1977)	Diamant x (/Valticky x Monte Christo/ x Ekonom)	14 11
		Safir (CSSR, 1978)	{/Valticky x Kneifel/ x Diamant} x Arabische G	14 11
		Gerlinde (GDR, 1979)	complex cross incl. Diamant	32 24
		Grit (GDR, 1979)	complex cross, incl. Diamant	32 24
		Lada (GDR, 1979)	complex cross incl. Diamant	32 25
		Consista (GDR, 1979)	complex cross, incl. Diamant	32 23
		Fatran (CSSR, 1980)	cross with Diamant	31 21
		Opal (CSSR, 1980)	(Ametyst x Palestine) x Sladar	31 23
		Karat (CSSR, 1981)	several sources of disease resistance x Diamant	31 22
		Kristal (CSSR, 1981)	Roral x Rapid	31 23
		Salome (GDR, 1981)	complex cross, incl. Diamant	32 25
		Berta (Austria, 1982)	Trumpf x Medina	20 17
Dera (GDR, 1982)	complex cross, incl. Diamant	32 24		
Horal (CSSR, 1982)	cross with Diamant	31 21		
Rubin (CSSR, 1982)	cross with Diamant	31 24		

Tamina (GDR, 1982)	complex cross incl. Diamant	32	26
Beaulx (UK, 1983)	Trumpf x Georgie	34	30
Cromarty (UK, 1983)	Aramir x Trumpf	34	30
Doublet (UK, 1983)	Triumph x Goldspear	30	22
Donan (UK, 1983)	Ark Royal x Trumpf	34	30
Heriot (UK, 1983)	Triumph x HB 855/467/8	30	22
Mars (CSSR, 1983)	Cross with Diamant	31	23
Jutta (Austria, 1983)	Trumpf x Malta x Aramir	29	23
Nebi (GDR, 1983)	complex cross, incl. Diamant	32	25
Bonus (CSSR, 1984)	several sources of disease resistance x Diamant	31	21
Defra (GDR, 1984)	complex cross, incl. Diamant	32	24
Dorina (GDR, 1984)	complex cross, incl. Diamant	32	24
Femina (GDR, 1984)	complex cross, incl. Diamant	32	24
Ilka (GDR, 1984)	complex cross, incl. Diamant	32	25
Raskad (USSR, 1984)	Trumpf x Temp	31	22
Kredit (CSSR, 1984)	Nadja x KM 1192 (both Diamant derivatives)	31	23
Nairn (UK, 1985)	Trumpf x HB 855/467/8	34	30
Zenit (CSSR, 1985)	KM 1402 x Karat	31	24
Corniche (UK, 1985)	complex cross, incl. Diamant	32	23
Lenka (GDR, 1985)	complex cross, incl. Diamant	32	25
Camargue (UK, 1986)	complex cross, incl. Diamant	32	23
Carmen (Austria, 1986)	Trumpf x Aramir x Nota x Volla x Annmarie	29	23
Orbit (CSSR, 1986)	complex cross, incl. Diamant	31	23
Maresi (GDR, 1986)	complex cross, incl. Diamant	32	25
Robin (Austria, 1986)	Trumpf x Maris Mink	29	23
Spirit (GDR, 1986)	complex cross, incl. Diamant	32	25
Delita (GDR, 1987)	complex cross, incl. Diamant	32	23
Derkado (GDR, 1987)	complex cross, incl. Diamant	32	24
Perun (CSSR, 1987)	HE 1728 x Karat	31	23
Amalia (Austria, 1988)	Trumpf x Ho 465 x CF 25	33	24
Comtesse (Austria, 1988)	74195 x Trumpf x 5238-8-74 x Aramir	33	24
Bonus	Mari		
(Sweden, 1962)	Kristina (Sweden, 1969)	Domen x Mari	*)
	Mona (Sweden, 1970)	Mari x Monto Cristo	*)
	Eva (Sweden, 1972)	Mari x Birgitta	7 12

Table 6. (contd.)

Original variety	Induced mutant (country, year of release)	Mutant cross derived varieties	Pedigree	Reference MBNL	
				No.	page
		Salve (Sweden, 1974)	Mari x Birgitta	7	12
		Hankkija's Eero (Finland, 1975)	Mari x Otra	7	13
		Vega Abed (Denmark, 1977)	LoFa Abed x Kristina	34	30
		Stange (Norway, 1978)	Ingrid x Mari	12	14
		Pernilla (Sweden, 1979)	[(Birgitta x Mari) x (/Opal x Vega/ x Bladaggig ur Gull)] x Birgitta	19	15
		Jenny (Sweden, 1980)	Kristina x (Hellas x /Pallas Rupee/)	19	15
		Kustaa (Finland, 1980)	(/Mari x Monte Christo/ x Impala) x Kristina	19	15
		Gunnar (Denmark, 1982)	Kristina x (Mari x 57510-44) x x A61718	33	24
		Tyra (Norway, 1988)	Sold x SVA71164 {both derivatives of Mari}	33	25
		Troja (Sweden, 1981)	A61657 x (Mari ⁵ x triple awn lemma)	25	11
		Lina (Sweden, 1982)	LoFa x (A6564 x /Mari backcrossed x Multan/)	25	11
<u>DURUM WHEAT</u>					
Cappelli	Castelporziano (Italy, 1968)	Tito (Italy, 1975)	Castelporziano x Lakota	6	14
		Augusto (Italy, 1976)	(Castelporziano x Lakota) x Castel del Monte	10	14
		Probstdorfer Miradur (Austria, 1978)	Castelporziano x Adur	13	20
		Grandur (Austria, 1980)	Adur x Castelporziano	16	18
		Lozen 76 (Bulgaria, 1982)	(788 x Castelporziano) x Castelporziano	20	18

Signadur (Austria, 1984)	Castelporziano x Pandur	26	15
Zevryana (Bulgaria, 1986)	(788 x Creso) x Castelporziano	33	33
Sredetz (Bulgaria, 1988)	(788 x Castelporziano)	33	32

PEA

Line 5/2

Wasata (Poland, 1979)	Sum (Poland, 1979)	Porta x Wasata	15	13
	Hamil (Poland, 1981)	Wasata x 1.6 L/78	18	17
	Milewska (Poland, 1983)	Gome x (Wasata x Biala)	26	14
	Mihan (Poland, 1983)	(Wasata x Biala) x Neugatersleben	26	14
	Ramir (Poland, 1985)	Sum x Flavanda	26	14
	Jaran (Poland, 1986)	Aschersleben x (Wasata x x Wiekolistna)	30	26
	Heiga (Poland, 1986)	Hamil x Delisa II	30	26
	Miko (Poland, 1989)	Hamil x Cud Ameryki	35	40

*) Sigurbjörnsson and Micke, 1974
MBNL = FAO/IAEA Mutation Breeding Newsletter

Table 7.

EXAMPLES OF ORNAMENTAL PLANT VARIETIES WHICH AFTER IRRADIATION
ORIGINATED SEVERAL MUTANT VARIETIES

Original variety	Mutant obtained	Improved attributes
<u>Achimenes</u>		
Paul Arnold	Compact Arnold	more compact growth habit
	Cupido	compact growth habit, freely flowering
	Early Arnold	1-2 week earlier flowering
	Orion	early flowering, larger flowers
	Springtime	1-2 week earlier flowering
<u>Alstroemeria</u>		
Orchid Flower	Canaria stagula	yellow flower colour
	White Wings staretto	white flower, yellow ears
	Yellow Tiger stavero	yellow flower colour with striking black stripes
	Zebra stazeb	heavily striped flowers
Carmen	Capitol	salmon-pink flower colour
	Fanfare	red flower colour
	Purpur Joy	dark purple-red flower colour, short stems
	Result	bright red flower colour
	Trident	pink flower colour
	Valiant	light red flower colour
	Zenith	orange-red flower colour
<u>Begonia</u>		
Aphrodite Rose	Aphrodite Joy	bright pink ruffled flowers, vigorous
	Aphrodite Twinkles	pink flowers, dwarf, slow growing
	Aphrodite Peach	peach coloured flowers, very floriferous
	Enchantress	light rose-red ruffled flowers
	Mikkel Limelight	white, large flowers, very vigorous
	Elegance	very large double flowers, pink; ruffled edges; propagates by leaf cuttings, except during summer
	Fantasy	upright, compact, slow growing; leaf propagated, deep rose-red colour
	Red Elegance	large double flowers; red ruffled petal edges; vigorous
	Rose Elegance	large rose-red double flowers; ruffled petals; vigorous
	<u>Chrysanthemum</u>	
Privet zime	Jupiter	cream-yellow inflorescence
	Mercury	lilac-violet flower
	Milky way	white inflorescence
	Mars	orange inflorescence
	Plutonii	pale pink inflorescence
Redemine	Blue Redemine	dark pink flower colour
	Bronze Redemine	bronze flower colour
	Funny Redemine	white flower colour with red centre
	White Redemine	white flower colour
	Yellow Redemine	yellow flower colour

Table 7. (Contd.)

Original variety	Mutant obtained	Improved attributes
Undaunted	Aruna	dark reddish inflorescence
	Ashankit	semi-quilled and fringed ray-florets
	Kunchita	incurved flower heads
	Kanak	dark brown inflorescence
	Nirbhaya	lighter mauve, semi-quilled and fringed ray-florets
	Nirbhik	lighter mauve, almost flat and fringed ray-florets
	Shafali	light reddish, incurving to incurved flower heads
	Svarnim Thalar	light brown inflorescence almost flat and fringed ray-florets
<u>Dahlia</u>		
Salmon Rays	Gracieuse	violet-mauve flower colour, spider cactus type
	Rotonde	true pink flower colour and larger blooms
	Ornamental Rays	apricot flower colour and larger blooms
	Selection	larger blooms and longer stems, colour unchanged
Arthur Godfrey	Autumn Harmony	cadmium-orange with scarlet centre
	Dutch Visit	orange red, bloom 30 cm diameter
	Explosion	blood red with yellow centre
	Holland Jubilee	light orange flower colour
	Motive	purple flower colour
	Progression	brick-red flower colour
	Rosy Mist	empire-rose flower colour
	Temptation	dark lacquer-red giant flowers
Aztec	Adegio	orange flower colour
	Allegro	light purple flower colour
	Altamira	orange and red stripes
	Amalfi	light and bright red colour
	Annibal	dark purple flower colour
<u>Rose</u>		
Contempo	Tangerine Contempo	tangerine-orange flower colour
	Yellow Contempo	yellow flower colour
Mario	Dark Mario	dark pink flower colour
	Orange Mario	orange flower colour
Queen Elisabeth	Flamingo Queen	salmon-pink flower colour
	Paula	dusty coral flower colour
	Saroda	very light pink flower colour
<u>Rhododendron</u>		
De Waele's Favorite	Pastorale	bluish red with narrow white edge
	Sierra Nevada	yellow red flower colour with narrow white edge
	Mevr. R. de Loose	yellow red flower colour with white edge

Table 7. (contd.)

Original variety	Mutant obtained	Improved attributes
Streptocarpus		
Constant Nymph	Mini Nymph	compact growth, very freely flowering
	Blue Nymph	light blue flower colour
	Netta Nymph	dark blue netted flower
	Cobalt Nymph	dark blue flower, compact plant
	Purple Nymph	purple flower, larger
	Violetta	dark lilac flowers
	Kefora	dark blue flowers
	Mutara	dark blue "papilionaceous"
	Margaret	very freely flowering during winter
	Minidor	from "Mini Nymph", pale blue, shorter
	White Windor	from "Margaret", white flower
	Blue Windor	from "Margaret", pale blue
	Dark Windor	from "Margaret", dark blue, smaller leaves

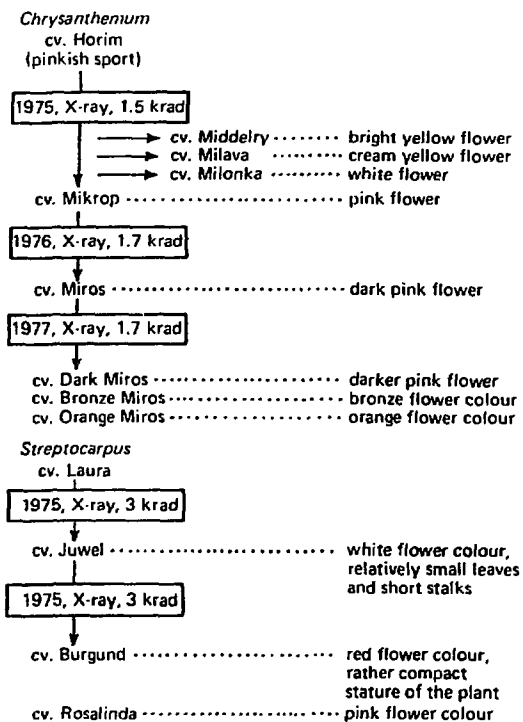


Figure 1 Examples of the result of recurrent irradiation

C. Conclusions and outlook

Classical mutation breeding

Although since Darwin every student learns that mutations are the foundation of natural evolution (GUSTAFSSON and VON WETTSTEIN, 1958; OHTA, 1974), the exploitation of induced mutations for "man guided evolution" was hampered by scepticism for many years. It was the consequence of unrealistic expectations as well as lack of knowledge about the phenomenon of mutation. Fortunately, mutation research itself has contributed much to improve the understanding of the molecular basis for hereditary plant characteristics (KONZAK et al., 1973; KUENZEL and SCHOLZ 1972; MAC KEY, 1981). Fifty years of experiences led to the conclusion that there is nothing miraculous and nothing disastrous about induced mutations: There are certain prospects and certain limitations, which, if known, will guide the breeder to make the right use of this tool (BROCK, 1971, 1977; KAWAI, 1983, 1986; MALUSZYNSKI, 1990).

Induced mutations have their most prominent place when an otherwise good cultivar is to be improved in only one easily recognizable character, leaving the rest of the genotype essentially untouched. When dealing with cultivars of a vegetatively propagated crop species, that may be highly heterozygous and cannot be crossed easily, this aspect is particularly relevant.

Another appropriate area for using induced mutations would be the generation of more genetic variability for selection and cross-breeding. This often would mean re-creation of genetic variability, that was lost by too rigid selection or by narrow-base germplasm introduction.

In the past, it has often not been appreciated that mutagenesis will provide a chance for totally unselected genetic variability including a lot of rubbish but, on the other hand, allowing identification of traits that were at a selection disadvantage under natural or past cultural conditions. There is an increasing number of such traits that recently became economically interesting. A typical example may be the alteration of the fatty acid composition in soybean, linseed and rapeseed (BRUNKHAUS-JUNG and ROEBBELEN, 1987; WILCOX et al., 1984; ROY and TARR, 1987; GREEN and MARSHALL, 1984; GREEN, 1986) and a number of other changes in product quality desired by industrial users (FAO/IAEA, 1982b; HIRSINGER and ZOEBELEIN, 1989; JACOBSEN et al., 1989). Closely related to this aspect would be attempts to adapt non-cultivated plant species to the peculiar conditions of modern cultivation and the requirements of crop utilization by man. One subject matter, interesting under many aspects is the mutational alteration of symbiotic relations between bacteria and grain legumes to upgrade the nitrogen supply derived from fixation to the levels required by high yielding cultivars and at the same time introducing tolerance of the fixation process to high levels of soil nitrogen (JACOBSEN, 1984; CAROLL et al., 1985; ENGVILD, 1987). Our crop plants passed through something like 100 million years of natural selection and about 10 000 years of domestic selection under conditions that were in several respects quite different from a farmer's field in the 20th Century (SCHWANITZ, 1971; SMITH, 1971; OHTA, 1974; BARIGOZZI, 1986). It would seem a marvellous success if plant domestication by mutagenesis and selection could be achieved in 20-30 years. The question is only whether there are institutions having enough patience and continuity of funding (FAO/IAEA, 1988b).

Under specific circumstances, chromosomal reconstruction, gene duplication and other kinds of gene manipulation might be a reason for the plant breeder to resort to mutagenesis (HAGBERG et al. 1972; KUENZEL and SCHOLZ, 1972; FAO/IAEA, 1977a pp. 193-199; KIMBAL, 1987; MALUSZYNSKI, 1990).

It is certainly not an over-optimistic statement to say that there is virtually no mutation that cannot be obtained from experimental mutagenesis,

provided that the effectively mutagenized population is large enough and the appropriate means for detection and selection of the desired changes are applied. However, experimental mutagenesis can in no way ever provide the breeder with all the favourable groups of genes and co-adaptive gene complexes that resulted from numerous generations of combined action of mutation, hybridization and selection. Therefore, it is mandatory to preserve as much as possible the richness of wild and cultivated germplasm (HARLAN, 1956; FRANKEL, 1977). This, no doubt, will be expensive but there is no alternative.

Mutation breeding and genetic engineering

The intentional, skillfull construction of desired genotypes should be called "genetic engineering". In this sense, one must regard modern plant breeders as genetic engineers in contrast to the ancient man, who first simply chose the best among nature's variant plants and later with intuition and a good deal of luck undertook some successful hybridization. A breeder who follows an ideotype concept or has set up an array of breeding objectives which he tends to reach by subjecting available germ plasm and induced mutants to a system of recombination and selection acts like a good engineer (BROCK, 1977). Unfortunately in present-day terminology there is a tendency to reserve the term "genetic engineering" only to in-vitro manipulation of genetic resources.

Advances in molecular genetics can be expected to widen the array of tools available for plant breeding. The transfer of genes among non-related species is technically feasible (PEACOCK, 1984). For the breeder, however, the crucial problem remains the identification of loci responsible for desired characteristics (DAY, 1984). It is obvious that such gene technology will face severe limitations insofar as it can focus mainly on individually recognizable "major genes", a familiar problem for the mutation breeder (FUJII, 1981). There are many other technical problems, some of which may be overcome with further technology advances (MUELLER and METTIN, 1988).

As part of modern biotechnology, in-vitro culture of plants also undergoes a rapid development. These techniques offer now a number of advances also for mutation breeding. They may accelerate mutation breeding by rapid clonal propagation of interesting mutants for further evaluation. For many species such "micro-propagation" techniques are already well established, using apical shoot tips, meristems, various explants or even cell suspensions (HUGHES, HENKE and CONSTANTIN, 1978; Anonymous, 1984; NOVAK et al., 1986b; SONNINO et al. 1986). Shoot tip culture apparently can provide the additional benefit of virus-free propagation, but a major problem associated with certain types of "micro-propagation" is genetic instability, often called "soma-clonal variation" as mentioned before (NOVAK and VYSTOT, 1975; D'AMATO, 1975, 1978; 1986; ORTON, 1980; EVANS et al., 1983; MEINS, 1983; CAILLOUX, 1984). This genetic variation, disturbing the plant propagators as well as the gene banks in their task of genetically intact germplasm preservation (BAJAI, 1986), is advocated by others as being of interest for plant breeders (NICKELL, 1977; WASAKA, 1979; SHEPARD, BIDNEY and SHAHIN, 1980; DAY, 1980; THOMAS et al., 1982; SCOWCROFT, LARKIN and BRETTEL, 1983; SEMAL, 1986; YOBOUE, 1986). So far, little useful practical results have been reported (SCOWCROFT, 1984; CAILLOUX, 1984), but there are strong efforts to use in-vitro-generated variation in combination with in-vitro selection for obtaining plants tolerant to toxins, herbicides, temperature stress, etc. (NABORS et al., 1975; DIX and STREET, 1976; CHALEFF, 1981; INGRAM 1983; FAO/IAEA, 1985; BOLIK et al., 1986; INGRAM and MACDONALD, 1986; and others). The question arises, whether this in-vitro originating variation could substitute for variation obtainable from mutagen application (THOMAS, KING and POTRYRUS, 1979; GAVAZZI et al., 1987). Additional mutagen application can increase "somaclonal variation" four-fold (MALIGA et al., 1981), but there is too little experience for deciding, whether such increases are desirable from the point of view of using genetic variants in plant breeding (FAO/IAEA, 1986).

There is only limited experience in applying radiation or chemical mutagens to in-vitro cultured plant material (ERIKSSON, 1967; MEE, NICKELL and HEINZ, 1969; BAJAJ, SAETTLER, ADAMS, 1970; HOWLAND and HART, 1977; MALIGA, 1980; DEVREUX et al., 1986; DURON and DECOURTYE, 1986; NOVAK et al. 1990) and few reports about successful selection of mutants after in-vitro application of mutagens (MALEPSY, CORDUAN and PRZYBECKI, 1977; CORNU et al., 1977; MALIGA, 1980; BOUHARMONT and DABIN, 1986; KLEFFEL et al., 1986).

A major advantage is expected for mutation breeding by using haploids, usually derived from anther cultures (NITSCH, 1972; KASHA, 1974; OONO, 1975; NITSCH and WENZEL, 1977; MC COMB, 1979; HAN, 1984; SHARP et al., 1984; MALUSZYNSKI, 1989). Here, mutant traits may be identified without going through the gametophyte phase (DEVREUX and SACCARDO, 1971). When subsequently diploidized, such mutants will be homozygous and ready for propagation to be further evaluated in the field (KUO, 1986; ZHENG et al., 1986a). Of course not all characters can be selected in haploid plants (e.g. because of sterility). Nevertheless, mutagens applied to haploids with subsequent diploidization could offer an advantage, as all M_2 plants would be homozygous and thus discrimination between mutated and non-mutated plants made easier than in normally segregating progenies (e.g. when chemical analysis is required in screening for grain quality characteristics). Induced mutations also have a useful application in terms of providing marker genes for identification of fused protoplasts in somatic hybridization (MALIGA, 1980; MALIGA et al, 1981; DOUGLAS, 1986) and for improving the applicability of RFLP techniques in plant breeding (BECKMANN and SOLLER, 1986; MALUSZYNSKI, 1990).

Exciting, of course, would be the possibility of using haploid cell suspensions for mutation breeding (BINDING, 1972; SCHIEDER, 1976) but at the present state of the art, the excitement will be dampened by problems of plant regeneration from single cells. Great strides in technological development will have to be made before a mutation breeder's dream will be reality:

- to use virtually unlimited numbers of individuals (cells) for mutagen treatment
- to have these individuals in haploid stage so that dominant and recessive alleles are equally expressed
- to apply microbiological techniques of single cell in-vitro selection to such mutagenized plant cell populations
- to have no difficulties in regenerating plants from selected cells, and finally
- to use "micro-propagation techniques" for advancing selected mutant material quickly to the stage of field evaluation.

Eventually, gene technology may open the avenue for extracting certain, particularly important genes from a plant genome, mutating them outside the cell in the desired direction and placing them into the original or another plant genome, thus ultimately fulfilling another old dream of "directed mutagenesis" (SMITH, 1961).

In the meantime mutation breeders should be concerned with improving economic aspects of "classical" mutation breeding procedures. More emphasis certainly will have to be placed upon efficient selection based upon more precisely defined selection criteria (FAO/IAEA, 1984). Here, the plant breeder will have to rely upon considerable advances in both plant physiology and molecular genetics.

There is no longer a need (as may have been 50 years ago) to prove that mutagens are indeed mutagenic. Therefore the breeder may apply mutagens to heterozygous plant material, particularly F_1 hybrids, by which not only twice as many different alleles as in homozygotes may be exposed to the mutagen but also advantages can be drawn from increased gene recombination (HE

et al., 1986; GAJ and MALUSZYNSKI, 1986; WANG et al., 1986; ZHEN et al., 1986). As a result of the rapid augmentation of technical capabilities one can expect that plant breeders will increasingly pay attention to individual gene manipulation, gene mutation and genome reconstruction, not only in the cell nucleus but also in the cytoplasm (IAEA, 1981; MUELLER and METTIN, 1988; BURR and BURR, 1989). It may therefore not be exaggerated to state that mutation breeding is just beginning to play a major role in plant breeding.

REFERENCES

- ABDEL-HAFEZ, A.A.G.I. and ROEBBELEN, G. (1979). Differences in partial resistance of barley to powdery mildew (Erysiphe graminis DC. F.sp. hordei Marchal) after chemomutagenesis. I. Screening of mutants under field conditions. Z. Pflanzenz. **83**, 321-339
- ABDEL-HAFEZ, A.A.G.I. and ROEBBELEN, G. (1981). Differences in partial resistance of barley to powdery mildew (Erysiphe graminis DC. F.sp. hordei Marchal) after chemomutagenesis. III. Agronomic performance of the mutants. Z. Pflanzenz. **86**, 99-109
- AHNSTROEM, G. (1989). Mechanism of mutation induction. In: Science for Plant Breeding (Proc. of the 12th Congress of EUCARPIA), Parey, Berlin p.151-160
- ALLARD, R.W. (1960). Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons Inc. New York, London
- ANANDAKUMAR, C.R. and SREE RANGASAMY (1986). Heterosis and selection indices in rice. Egypt. J. Genet. Cytol. **14**, 123-132
- ANONYMOUS (1982). Breeding of Varieties by Use of Radiations. Gamma Field Symposia No. 21. Institute of Radiation Breeding NIAR, MAFF. Ohmiya-machi, Ibaraki-ken, Japan
- ANONYMOUS (1984). International Symposium "Plant Tissue and Cell Culture-Application to Crop Improvement", Olomouc, Czechoslovakia, 24-29 September 1984
- ARIAS, J. and FREY, K.J. (1973). Grain yield mutations induced by ethyl methanesulfonate treatment of oat seed. Radiation Botany **13**, 73-85
- AUERBACH, C. (1961). Chemicals and their effects. Mutation and Plant Breeding, Washington D.C. p. 120-144
- AZIZ, A., ABDEL-HAFEZ, G.I. and ROEBBELEN, G. (1980). Differences in partial resistance of barley to powdery mildew (Erysiphe graminis DC f.sp. hordei Marchal) after chemomutagenesis. II. Reaction of mutants to pathotypes. Euphytica **29**, 755-768
- BAJAJ, Y.P.S. (1986). In-vitro preservation of genetic resources - techniques and problems. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 43-57
- BAJAJ, Y.P.S., RAM, A.K., LABANA, K.S. and SINGH, H. (1981). Regeneration of genetically variable plants from the anther-derived callus of Arachis hypogaea and Arachis villosa. Plant Science Letters **23**, 35-39
- BAJAJ, Y.P.S., SAETTLER, A.W. and ADAMS, M.W. (1970). Gamma irradiation studies on seeds, seedlings and callus tissue cultures of Phaseolus vulgaris L. Rad. Botany **10**, 119-124
- BALKEMA, G.H. (1971). Chimerism and Diplontic Selection. (Doctor's thesis, Landbouwhogeschool Wageningen). A.A. Balkema, Rotterdam
- BALKEMA, G.H. (1972). Diplontic drift in chimeric plants. Radiation Botany **12**, 51-55
- BARIGOZZI, C. (Ed.). The Origin and Domestication of Cultivated Plants. (Proc. of a symposium 25-27 November 1985 Rome) Elsevier, Amsterdam 1986
- BECKMANN, J.S. and SOLLER, M. (1986). Restriction fragment length polymorphism in plant genetic improvement. Oxford Surveys of Plant Molecular and Cell Biology **3**, 195-250
- BHATIA, C.R., MURTY, G.S.S., MOULI, C. and KALE, D.M. (1986). Regeneration of M₁ plants from 'de-embryonated' cotyledons to modify diplontic selection. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant

- Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna STI/PUB/698 p. 419-427
- BINDING, H. (1972). Selektion in Kalluskulturen mit haploiden Zellen. Z. Pflanzenz. 67, 33-38
- BIRD, R. and NEUFFER, M.G. (1987). Induced mutations in maize. In: Plant Breeding Reviews (5), 139-180, J. Janick (ed.). Van Nostrand Reinhold, New York
- BOLIK, M., FROUGHI-WEHR B., KOEHLER, F., SCHUCHMANN, R. and WENZEL, G. (1986). In-vitro selection for disease resistance in potato and barley. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 275-285
- BOROJEVIC, K. (1966). Studies on radiation-induced mutations in quantitative characters of wheat (Triticum vulgare). In: Mutations in Plant Breeding. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 15-38
- BOUHARMONT, J. et DABIN, P. (1986). Application des cultures in-vitro à l'amélioration du Fuchsia par mutation. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna, 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 339-347
- BOUMA, J. (1977). Highly efficient spring barley varieties originating from the mutant cultivar "Diamant". Mutation Breeding Newsletter No. 10, 6. International Atomic Energy Agency, Vienna
- BROCK, R.D. (1965). Induced mutations affecting quantitative characters. In: Use of Induced Mutations in Plant Breeding. Pergamon Press, London, pp. 251-264
- BROCK, R.D. (1971). The role of induced mutations in plant improvement. Radiation Botany 11, 181-196
- BROCK, R.D. (1977). Prospects and perspectives in mutation breeding. In: Genetic Diversity in Plants. (Edit. A. Muhammed, R. Aksel and R.C. von Borstel). Plenum Press New York, p. 117-132
- BROCK, R.D. (1979). Mutation plant breeding for seed protein improvement. In: Seed Protein Improvement in Cereals and Grain Legumes. Vol. I, p. 43-55. International Atomic Energy Agency, Vienna
- BROCK, R.D. and MICKE, A. (1979). Economic aspects of using induced mutations in plant breeding. In: Induced Mutations for Crop Improvement in Africa. International Atomic Energy Agency, Vienna. TEC-DOC-222, p. 19-32
- BROERTJES, C., HACCIOUS, B. and WEIDLICH, S. (1968). Adventitious bud formation on isolated leaves and its significance for mutation breeding. Euphytica 17, 321-344
- BROERTJES, C., KOENE, P. and van der VEEN, J.W.H. (1980). A mutant of a mutant of a mutant of a ...: Irradiation of progressive radiation-induced mutants in a mutation-breeding programme with Chrysanthemum morifolium Ram. Euphytica 29, 525-530
- BROERTJES, C. and VAN HARTEN, A.M. (1988). Applied Mutation Breeding for Vegetatively Propagated Crops. Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam, The Netherlands
- BRUNKHAUS-JUNG, E. and ROEBBELEN, G. (1987). Genetical and physiological investigations on mutants for polyenoic fatty acids in rapeseeds (Brassica napus L.). III. Breeding behaviour and performance. Plant Breeding 98, 9-16
- BRUNNER, H. and ASHRI, A. (1986). Dynamics of mutagen uptake of EMS and MMS into seeds of peanuts and sesame. In: New Genetical Approaches to Crop Improvement (Edit. K.A. Siddiqui and A.M. Faruqi). P.I.D.C. Printing Press, Karachi, p. 217-227
- BUIATTI, M. (1989). Use of cell and tissue cultures for mutation breeding. In: Science for Plant Breeding (Proc. of the 12th Congress of EUCARPIA). Parey, Berlin, p. 179-200
- BURR, B. and BURR, F.A. (1989). Transposable element-induced mutations. In: Science for Plant Breeding (Proc. of the 12th Congress of EUCARPIA). Parey, Berlin, p. 161-164
- CAILLOUX, M. (1984). Plant tissue culture: rapid propagation, induced mutations, and the potential role of protoplast techniques. In: Crop

- Breeding, a Contemporary Basis, p. 311-346. (Edit. P.B. Vose and S.G. Blixt). Pergamon Press, Oxford, UK
- CAMPBELL, A.I. and WILSON, D. (1977). Prospects for the development of disease-resistant temperate fruit plants by mutation induction. In: *Induced Mutations against Plant Diseases*, p. 215-226. International Atomic Energy Agency, Vienna
- CARLSON, P.S. and SMITH, H.H. (1977). Somatic cell genetics and induced mutations. In: *Manual on Mutation Breeding*, p. 205-211. International Atomic Energy Agency, Vienna
- CARROLL, B.J., MCNEIL, D.L. and GRESSHOFF, P.M. (1985). A supernodulation and nitrate-tolerant symbiotic (nts) soybean mutant. *Plant Physiology* **78**, 34-40
- CASSELS, A.C., GOETZ, E.M. and AUSTIN, S. (1983). Phenotypic variation in plants produced from lateral buds, stem explants and single-cell-derived callus of potato. *Potato Research* **26**, 367-372
- CHALEFF, R. (1981). Genetics of Higher Plants. In: *Applications of Cell Culture*. Cambridge University Press, Cambridge
- CORNU, A., CASSINI, R., BERVILLE, A. and VUILLAUME, E. (1977). Recherche par mutagenèse d'une résistance à *Helminthosporium maydis*, race T, chez les maïs à cytoplasme mâle-sterile Texas. In: *Induced Mutations against Plant Diseases*, p. 479-488. International Atomic Energy Agency, Vienna
- D'AMATO, F. (1965). Chimera formation in mutagen-treated seeds and diplontic selection. In: *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding*. (Report of the FAO/IAEA Technical Meeting, Rome 1964). Pergamon Press, Oxford, p. 302-316
- D'AMATO, F. (1975). The problem of genetic stability in plant tissue and cell cultures. In: *Crop Resources for Today and Tomorrow*, p. 333-348. (Edit. O. Frankel and J.G. Hawkes). University Press, Cambridge, UK
- D'AMATO, F. (1977). Cyto-genetics of differentiation in tissue and cell cultures. In: *Applied and fundamental aspects of plant cell, tissue and organ culture*, p. 343-356. (Edit. J. Reinert and Y.P.S. Bajaj). Springer-Verlag, Berlin
- D'AMATO, F. (1978). Chromosome number variation in cultured cells and regenerated plants. In: *Frontiers in Plant Tissue Culture*, p. 287-296. (Edit. T.A. Thorpe). University of Calgary
- D'AMATO, F. (1986). Spontaneous mutations and somaclonal variation. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proc. of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 3-10
- D'AMATO, F., BENNICI, A., CIONINI, P.G., BARONCELLI, S. and LUPI, M.C. (1980). Nuclear fragmentation followed by mitosis as mechanism for wide chromosome number variation in tissue cultures: Its implications for plant regeneration. In: *Plant Cell Cultures: Results and Perspectives*, p. 62-72. Ed. by F. Sala, B. Parisi, R. Cella and O. Ciferri. Elsevier-North Holland, Amsterdam
- DASKALOV, S. (1986). Mutation breeding in pepper. *Mutation Breeding Review* No. 4, IAEA, Vienna
- DAY, P.R. (1980). Tissue culture methods in plant breeding. In: *Tissue Culture Methods for Plant Pathologists*, p. 223-231. (Edit. D.S. Ingram and J.P. Helgeson). Blackwell, Oxford
- DAY, P.R. (1984). Molecular approaches to plant breeding. In: *Genetics: New Frontiers* (Proceedings of the 15th International Congress of Genetics) Vol. IV Applied Genetics, p. 85-94. (Edit. V.L. Chopra, B.C. Joshi, R.P. Sharma and H.C. Bansal). Oxford & IBH Publishing Company, New Delhi
- DECOURTYE, L. and LANTIN, B. (1971). Consideration méthodologiques sur l'isolement de mutantes provoques chez le pommier et le poivrier. *Annales de l'Amélioration des Plantes* **21**, 24-44
- DELLAERT, L.M.W. (1979). Comparison of selection methods for specific mutants in self-fertilizing crops: Theoretical approach. In: *Seed Protein Improvement in Cereals and Grain Legumes Vol.I*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 57-75
- DEVREUX, M., MAGNIEN, E. and DALSCHAERT, X. (1986). Cellules végétale in-vitro et radiations ionisantes. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for*

- Plant Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 93-100
- DEVREUX, M. and SACCARDO, F. (1971). Mutazioni sperimentali osservate su piante aploidi di tabacco ottenute per colture *in vitro* de antere irradiate. *Atti Associazione Genetica Italiana* 16, 69-71
- DIAMANTIS, B. (1974). A mathematical investigation of the induced mutation rate which is optimum for genetic improvement. Part I. Mutagenic treatment of the haploid: the three-locus case. *Theoretical and Applied Genetics* 44, 31-44
- DIX, P.J. and STREET, H.E. (1976). Selection of plant cell lines with enhanced chilling resistance. *Annals of Botany* 40, 903-910
- DONINI, B. (1977). Breeding methods and applied mutagenesis in fruit plants. In: *The Use of Ionizing Radiation in Agriculture. (Proceedings of a workshop, Wageningen, 1976). Commission of the European Communities, Biological Science EUR-5815EN p. 453-486*
- DONINI, B., KAWAI, T. and MICKE, A. (1984). Spectrum of mutant characters utilized in developing improved cultivars. In: *Selection in Mutation Breeding. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 7-31*
- DONINI, B. and MICKE, A. (1984). Use of induced mutations in improvement of vegetatively propagated crops. In: *Induced Mutations for Crop Improvement in Latin America. International Atomic Energy Agency, Vienna. TEC-DOC-305 p. 79-98*
- DONINI, B. and ROSSI, L. (1979). Italian durum wheat varieties obtained by induced mutations and their economic importance. *Mutation Breeding Newsletter No. 13, 6-7. International Atomic Energy Agency, Vienna*
- DOUGLAS, G.C. (1986). Effects of gamma radiation on morphogenesis and mutagenesis in cultured stem explants of poplar. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 121-128*
- DURON, M. and DECOURTYE, L. (1986). Effets biologiques des rayons gamma appliques à des plantes de *Weigela* cv. "Bristol ruby" cultivées *in vitro*. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 103-111*
- EHRENBERG, L., GUSTAFSSON, A. and LUNDQUIST, U. (1959). The mutagenic effect of ionizing radiations and reactive ethylene derivatives in barley. *Hereditas* 48, 351-368
- EHRENBERG, L., GUSTAFSSON, A. and LUNDQUIST, U. (1961). Viable mutants induced in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. *Hereditas* 47, 243-282
- ENGVILD, K.C. (1987). Nodulation and nitrogen fixation mutants of pea, *Pisum sativum*. *Theor. Appl. Genet.* 74, 711-713
- ENKEN, V.B. (1967). Manifestation of Vavilov's law of homologous series in hereditary variability in experimental mutagenesis. In: *Induced Mutations and their Utilization. Akademie-Verlag, Berlin p. 123-129*
- ERIKSSON, T. (1967). Cell cultures of *Haplopappus gracilis* as testing material for radiomimetic compounds. *Hereditas* 57, 127-148
- EVANS, D.A., SHARP, W.R., AMMIRATO, P.V. and YAMADA, Y. (Edit.) (1983). *Handbook of Plant Cell Culture Vol.1: Techniques for Propagation and Breeding. Macmillan Publishing Co. New York*
- FAO/IAEA (1965). *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding. (Report of an FAO/IAEA Technical Meeting Room 1964). Pergamon Press, Oxford, U.K*
- FAO/IAEA (1971). *Rice Breeding with Induced Mutations III. International Atomic Energy Agency, Vienna*
- FAO/IAEA (1977a). *Manual on Mutation Breeding. 2nd Edition. International Atomic Energy Agency, Vienna*
- FAO/IAEA (1977b). *Induced Mutations Against Plant Diseases. International Atomic Energy Agency, Vienna*
- FAO/IAEA (1979). *Seed Protein Improvement in Cereals and Grain Legumes. International Atomic Energy Agency, Vienna*

- FAO/IAEA (1981). Consultants Meeting on the Induction of Mutation in Extra-nuclear Hereditary Cell Elements (Summary Report). In: Induced Mutations - A Tool in Plant Research, p. 507-522. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1982a). Induced Mutations in Vegetatively Propagated Plants II. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1982b). Improvement of Oil-Seed and Industrial Crops by Induced Mutations. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1983a). Induced Mutations for Disease Resistance in Crop Plants II. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1983b). Chimerism in Irradiated Dicotyledonous Plants. International Atomic Energy Agency, Vienna. TEC-DOC-289
- FAO/IAEA (1984a). Conclusions and recommendations. In: Selection in Mutation Breeding, pp. 157-169. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1984b). Cereal Grain Protein Improvement. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1984c). Semidwarf Cereal Mutants and their Use in Cross-Breeding II. International Atomic Energy Agency, Vienna TEC-DOC-307
- FAO/IAEA (1985). Mutation breeding for disease resistance using in-vitro culture techniques. International Atomic Energy Agency, Vienna TEC-DOC-342
- FAO/IAEA (1986). Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1988a). Improvement of Grain Legume Production Using Induced Mutations. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1988b). Plant Domestication of Induced Mutations. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1988c). Semi-dwarf Cereal Mutants and Their Use in Cross Breeding III. International Atomic Energy Agency, Vienna TECDOC-455
- FRANKEL, O.H. (1977). Natural variation and its conservation. In: Genetic Diversity in Plants, p. 21-44. (Edit. A. Muhammed, R. Aksel and R.C. von Borstel). Plenum Press, New York
- FREISLEBEN, R. and LEIN, A. (1942). Über die Auffindung einer mehltau-resistente Mutante nach Röntgenbestrahlung einer anfälligen Linie von Sommergerste. *Naturwissenschaften* 30, 608
- FREISLEBEN, R. and LEIN, A. (1943a). Vorarbeiten zur züchterischen Auswertung röntgeninduzierter Mutationen I. *Z. Pflanzenz.* 25, 235-254
- FREISLEBEN, R. and LEIN, A. (1943b). Vorarbeiten zur züchterischen Auswertung röntgeninduzierter Mutationen II. *Z. Pflanzenz.* 25, 255-283
- FUJII, TARO (1981). Future prospects of mutation breeding with genetic engineering. In: Progress in Mutation Breeding. Gamma Field Symposia No. 20, p. 41-56. Institute of Radiation Breeding Ohmiya-machi, Japan.
- GAGER, C.S. (1908). Effects of the rays of radium on plants. *Memoires of the New York Botanical Garden* 4, 278
- GAJ, M.D. and MALUSZYNSKI, M. (1986). Mitotic recombination in callus of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. after fast neutron treatment. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proc. of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 147-153
- GAUL, H. (1961a). Studies on diplontic selection after x-irradiation of barley seeds. In: Effects of Ionizing Radiations on Seeds. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 117-136
- GAUL, H. (1961b). Use of induced mutants in seed-propagated species. In: Mutation and Plant Breeding. NAB-NRC 891, 206-251
- GAUL, H. (1964). Mutations in plant breeding. *Radiation Botany* 4, 155-232
- GAUL, H., FRIMMEL, G., GICHNER, T. and ULONSKA, E. (1972). Efficiency of mutagenesis. In: Induced Mutations and Plant Improvement. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 121-139
- GAUL, H., GRUNEWALDT, J. and ULONSKA, E. (1971). Macro- and micro-mutations, their significance in breeding of autogamous cultivated plants. In: Proceedings of International Symposium on the Use of Isotopes and Radiation in Agriculture and Animal Husbandry Research, New Delhi, 137-145

- GAVAZZI, G., TONELLI, C., TODESCO, G., ARREGKINI, E., RAFFALDI, F., VECCHIO, P., BARBUZZI, G., BIASINI, M.G. and SALA, F. (1987). Somaclonal variation versus chemically induced mutagenesis in tomato (Lycopersicon esculentum L.). Theor. Appl. Genet. 74, 733-738
- GEORGE, K.P. and NAYAR, G.G. (1973). Early-dwarf mutant in linseed induced by gamma-rays. Current Science 42, 137-138
- GOSH, T. (1983). Handbook on jute. FAO Plant Production and Protection Paper 51, FAO, Rome, Italy
- GICNER, T. and VELEMSKY, J. (1970). Mutagenic activity of nitrosamides and nitrosamines in a plant, Arabidopsis thaliana. Newsletter of the Environmental Mutagen Society No. 3, p. 20
- GOEBEL, E., BROWN, P.T.H. and LOERZ, H. (1986). In-vitro culture of Zea mays L. and analyses of regenerated plants. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 21-27
- GOTTSCHALK, W. (1971). Die Bedeutung der Genuktionen für die Evolution der Pflanzen. G. Fischer Stuttgart
- GOTTSCHALK, W. (1976). Monogenic heterosis. In: Induced Mutations in Cross Breeding. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 189-197
- GOTTSCHALK, W. and WOLFF, G. (1983). Induced Mutations in Plant Breeding. Monographs on Theoretical and Applied Genetics No. 7. Springer Verlag, Berlin
- GREEN, A.G. (1986). Genetic control of polyunsaturated fatty acid biosynthesis in flax (Linum usitatissimum) seed oil. Theor. Appl. Genet. 72, 654-661
- GREEN, A.G. and MARSHALL, D.R. (1984). Isolation of induced mutants in linseed (Linum usitatissimum) having reduced linolenic acid content. Euphytica 33, 321-328
- GREGORY, W.C. (1956). Induction of useful mutations in the peanut. In: Genetics in Plant Breeding. Brookhaven Symposia in Biology No. 9. Brookhaven National Laboratory, Upton N.Y. p. 177-190
- GROEBER, K. (1962). Chimärenbildungen bei der Tomatenmutante gilva von Lycopersicon esculentum Mill. nach Behandlung von heterozygotem Samenmaterial mit Colchicin und Röntgenstrahlen. Die Kulturpflanze 10, 293-311
- GUSTAFSSON, A. (1947). Mutation in agricultural plants. Hereditas 33, 1-100
- GUSTAFSSON, A. (1960). Chemical mutagenesis in higher plants. In: Chemische Mutagenese. Akademie-Verlag, Berlin, p. 14-29
- GUSTAFSSON, A. and von WETTSTEIN, D. (1958). Mutationen und Mutationszüchtung. In: Handbuch der Pflanzenzüchtung 2.Auflage, Band I. Parey Verlag, Berlin, p. 612-699
- HAENSEL, H. (1967). Model for a theoretical estimate of optimal mutation rates per M_1 -nucleus with a view to selecting beneficial mutations in different M-generations. Induced Mutations and their Utilization. Akademie-Verlag, Berlin, p. 125-129
- HAENSEL, H. (1979). The use of the short straw mutant Cp B132 in breeding high yielding durum wheats in Austria. In: Mutation Breeding Newsletter No. 13, 2-4. International Atomic Energy Agency, Vienna
- HAN, HU (1984). Crop improvement by anther culture. In: Genetics: New Frontiers. (Proceedings of the 15th International Congress of Genetics) Vol. IV. Applied Genetics, p. 77-84. (Edit. V.L. Chopra, B.C. Joshi, R.P. Sharma and H.C. Bansal). Oxford & IBH Publishing Company New Delhi
- HARLAN, J.R. (1956). Distribution and utilization of natural variability in cultivated plants. In: Genetics in Plant Breeding, p. 191-208. Brookhaven Symposia in Biology, No. 9. Brookhaven National Laboratory, Upton NY
- HARLE, J.R. (1972). A review of mutation breeding procedures in Arabidopsis based on a fresh analysis of the mutant sector problem. Canadian Journal of Genetics and Cytology 14, 559-572
- HARLE, J.R. (1974). Mutation breeding and the mutant sector problem in Arabidopsis. Canadian Journal of Genetics and Cytology 16, 476-480

- HE, Y. LUO, S. and YANG, R. (1986). The variability of irradiated rape (B. napus) hybrid's offspring. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutations and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China), 16-20 October 1985 p. 135-136
- HEINRICH, W. (1967). The influence of temperature on the induction and manifestation of chlorophyll-deficient mutants in barley. In: Induced Mutations and their Utilization. Akademie-Verlag, Berlin, p. 37-42
- HERSKOWITZ, I.H. (1962). Genetics. Little, Brown and Company, Boston, Toronto
- HESLOT, H., FERRARY, R., LEVY, R. and MONARD, C. (1961). Induction de mutations chez l'orge: Efficacité relative des rayons gamma, du sulfate d'éthyle, du méthane sulfonate d'éthyle et de quelques autres substances. In: Effects of ionizing radiations on seeds. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 243-249
- HEUN, M. (1984). Localization of induced genes of barley for resistance against powdery mildew. Z. Pflanzenz. 93, 158-168
- HIRSINGER, F. and ZOEBELEIN, H. (1989). Industrial requirements for new crops. In: Plant Domestication by Induced Mutation. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 45-51
- HOFFMANN, W. (1959). Neuere Möglichkeiten der Mutationszüchtung. Z. Pflanzenz. 41, 371-394
- HONG, P., XIE, Z., HE, Z., CHEN, B. and ZHU, G. (1986). Research on fast neutron irradiation breeding of Chinese chestnut. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutations and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China), 16-20 October 1985 p. 169-174
- HOWLAND, G.P. and HART, R.W. (1977). Radiation biology of cultured plant cells. In: Plant Cell Tissue and Organ Culture, p. 731-756. (Edit. J. Reinert and Y.P.S. Bajaj). Springer Verlag, Berlin
- HU, C.H. (1973). Evaluation of breeding semi-dwarf rice by induced mutations and hybridization. Euphytica 22, 562-574
- HUGHES, K.W., HENKE, R. and CONSTANTIN, M. (1978). Propagation of Higher Plants through Tissue Culture. (Proceedings of a symposium, Knoxville, Tennessee). Technical Information Centre, US Department of Energy, Washington. CONF-7804111
- IAEA (1961). Effects of ionizing radiations on seeds (Proceedings of a symposium). International Atomic Energy Agency, Vienna
- INGRAM, D.S. (1983). Prospects and challenges for the future. In: Use of Tissue Culture and Protoplasts in Plant Pathology, p. 163-188. Academic Press, Australia
- INGRAM, D.S. and MACDONALD, M.V. (1986). In vitro selection of mutants. In: Nuclear Techniques and In Vitro Culture for Plant Improvement (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 241-257
- JACOBSEN, E. (1984). Modification of symbiotic interaction of pea (Pisum sativum L.) and Rhizobium leguminosarum by induced mutations. Plant and Soil 82, 427-438
- JACOBSEN, E., HOVEN KAMP-HERMELINK, J.H.M., KRIJGSHELD, H.T., NIJDAM, H., PIJNACKER, L.P., WITHOLT, B. and FEENSTRA, W.J. (1989). Phenotypic and genotypic characterization of an amylose-free starch mutant of the potato. Euphytica 44, 43-48
- JARANOWSKI, J. and MICKE, A. (1985). Mutation breeding in peas. Mutation Breeding Review No. 2. International Atomic Energy Agency, Vienna
- JOERGENSEN, J.H. (1975). Identification of powdery mildew resistant barley mutants and their allelic relationship. Barley Genetics III, p. 446-455
- JOSHUA, D.C. (1983). Increasing genetic variability in jute by hybridization and mutation induction. Paper presented at the FAO Expert Consultation on Jute and Mesta Improvement, Calcutta, India, 5-9 September 1983
- JUGRAN, H.M., NATH, P., BANERJI, B.K. and DATTA, S.K. (1986). Gamma ray induced dwarf mutant of winged bean Psophocarpus tetragonolobus (L.) D.C. J. Nuclear Agric. Biol. 15, 175-178
- KAPLAN, R. (1951). Chromosomen- und Faktormutationsraten in Gerstenkörnern bei verschiedenartigen Quellungsbehandlungen oder Kälte während oder nach

- der Röntgenbestrahlung sowie bei Dosisfraktionierung. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 83, 347-382
- KASHA, K.J. (ed.) (1974). *Haploids in Higher Plants: Advances and Potential*. University of Guelph, Guelph, Canada
- KAWAI, T. (1980). Current rice mutation breeding in Japan. *International Rice Commission Newsletter* 29, 9-21
- KAWAI, T. (1983). A note on achievements and future problems of mutation breeding. In: *Induced Mutants as Genetic Resources. Gamma Field Symposia No. 22*, p. 81-100
- KAWAI, T. (1986). Radiation breeding - 25 years and further on. In: *Gamma Field Symposia No. 25*, p. 1-34. Institute of Radiation Breeding NIAR, MAFF, Japan
- KIMBALL, R.F. (1987). The development of ideas about the effect of DNA repair on the induction of gene mutations and chromosomal aberrations by radiation and chemicals. *Mutation Research* 186, 1-34
- KLEFFEL, B., WALTHER, P. and BREIL, W. (1986). X-ray induced mutability in embryogenic suspension cultures of *Euphorbia pulcherrima*. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proc. of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna 113-120
- KLEINHOF, A., SANDER, C., NILAN, R.A. and KONZAK, C.F. (1974). Azide mutagenicity - Mechanism and nature of mutants produced. In: *Polyploidy and Induced Mutations in Plant Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 195-199
- KONZAK, C.F. (1984). Role of induced mutations. In: *Crop Breeding, a Contemporary Basis*, p. 216-292. (Edit. P.B. Vose and S.G. Blixt). Pergamon Press, Oxford
- KONZAK, C.F., NILAN, R.A., WAGNER, J. and FOSTER, R.J. (1965). Efficient chemical mutagenesis. In: *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding*. (Report of the FAO/IAEA Technical Meeting, Rome 1964). Pergamon Press, Oxford, p. 49-70
- KONZAK, C.F., NILAN, R.A., WAGNER, J. and FOSTER, R.J. (1973). Using mutagens and mutations in wheat breeding and genetic research. In: *Proceedings of the 4th International Wheat Genetics Symposium, Columbia, Missouri*, p. 275-281
- KOOL, A.J. (1982). Induced and spontaneous mutations in plant cell cultures and their potential use for plant breeding. In: *Induced Variability in Plant Breeding*. (Proceedings of an International Symposium, Wageningen 1981). Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, p. 45-50
- KUCKUCK, H. (1965). The importance of induced mutations in wild and primitive types of cereals for phylogeny and plant breeding. In: *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding*. (Report of the FAO/IAEA Technical Meeting, Rome 1964). Pergamon Press, Oxford, p. 355-363
- KULKARNI, L.G. (1969). Induction of useful mutations in castor. In: *Radiations and Radiomimetic Substances in Mutation Breeding*. Proceedings of a Symposium, Bombay, p. 293-299
- KUENZEL, G. and SCHOLZ, F. (1972). Über Nutzungsmöglichkeiten von induzierten Chromosomenmutationen bei Kulturpflanzen. *Die Kulturpflanze* 20, 225-262
- KUO, D. (1986). Effects of induction of mutation by gamma irradiation of anther culture of rice. In: *Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutations and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985* p. 205-206
- LACEY, C.N.D. and CAMPBELL, A.I. (1987). Selection, stability and propagation of mutant apples. In: *Improving Vegetatively Propagated Crops*. Academic Press, London, p. 349-362
- LAPINS, K.O. (1963). Note on compact mutant of Lambert cherry produced by ionizing radiation. *Canadian Journal of Plant Science* 3, 424-425
- LESTER, R.N. (1989). Evolution under domestication involving disturbance of genic balance. *Euphytica* 44, 125-132
- LEVY, A. and ASHRI, A. (1975). Ethidium bromide - an efficient mutagen in higher plants. *Mutation Research* 28, 397-404
- LINDGREN, D., ERIKSON, G. and SULOVSKA, K. (1970). The size and appearance of the mutated sector in barley spikes. *Hereditas* 65, 107-132

- LUNDQUIST, U. and von WETTSTEIN, D. (1962). Induction of aceriferum mutants in barley by ionizing radiations and chemical mutagens I. *Hereditas* **48**, 342-362
- LUNDQUIST, U., WETTSTEIN-KNOWLES, P. and von WETTSTEIN, D. (1968). Induction of aceriferum mutants in barley by ionizing radiations and chemical mutagens II. *Hereditas* **59**, 473-504
- MAC KEY, J. (1956). Mutation breeding in Europe. In: *Genetics in Plant Breeding*, Brookhaven Symposia in Biology **9**, 141-152
- MAC KEY, J. (1981). Value of induced mutation research for improving genetic knowledge. In: *Induced Mutations - A Tool in Plant Research*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 3-22
- MALEPSZY, S., CORDUAN, G. and PRZYBECKI, Z. (1977). Variability in the level of alkaloids in Nicotiana glauca plants after mutagenesis in-vitro. *Bulletin Académie Polonaise des Sciences, Ser. Science Biologique* **25**, 737-740
- MALEPSZY, S., EBERHARDT, J. and MALUSZYNSKI, M. (1973). Mutagenic effects of NMH, NEH and HM in barley. *Genetica Polonica* **14**, 47-59
- MALIGA, P. (1980). The need and the search for genetic markers in plant cell cultures. In: *Plant Cell Cultures: Results and Perspectives*, p. 107-114. Elsevier/North-Holland, Amsterdam
- MALIGA, P., SIDOROV, V.A., CSEPLÖ, A. and MENCZEL, L. (1981). Induced mutations in advancing in-vitro culture techniques. In: *Induced Mutations - A Tool in Plant Research*, p. 339-352. International Atomic Energy Agency, Vienna
- MALUSZYNSKI, M., MICKÉ, A. and DONINI, B. (1986). Genes for semi-dwarfism in rice induced by mutagenesis. In: *Proc. International Rice Genetics Symposium, Los Baños (Philippines) 27-31 May 1985*
- MALUSZYNSKI, M. (Edit.) (1989). *Current Options for Cereal Improvement: Doubled Haploids, Mutants and Heterosis*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands
- MALUSZYNSKI, M. (1990). Induced mutations - an integrating tool in genetics and plant breeding. *Gene Manipulation in Plant Improvement II*. (J.P. Gustafson, Edit.) p. 127-162. Plenum Press N.Y.
- MC COMB, J.A. (1977). Use of tissue culture, particularly anther culture for plant breeding and propagation in China. *Journal of Australian Institute of Agricultural Science* **45**, 187-192
- MEE, G.W.P., NICKELL, L.G. and HEINZ, D.J. (1969). Chemical mutagens - their effects on cells in suspension cultures. In: *Annual Report Experimental Station. Hawaiian Sugar Planters Association 1969*, p. 7-8
- MEINS, F. (1983). Heritable variation in plant cell culture. *Annual Review of Plant Physiology* **34**
- MICKÉ, A. (1976). Hybrid vigour in mutant crosses. In: *Induced Mutations in Cross-Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 199-218
- MICKÉ, A. (1979). Use of mutation induction to alter the ontogenetic pattern of crop plants. In: *Crop Improvement by Induced Mutation*. Gamma Field Symposia No. 18. Institute of Radiation Breeding, Ohmiya, Japan, p. 1-23
- MICKÉ, A. (1983a). International research programmes for the genetic improvement of grain proteins. In: *Seed Proteins: Biochemistry, Genetics, Nutritive Value*. (Edit. Gottschalk, W. and Müller, H.P.) Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston, London, p. 25-44
- MICKÉ, A. (1983b). Some considerations on the use of induced mutations for improving disease resistance of crop plants. In: *Induced Mutations for Disease Resistance in Crop Plants II*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 3-19
- MICKÉ, A. (1984a). Mutation breeding of grain legumes. *Plant and Soil* **82**, 337-358
- MICKÉ, A. (1984b). Introduction. *Selection in Mutation Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 1-4
- MICKÉ, A. (1988). Genetic improvement of grain legumes using induced mutations: An overview. In: *Improvement of Grain Legume Production using Induced Mutations*. International Atomic Energy Agency, Vienna
- MICKÉ, A. and DONINI, B. (1982). Use of induced mutations in improvement of seed propagated crops. In: *Induced Variability in Plant Breeding*. (Proceedings of an International Symposium, Wageningen 1981). Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, p. 2-9

- MICKE, A., MALUSZYŃSKI, M. and DONINI, B. (1985). Plant cultivars derived from mutation induction or the use of induced mutants in cross breeding. Mutation Breeding Review No. 3. International Atomic Energy Agency, Vienna.
- MIKAEISEN, K., BRUNNER, H. and LI, W.C. (1971). Influence of postwash time on the mutagenic effects of ethylmethanesulfonate (EMS) in barley seeds. *Hereditas* **69**, 15-18
- MULLER, H.J. (1927). Artificial transmutation of the gene. *Science* **66**, 84-87
- MUELLER, H.P. (1984). Breeding for enhanced protein. In: *Crop Breeding, a Contemporary Basis*, p. 382-399. Pergamon Press, Oxford
- MUELLER, A.J. and METTIN, D. (1988). Ergebnisse und Probleme bei der züchterischen Nutzung transgener Pflanzen. *Die Kulturpflanze* **36**, 275-288
- MURRAY, M.J. (1969). Successful use of irradiation breeding to obtain *Verticillium*-resistant strains of peppermint, *Mentha piperita* L. In: *Induced Mutations in Plants*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 345-371
- MURRAY, M.J. (1970). Additional observations on mutation breeding to obtain *Verticillium*-resistant strains of peppermint. In: *Mutation Breeding for Disease Resistance*. International Atomic Energy Agency, Vienna, pp. 171-195
- NABORS, M.V., DANIELS, A., NADOLNY, L. and BROWN, C. (1975). Sodium chloride tolerant lines of tobacco cells. *Plant Science Letters* **4**, 155-159
- NAKAI, H., KATSUMATA, K., GOHDA, M., WATANABE, J. and KOIKE, K. (1983). Modification of host-parasite interactions through mutagenesis in quantitative resistance of rice to bacterial leaf blight. *J. Agric. Sci. Cambridge* **111**, 309-315
- NAKAI, H., NAKAMURA, K., KUWAHARA, S. and SAITO, M. (1990). A new gene developed through mutagenesis, for resistance of rice to bacterial leaf blight (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*). *J. Agric. Science, Cambridge* **114**, 219-224
- National Academy of Science (1975). Underexploited Tropical Plants with Promising Economic Value. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- National Academy of Science (1979). Tropical Legumes: Resources for the Future. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- NAYAR, G.G. (1974). Yield potential of a radiation induced early-dwarf mutant in linseed. In: *Use of Radiations and Radioisotopes in Studies of Plant Productivity*. Proceedings of a Symposium, Pantnagar, India, p. 109-117
- NEALE, S. (1976). Mutagenicity of nitrosamides and nitrosamidines in micro-organisms and plants. *Mutation Research* **32**, 229-266
- NEUFFER, M.G. and CHANG, M.T. (1989). Induced mutations in biological and agronomic research. In: *Science for Plant Breeding*. (Proceed. 12th Congress of EUCARPIA, Göttingen, FRG, 1989), 165-178. Parey, Berlin/Hamburg.
- NICKELL, L.G. (1977). Crop improvement in sugarcane: Studies using *in-vitro* methods. *Crop Science* **17**, 717-719
- NILAN, R.A. (1972). Mutagen specificity in flowering plants: Facts and prospects. In: *Induced Mutations and Plant Improvement*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 141-151
- NILAN, R.A., KONZAK, C.F., WAGNER, J. and LEGAULT, R.R. (1965). Effectiveness and efficiency of radiations for inducing genetic and cytogenetic changes. In: *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding*. (Report of the FAO/IAEA Technical Meeting, Rome 1964). Pergamon Press, Oxford, p. 71-89
- NITSCH, J.P. (1972). Haploid plants from pollen. *Z. Pflanzenzucht.* **67**, 3-18
- NITZSCHE, W. and WENZEL, G. (1977). Haploids in Plant Breeding. *Fortschritte der Pflanzenzüchtung* **9**, Parey, Berlin/Hamburg
- NOVAK, F.J., AFZA, R., DASKALOV, S., HERMELIN, T., LUCRETTI, S., (1986a). Assessment of somaclonal and radiation induced variability in maize. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proc. of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 29-33
- NOVAK, F.J., AFZA, R., PHADVIBULYA, V., HERMELIN, T., BRUNNER, H and DONINI, B. (1986b). Micropropagation and radiation sensitivity in shoot tip culture of banana and plantain. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 167-174

- NOVAK, F.J. and VYSTOT, B. (1975). Karyology of callus cultures derived from Nicotiana tabacum haploids and ploidy of regenerants. *Z. Pflanzenz.* **75**, 62-70
- NOVAK, F.J., AFZA, R., VAN DUREN, M., OMAR, M.S. (1990). Mutation induction by gamma irradiation of in vitro cultured shoot-tips of banana and plantain (Musa cvs.). *Trop. Agric. (Trinidad)* **67**, 21-28
- NOVAK, F.J., DASKALOV, S., BRUNNER, H., NESTICKY, M., AFZA, R., DOLEZELOVA, M., LUCRETTI, S., HERICOVA, A. and HERMELIN, T. (1988). Somatic embryogenesis in maize and comparison of genetic variability induced by gamma radiation and tissue culture techniques. *Plant Breeding* **101**, 66-79
- NOVAK, F.J. and MICKLE, A. (1988). Induced mutations and in vitro techniques for plant breeding. In: *Plant Breeding and Genetic Engineering* (A. Zakri Edit.). Proc. of Intern. Symposium 1987, SABRAO, Malaysia
- NYBOM, N. and KOCH, A. (1965). Induced mutations and breeding methods in vegetatively propagated plants. In: *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding*. (Report of the FAO/IAEA Technical Meeting, Rome, 1964). Pergamon Press, Oxford, p. 661-678
- OHTA, T. (1974). Mutational pressure as the main cause of molecular evolution and polymorphism. *Nature* **252**, 351-354
- OMAR, M.S., NOVAK, F.J. and BRUNNER, H. (1989). In vitro action of ethyl-methanesulphonate on banana shoot tips. *Scientia Horticulturae* **40**, 283-295
- OONO, K. (1975). Production of haploid plants of rice (Oryza sativa) by anther culture and their use for breeding. *Bulletin National Institute of Agricultural Sciences* **26**, 139-222
- ORTON, T.J. (1980). Chromosomal variability in tissue cultures and regenerated plants of Hordeum. *Theoretical and Applied Genetics* **56**, 101-113
- PEACOCK, W.J. (1984). The impact of molecular biology on genetic resources. In: *Genetics: New Frontiers*. (Proceedings of the 15th International Congress of Genetics) Vol.IV Applied Genetics, pp. 15-22. (Edit V.L. Chopra, B.C. Joshi, R.P. Sharma and H.C. Bansal). Oxford & IBH Publishing Company, New Delhi
- RAO, C.H., TICKOO, J.L., RAM, H. and JAIN, H.K. (1975). Improvement of pulse crops through induced mutations: Reconstruction of plant type. In: *Breeding for Seed Protein Improvement using Nuclear Techniques*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 125-131
- RAPOPORT, I.A., ZOZ, N.N., MAKAROVA, S.I. and SALNIKOVA, T.V. (1966). Supermutagens. Nauka, Moscow
- RAUT, R.N., JAIN, H.K. and PANWAR, R.S. (1971). Radiation-induced photo-insensitive mutants in cotton. *Current Science* **40**, 383-384
- REDEI, G.P. (1974). Economy in mutation experiments. *Z. Pflanzenz.* **73**, 87
- ROEBBELEN, G. (1957). Untersuchungen an strahleninduzierten Blattfarbmutanten von Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungs-Lehre* **88**, 189-252
- ROEBBELEN, G. (1959). 15 Jahre Mutationsauslösung durch Chemikalien. *Züchter* **29**, 92-95
- ROEBBELEN, G., ABDEL-HAFEZ, A.G., and REINHOLD, M. (1977). Use of mutants to study host/pathogen relations. In: *Induced Mutations against Plant Diseases* pp. 359-374. International Atomic Energy Agency, Vienna
- ROSSI, L. (1979). Mutation breeding of durum wheat. In: *Induced Mutations for Crop Improvement in Africa*. International Atomic Energy Agency. TEC-DOC-222, p. 97-114
- ROY, N.N. and TARR, A.W. (1987). Prospects for the development of rapeseed (B. napus L.) with improved linoleic and linolenic acid content. *Plant Breeding* **98**, 89-96
- RUDOLF, W. (Edit.) (1959). Dreissig Jahre Züchtungsforschung. G. Fischer Verlag, Stuttgart
- RUTGER, J.N. (1983). Applications of induced and spontaneous mutation in rice breeding and genetics. *Advances in Agronomy* **36**, 383-410
- RUTGER, J.N., PETERSON, M.L., HU, C.H. and LEHMAN, W.F. (1976). Induction of useful short stature and early maturing mutants in two Japonica rice cultivars. *Crop Science* **16**, 631-635

- RYAN, S.A. (1986). Somaclonal variation: Current frontiers and future direction. *New Frontiers in Breeding Researches*. (Proc. of 5th SABRAO Congress) (Edit. B. Napompeth and S. Subhadrabandhu) p. 37-47. Fac. of Agriculture, Kasetsart Univ. Bangkok
- SACCARDO, F. and MONTI, L.M. (1984). Mutation breeding in higher plants by gamete irradiation technique. In: *Induced Mutations for Crop Improvement in Latin America*. TEC-DOC-305. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 225-234
- SANADA, T. (1986). Induced mutation breeding in fruit trees: Resistant mutant to black spot disease of Japanese pear. *Gamma Field Symposia* No. 25, p. 87-106. Institute of Radiation Breeding, MAFF, Ohmiya, Japan
- SATO, H. (1982). Since Reimei: Its use for rice breeding. In: *Breeding of Varieties by Use of Radiations*. *Gamma Field Symposia* No. 21. Institute of Radiation Breeding, MAFF, Ohmiya, Japan
- SCARASCIA-MUGNOZZA, G.T. (1966). Mutazioni indotte e miglioramento genetico delle piante agrarie. *Genetica Agraria* 20, 140-178
- SCHIEDER, O. (1976). Isolation of mutants with altered pigment after irradiating haploid protoplasts from *Datura innoxia* Mill. with x-rays. *Molecular and General Genetics* 149, 251-254
- SCHOLZ, F. and LEBMANN Ch. (1958). Die Gaterslebener Mutanten der Saatgerste in Beziehung zur Formenmannigfaltigkeit der Art *Hordeum vulgare* L.s.l.I. Die Kulturpflanze 6, 123-166
- SCHWANITZ, F. (1971). Die Entstehung der Kulturpflanzen als Modell für die Evolution der gesamten Pflanzenwelt. In: G. Heberer: *Die Evolution der Organismen II/2*. G. Fischer, Stuttgart, p. 175-310
- SCOWCROFT, W.R. (1984). Somaclonal variation - A "new" genetic resource. In: *Genetics: New Frontiers*. (Proceedings of the 15th International Congress of Genetics) Vol. IV Applied Genetics, p. 35-48. (Edit. V.L. Chopra, B.C. Joshi, R.P. Sharma and H.C. Bansal). Oxford & IBH Publishing Company, New Delhi
- SCOWCROFT, W.R., LARKIN, P.J. and BRETTEL, R.I.S. (1983). Genetic variation from tissue culture. In: *Use of Tissue Culture and Protoplasts in Plant Pathology*, p. 139-161. (Edit. J.P. Helgeson and B.J. Deverall). Academic Press Australia
- SEMAL, J. (Edit.) (1986). *Somaclonal Variations and Crop Improvement*. M. Nijkoff, Dordrecht
- SHAIKH, M.A.Q., AHMED, Z.U., MAJID, M.A., BHUIYA, A.D., KAUL, A.K. and MIA, M.M. (1980). Development of a high yielding chickpea mutant. *Mutation Breeding Newsletter* No. 16, 1-3
- SHAIKH, M.A.Q. and MIA, M.M. (1983). Genetic improvement of jute through nuclear techniques. Paper presented at FAO Expert Consultation on Jute and Mesta Improvement, Calcutta, India, 5-9 September 1983
- SHARP, W.R., REED, S.M. and EVANS, D.A. (1984). Production and application of haploid plants. In: *Crop Breeding - a Contemporary Basis*, p. 347-381. Pergamon Press, Oxford
- SHEPARD, J.F., BIDNEY, D. and SHAHIN, E. (1980). Potato protoplasts in crop improvement. *Science* 208, 17-24
- SIGURBJOERNSSON, B. (1976). The improvement of barley through induced mutation. *Barley Genetics III*, p. 84-95
- SIGURBJOERNSSON, B. and MICKE, A. (1969). Progress in mutation breeding. In: *Induced Mutations in Plants*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 673-698
- SIGURBJOERNSSON, B. and MICKE, A. (1974). Philosophy and accomplishments of mutation breeding. In: *Polyploidy and Induced Mutations in Plant Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 303-343
- SMARTT, J. and HYMOWITZ, T. (1985). Domestication and evolution of grain legumes. In: *Grain Legume Crops* (Edit. R.J. Summerfield and E.W. Roberts) p. 37-72. London: W. Collins
- SMITH, H.R. (1961). Mutagenic specificity and directed mutation. In: *Mutation and Plant Breeding*. NAS-NRC 891, p. 413-436

- SMITH, H.H. (1971). Broadening the base of genetic variability in plants. *Journal of Heredity* **62**, 265-276
- SMITH, H.H. (1972). Comparative genetic effects of different physical mutagens in higher plants. In: *Induced Mutations and Plant Improvement*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 75-93
- SMITH, M. (1985). In vitro mutagenesis. *Ann. Rev. Genetics* **19**, 423-462
- SKOU, J.P. (1982). Callose formation responsible for the powdery mildew resistance in barley with genes in the m1-o locus. *Phytopathologische Zeitschrift* **104**, 90-95
- SKOU, J.P., JOERGENSEN, J.H. and LILHOLT, U. (1984). Comparative studies on callose formation in powdery mildew compatible and incompatible barley. *Phytopathologische Zeitschrift* **109**, 147-168
- SONNINO, A., ANCORA, G. and LOCARDI Ch. (1986). In-vitro mutation breeding of potato: The use of propagation by microcuttings. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 385-394
- STADLER, L.J. (1928a). Mutations in barley induced by x-rays and radium. *Science* **68**, 186-187
- STADLER, L.J. (1928b). Genetic effects of x-rays on maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **14**, 69-75
- STADLER, L.J. (1942). Some observations on gene variability and spontaneous mutation. *The Spragg Memorial Lectures on Plant Breeding*. 3rd Series, Michigan State College
- STOILOV, M. and DASKALOFF, S. (1976). Some results on the combined use of induced mutations and heterosis breeding. In: *Induced Mutations in Cross Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 176-188
- STUBBE, H. (1967). On the relationships between the spontaneous and experimentally induced form diversity and on some experiments on the evolution of cultivated plants. In: *Induced Mutations and their Utilization*. Akademie-Verlag, Berlin, p. 99-121
- SWAMINATHAN, M.S. (1972). Mutational reconstruction of crop ideotypes. In: *Induced Mutations and Plant Improvement*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 155-171
- SWAMINATHAN, M.S. and SHARMA, N.P. (1968). Alteration of the mutation spectrum in barley through treatments at different periods in the S phase of DNA synthesis. *Current Science* **37**, 685-686
- SWIECICKI, W.K. (1987). The influence of combined treatment of fast neutrons and NEU on the mutation spectrum in peas. *Plant Breeding* **98**, 262-265
- THOMAS, E., BRIGHT, S.W.J., FRANKLIN, J., LANCASTER, V., MIFLIN, B.J. and GIBSON, R. (1982). Variation amongst protoplast - derived potato plants (Solanum tuberosum c.v. Maris Bard). *Theoretical and Applied Genetics* **62**, 65-71
- THOMAS, E., KING, P.J. and POTRYKUS, I. (1979). Improvement of crop plants via single cells in-vitro - an assessment. *Z. Pflanzenz.* **82**, 1-30
- TORP, J. and JOERGENSEN, J.H. (1986). Modification of barley powdery mildew resistance gene M1-al2 by induced mutation. *Can. J. Genet. Cytol.* **28**, 725-731
- UKAI, Y. and YAMASHITA, A. (1974). Theoretical considerations on the problems of screening of mutants. I. Methods for selection of a mutant in the presence of chimerism in M₁ spikes. *Acta Radiobotanica et Genetica (Japan)* No. 3, p. 1-44
- VAN HARTEN, A.M., BOUTER, H. and BROERTJES, C. (1981). In-vitro adventitious bud technique for vegetative propagation and mutation breeding of potato (Solanum tuberosum L.) II. Significance for mutation breeding. *Euphytica* **30**, 1-8
- VELEMINSKY, J. and GICHNER, T. (Eds.) (1987). DNA damage and repair in higher plants and their relation to genetic damage. *Mutation Research* **181**, 1-214. Elsevier Science Publ. Amsterdam
- VIETMEYER, N.D. (1986). Lesser-known plants of potential use in agriculture and forestry. *Science* **232**, 1379-1384

- WANG LINQING (1986). Development and achievements in mutation breeding of plants in China. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutation and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985 p. 7-14
- WANG, L., FAN, Q., SHI, J. and WANG, Z. (1986). Studies on improving efficiency for inducing mutation of wheat hybrid by irradiation. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutation and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985 p. 39-44
- WASAKA, K. (1979). Variation in the plants differentiated from the tissue culture of pineapple. Japanese Journal of Breeding 29, 13-22
- WILCOX, J.R., CAVIUS, J.F. and NIELSEN, N.C. (1984). Genetic alteration of soybean oil composition by a chemical mutagen. J. Oil Chem. Soc. 61, 97-100
- YAMAGUCHI, H (1983). Importance of induced mutants as the genetic resources. In: Induced Mutants as Genetic Resources. Gamma Field Symposia No. 22. Institute of Radiation Breeding, Ohmiya, Japan p. 73-79
- YOBOUE, P.C.N. (1986). Variation de l'expression génétique dans une descendance androgénétique de riz (*Oryza sativa* L.) à haut niveau d'homozygotie. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 357-361
- YONEZAWA, K. and YAMAGATA, H. (1977). On the optimum mutation rate and optimum dose for practical mutation breeding. Euphytica 26, 413-426
- ZAGORSKA, N., ABADJIEVA, M., CHALUKOVA, M., ACHROVA, Z. and NIKOVA, V. (1986). Somaclonal variation in tobacco and tomato plants regenerated from tissue cultures. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a Symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 349-356
- ZHENG, Q., ZHU, Y. and CHEN, W. (1986a). Induced mutations in anther culture of wheat. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutation and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985 p. 179-184
- ZHENG, X., ZENG, X., HU, D., CHEN, X. and YANG, G. (1986b). A study on mutant breeding of *Hevea* by using irradiated pollen. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutation and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985 p. 167-169
- ZHEN, Y., SUN, G., ZHANG, Y. and SHANG, Z. (1986). Breeding disease resistant new strains of wheat by using radiation and distant hybridization. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutation and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985 p. 28-33

Mutation Breeding Review
Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques
in Food and Agriculture

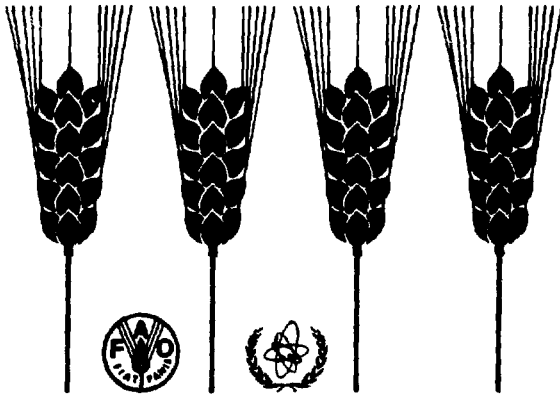
International Atomic Energy Agency
Vienna International Centre
P.O. Box 100
A-1400 Vienna, Austria

Printed by IAEA in Vienna
June 1990

90-02345

13554

Contributions



Mutation Breeding Review

JOINT FAO/IAEA DIVISION OF NUCLEAR TECHNIQUES IN FOOD AND AGRICULTURE
INTERNATIONAL ATOMIC ENERGY AGENCY, VIENNA

No. 9
February 1993

ISSN 1011-2618

LES MUTATIONS INDUITES EN AMELIORATION DES PLANTES *

A. MICKE, B. DONINI, M. MALUSZYNSKI

Section d'amélioration des plantes,

Division mixte FAO/AIEA des techniques nucléaires dans l'alimentation et l'agriculture,

Agence International de l'Energie Atomique

Vienne, Autriche

Traduit par Dr. R. Marie, ancien directeur de recherches,

Station d'Amélioration des Plantes, INRA (Institut National de la Recherche Agronomique, Montpellier, France).

Résumé

L'induction de mutants est désormais reconnue comme un outil efficace aux mains des sélectionneurs de plantes, capable d'enrichir les ressources génétiques existantes et d'améliorer les variétés pour certains traits de caractères spécifiques. Des centaines d'obtentions méritoires par cette voie ont été diffusées auprès des cultivateurs, appartenant à plusieurs espèces de plantes cultivées, ce qui démontre la valeur économique d'une telle technique. Les limites de celle-ci résident essentiellement dans la nécessité de cribler d'abondantes populations issues du matériel soumis aux traitements mutagènes, et dans l'insuffisance des méthodes de sélection. Ces deux contraintes peuvent être allégées, dans une certaine mesure, grâce aux progrès de la culture *in vitro*.

* Traduction de "Mutation Breeding Review No. 7"

A. INTRODUCTION

La mutagenèse spontanée est reconnue depuis le début de ce siècle comme l'une des forces qui conduisent l'évolution biologique, s'ajoutant à la sélection et à l'hybridation naturelles. L'emploi des mutations pour faire évoluer les plantes cultivées implique cependant la mise en oeuvre d'une induction artificielle. Les mutants spontanées pourraient servir, mais seulement jusqu'à un certain point, principalement chez les espèces fruitières ou ornementales à multiplication végétative, du fait que leur fréquence est bien trop faible pour répondre au progrès génétique actuellement attendu des sélectionneurs de plantes.

A.1. MUTAGENÈSE EXPERIMENTALE

Les premières observations concernant l'induction artificielle de modifications génétiques remontent au début du 20^{ème} siècle (GAGER, 1908), mais la preuve de l'hérédité mendélienne de telles variations provoquées n'a été fournie que dans les dernières années 20, par MULLER, STADLER et autres, au moyen de rayons X comme agent mutagène (MULLER, 1927; STADLER, 1928a et b). Bien que MULLER, en qualité d'entomologiste, ait admis que les mutations induites pouvaient jouer un rôle important dans les futurs programmes d'amélioration génétique des plantes, STADLER, sélectionneur de plantes, devint plutôt sceptique à ce sujet après avoir remarqué que nombre de mutations chez le maïs et l'orge s'avéraient sans intérêt voire délétères. Le scepticisme de STADLER a influencé presque deux générations de créateurs de variétés, spécialement en Amérique du Nord, et conduit à l'idée préconçue largement répandue que l'induction de mutants était du plus haut intérêt pour les généticiens, mais constituait une aventure plutôt dispendieuse pour les sélectionneurs. Ce point de vue de STADLER était au départ motivé par ses expériences sur le maïs, espèce dans laquelle existe une large diversité génétique (comme chez la plupart des plantes à pollinisation croisée), à partir de laquelle des variétés améliorées pouvaient être encore obtenues facilement avec le seul recours à la sélection seule ou après recombinaison par croisement.

A.2. PREMIERES PHASES DE LA SELECTION DE MUTANTS

Parmi les premiers chercheurs qui ont employé la mutagenèse expressément pour créer des variétés, on trouve FREISLEBEN et LEIN à Halle (Allemagne). Ils ont réussi à obtenir une résistance à l'oïdium de l'orge (FREISLEBEN et LEIN, 1942) et mis au point une méthode pratique d'obtention de mutants (FREISLEBEN et LEIN, 1943a et b) maïs, à cause de la deuxième Guerre Mondiale, ce travail n'a pas connu de suite (HOFFMANN, 1959). Cependant des généticiens de plantes, d'abord en Suède -- tels que NILSSON-EHLE, GUSTAFSSON, HAGBERG, GELIN et NYBOM -- ont continué à expérimenter dans ce domaine, essentiellement au moyen de rayons X; ils ont poursuivi des études systématiques, par exemple sur les doses optimales, les conditions de traitement, la fréquence de mutations et le spectre de mutants. Ces chercheurs ont également comparé les effets des rayons X avec ceux de certaines substances qui se sont révélées comme mutagènes, telle l'éthylène-imine (EI). Bien que la plupart de ces travaux fussent de nature fondamentale, il s'en est suivi des sous-produits d'expérience reconnus d'intérêt agronomique: c'est le cas de mutants, faciles à reconnaître, d'orge, de blé, d'avoine, plus précoces ou plus tardifs à l'épiaison, plus courts de tige ou de formes d'épi différentes; c'est aussi le cas de mutants de pois, de soja, de lin, de moutarde et de colza (GUSTAFSSON, 1947; MAC KEY, 1956).

L'aube de l'«Age Atomique» consécutive à la deuxième Guerre Mondiale a connu un regain d'intérêt quasi explosif pour l'utilisation des rayonnements ionisants à des fins pacifiques. C'est vers 1950 que la recherche en matière d'induction de mutations a commencé à fleurir en divers pays tels que les Etats-Unis d'Amérique, la France, l'Italie, le Japon, les Pays-Bas et l'URSS, avec surtout l'emploi des rayons gamma du cobalt-60 et de neutrons, moyens accessibles du fait de l'établissement récent de centres de recherches nucléaires (SCARASCIA-MUGNOZZA, 1966). Pendant plus de 10 ans, les

principaux efforts ont porté sur l'étude des conditions d'irradiation ou de traitements complémentaires (avant et après l'exposition aux rayonnements), de nature à modifier l'effet de hasard et à rendre l'induction plus spécifique, mieux orientée, plus utile économiquement parlant (NILAN *et al.*, 1965). L'eau, l'oxygène et la durée d'action ont été les principaux facteurs révélés comme efficaces, mais leur maîtrise systématique n'a guère apporté que des différences quantitatives, qui auraient pu aussi bien provenir de dosages différents, et qui n'ont pas débouché sur quelque perfectionnement méthodologique utile (AIEA, 1965; FAO/AIEA, 1965).

Nous avons connu une période durant laquelle nombre d'étudiants ont bénéficié comme boursiers d'un stage de formation sur les applications pacifiques des techniques nucléaires, incluant les effets génétiques des rayonnements. Lorsque ces étudiants ont commencé à appliquer, dans leurs pays respectifs, ce qu'ils avaient appris, beaucoup d'entre eux, intéressés de préférence par l'amélioration des plantes, s'ingénierent à créer des variétés améliorées au moyen des mutations induites. Il n'est donc pas surprenant qu'à partir de 1960, et désormais, les pays en développement ont commencé à jouer un rôle croissant dans les travaux de mutagenèse appliquée à la création variétale. En Asie particulièrement, de nouveaux riz sont apparus sur le marché, qui tenaient leurs caractéristiques utiles de l'induction de mutations (FAO/AIEA, 1971; SIGURBJÖRNSSON et MICKE, 1969, 1974; WANG, 1986).

Au début, l'obtention de mutants était surtout le fait des rayons X mais, de nos jours, c'est surtout aux rayons gamma et, jusqu'à un certain point, aux neutrons rapides ou thermiques que l'on a fait appel. Cependant, un certain désappointement devant les effets nocifs des rayonnements ionisants a conduit plusieurs chercheurs à placer leurs espoirs dans les mutagènes chimiques. A la suite des travaux d'avant-garde de RAPOPORT, AUERBACH, STUBBE, LIMA DE FARIA, ÖHLKERS et autres (RÖBBELEN, 1959), de plus en plus de substances ont été identifiées comme dotées de propriétés mutagènes. Certaines ont du reste été même reconnues beaucoup plus puissantes que les rayonnements ionisants, en termes de taux de mutations (EHRENBERG, GUSTAFSSON et LUNDQUIST, 1959, 1961; AUERBACH, 1961; HESLOT *et al.*, 1961; RAPOPORT *et al.*, 1966). Pour ce qui est des agents physiques, des règles nationales et internationales n'ont pas tardé à voir le jour de façon à codifier l'accès aux sources radioactives et à établir des normes d'emploi en toute sécurité. En ce qui concerne les mutagènes chimiques, l'ampleur de leur gamme n'a pas facilité l'élaboration de règlements analogues, bien que le même besoin ait été ressenti en l'occurrence (FAO/AIEA, 1977a). L'espoir d'obtenir de meilleurs résultats par voie chimique a poussé beaucoup de sélectionneurs à répandre largement leur emploi (KONZAK, *et al.*, 1965). Mais cette considération trop optimiste s'est rapidement évanouie de sorte que de nos jours les substances radiomimétiques se voient considérées comme l'un des divers moyens d'accroître la variabilité génétique. Certains «super-mutagènes», qui ont permis d'observer des taux de mutations élevés, apparaissent maintenant comme peu souhaitables à cause de l'induction de mutations multiples simultanées: ils entraînent en effet une perte de temps considérable dès lors qu'il faut recombiner et séparer si possible les nouveaux gènes par un recours à l'hybridation suivie de sélection (HÄNSEL, 1967).

En ce qui concerne les espèces annuelles, propagées par voie sexuée, l'irradiation des semences en repos est devenue une méthode quasi classique pour induire des mutations du fait de sa normalisation facile, de la commodité de conservation et de la possibilité d'expédier au loin des semences sèches. L'irradiation du pollen a été pratiquée en divers lieux, mais une controverse persiste: est-ce que les résultats, exprimés en termes de mutations géniques utiles, sont supérieurs ou inférieurs à ceux que procure l'irradiation des semences? (STADLER, 1928b; SACCARDO et MONTI, 1984; ZHENG *et al.*, 1986b; BIRD et NUEFFER, 1987).

Pour les plantes à multiplication végétative, c'est bien entendu l'irradiation des bourgeons qui a été la méthode de choix, applicable aux boutures, greffons, tubercules, bulbes, etc. L'application de substances mutagènes, comparativement, s'est révélée moins pratique, par suite des difficultés rencontrées dans la détermination de la dose au niveau des cellules-cibles, de l'obligation d'un trempage, de la pénétration inadéquate du produit des problèmes de séchage et de stockage en fin de traitement, etc. (MIKAELSEN *et al.*, 1971). Il s'ensuit que ces deux voies, physique comme chimique, chez les plantes à propagation asexuée, semblent à réserver à des instituts spécialisés plutôt qu'à des établissements courants d'amélioration des plantes.

En 1969, la Division mixte FAO/AIEA a organisé les premiers cours de formation de sélectionneurs à l'induction et à l'usage de mutations; cette division a publié la même année la première édition du Manuel d'amélioration des plantes par mutation (*Manual on Mutation Breeding*). Il est donc permis de considérer 1969 comme l'année qui a marqué l'établissement de la mutagenèse induite comme outil pratique disponible pour aider les sélectionneurs à créer des cultivars plus productifs, dotés d'une meilleure résistance aux adversités climatiques et parasitaires et procurant des produits améliorés pour les besoins alimentaires de l'homme et des animaux, et comme matières premières.

B. ETAT ACTUEL DE L'AMELIORATION PAR MUTATION

B.1. OBJECTIFS

Grâce à la connaissance des mécanismes de la formation de mutants, que ce soit par voie physique ou par voie chimique, nous pouvons être assurés que les mutations sont possibles sur n'importe quel gène et peuvent donc affecter tout trait de caractère d'une plante. Par contre c'est une tout autre affaire que de savoir si telle mutation peut être détectée ou si le caractère muté est utilisable.

B.1.1. Probabilité d'obtention de mutants utiles

Les mutants surviennent plus ou moins au hasard et, pour les populations constituées par mutagenèse, contrairement aux populations ségrégantes dérivant de croisements, on ne dispose d'aucun indice tel que type ou grandeur du changement génétique. C'est seulement pour la fréquence de mutations que nous avons des estimations bien fondées; c'est dire qu'on peut s'attendre à ce qu'un gène mute une fois parmi 10 000 cellules traitées, pourvu que le traitement appliqué soit efficace (YONEZAWA et YAMAGATA, 1977; BROCK, 1979). C'est là un chiffre moyen. Tout comme pour les mutations spontanées (STADLER, 1942), il existe entre gènes des différences de mutabilité sous irradiation ou par trempage mutagènes et ces différences sont affectées par la catégorie d'agent utilisé et par d'autres facteurs (LUNDQUIST et VON WETTSTEIN, 1962; LUNDQUIST, WETTSTEIN-KNOWLES et VON WETTSTEIN, 1968). De nombreux rapports ont été produits au sujet des modifications des spectres de mutants induits; ils signalent que plusieurs facteurs sont impliqués dans la mutabilité des gènes (HENTRICH, 1967; SWAMINATHAN et SHARMA, 1968; NILAN, 1972; SMITH, 1972; KIMBALL, 1987; VELEMSKY et GICHNER, 1987).

Naturellement, ce sont les seules mutations intervenues dans des cellules ayant assuré une descendance qui seront à prendre en considération. Par exemple il apparaît que, chez les céréales, seulement 5 cellules de l'apex de l'embryon peuvent devenir une partie de la lignée germinale et, donc, s'apparentent à la génération qui suit (BROCK, 1979). Cela signifierait que pour certaines espèces à multiplication sexuée, c'est la descendance (génération M_2) d'environ 2000 plantes de la génération M_1 (qui suit le traitement) qu'il faut examiner si l'on veut avoir une chance de rencontrer une mutation d'un gène particulier (BROCK et MICKÉ, 1979). Pour étendre encore ce calcul simplifié, on pourrait admettre que le génome d'une plante possède 10 à 100 000 gènes effectifs. En prenant comme base une probabilité de mutation de 10^{-4} à un même locus, cela signifierait que, dans une expérience utilisant 2000 individus M_1 , il y aurait en tout 10 à 100 000 mutations, soit 1 à 10 par cellule traitée, les unes faciles à identifier, les autres non, certaines utilisables, la plupart inutilisables (HÄNSEL, 1967; BROCK, 1971). Bien entendu, puisque les gènes diffèrent sensiblement par leur taux de mutations, quelques gènes muteront plusieurs fois, mais pas nécessairement dans le même sens, attendu que certaines mutations rares ne peuvent être espérées qu'au sein d'un multiple de l'effectif ci-dessus. Heureusement, la plupart des mutations présenteront une ségrégation propre, mais quelques unes peuvent être étroitement liées, de telle manière que la sélection en M_2 et M_3 est à recommander parmi les mutants de même faciès. Il faut avouer que de telles estimations ne peuvent prétendre à une grande précision, mais l'ordre de grandeur paraît acceptable et donc à prendre en compte de la part du sélectionneur.

De nombreuses publications décrivent une variation en arrière-plan, une variation quantitative, des micromutations, une ségrégation continue, un hétérosis chez des hybrides de mutants, etc. Tous ces faits se rapportent, dans une certaine mesure, au même phénomène; mais, à l'exception de quelques cultivars hybrides de maïs en Bulgarie, en Chine et en URSS, ce travail n'a guère eu jusqu'ici de conséquences pratiques dans les programmes d'amélioration (RÖBBELEN, 1957; GAUL, 1961b, 1964; BROCK, 1965; BOROJEVIC, 1966; GAUL, GRUNEWALDT et ULONSKA, 1971; GOTTSCHALK, 1971, 1976; ARIAS et FREY, 1973; MICKE, 1976; STOILOV et DASKALOFF, 1976; ANANDAKUMAR et SREE RANGASAMY, 1986; WANG, 1986; MALUSZYNSKI, 1989).

B.1.2. Quand utiliser les mutations induites?

On observe fréquemment que le sélectionneur commence à penser à une démarche apparemment plus compliquée, plus élaborée, telle que l'hybridation entre parents éloignés ou l'induction de mutants, lorsqu'il estime avoir exploré tout le potentiel génétique offert par les populations naturelles et les recombinaisons entre cultivars. Pareil pragmatisme est compréhensible du point de vue des firmes de sélection, mais il n'est sans doute pas le meilleur. L'idéal pour le sélectionneur devrait être de s'informer du potentiel et des limites des différentes voies de recherche et de choisir délibérément la stratégie la plus appropriée et la plus économique pour atteindre les buts fixés, en tenant compte des circonstances dans lesquelles se situe la création variétale. N'importe quel but peut être fixé au sélectionneur, mais sa réalisation dépend, avant tout, de la variabilité génétique disponible, puis des moyens qu'il possède pour détecter les variations désirées. La réussite serait grandement facilitée par la définition assez précise des objectifs, tenant compte du fait que les buts élevés demandent en général plus d'effort et que des projets irréalistes sont des gaspillages de ressources. Par exemple, lorsqu'on désire une «maturité plus précoce», il serait bon de déterminer la cible économiquement adéquate en termes de jours depuis le semis jusqu'à la récolte et de décider à l'avance si une récolte plus hâtive est suffisamment importante, économiquement parlant, pour qu'une réduction de rendement puisse être tolérée. Le but fixé pourrait être atteint sans doute de différentes manières, par exemple en modifiant la réaction photopériodique ou le besoin de chaleur ou encore l'architecture de la plante. Il en est de même pour bien d'autres objectifs d'amélioration, qu'on formule généralement en termes d'efficacité de l'eau absorbée, de tolérance au sel ou même de résistance aux maladies. Une définition précise des objectifs permettra de pratiquer une sélection efficace, d'importance cruciale pour le succès d'une recherche de bons mutants (FAO/AIEA, 1984a; MICKE, 1984b).

B.1.3. Catégories de mutations

Bien entendu les collections de mutants connus ne contiennent que des mutants sélectionnés, d'un type aisément reconnaissable; ces mutants ne sont donc pas entièrement représentatifs du spectre potentiel des mutations induites. Un avantage spécifique de l'induction de mutations, cependant, consiste dans la possibilité d'obtenir une variation génétique non sélectionnée, attendu que tout autre patrimoine disponible a déjà été criblé par la nature ou par l'homme. La question de savoir si les mutations induites reproduisent la variation spontanée (par exemple ALLARD, 1960; HERSKOWITZ, 1962) est plutôt théorique, étant donné que le fonds génétique, qu'il soit modelé par la nature ou par la main de l'homme, ne représente en aucune manière toute la gamme des mutations ou recombinaisons naturelles possibles. Lorsque de nouveaux objectifs de sélection sont fixés -- et cela sera désormais de plus en plus fréquent -- ce sera par chance extraordinaire que l'on trouvera le type désiré au sein des collections de génotypes ou dans les centres de végétation à forte diversité. Les taux de mutation spontanée, par ailleurs, ne fourniront guère de types nouveaux aux généticiens. De nos jours, il semble quelque peu étrange que les premiers mutagénistes aient été désappointés devant le côté aléatoire de la mutagenèse: c'est précisément ce tirage au hasard qui confère à l'induction de mutants un rôle unique parmi les outils du sélectionneur. Il est de reste évident que les mutations induites obéissent à la loi des variations parallèles («homologues») chère

à N.I. Vavilov (SCHOLZ et LEHMANN, 1958; ENKEN, 1967; STUBBE, 1967). On en a logiquement conclu que les limites de la sélection par mutation ne résident pas dans la mutagenèse en soi mais plutôt dans l'identification et le choix des obtentions désirées (GREGORY, 1956; FAO/AIEA, 1984a).

B.1.4. Mutants utiles obtenus

Si l'on considère la période allant de 1969 à 1989, il apparaît que, du moins pour les céréales, l'accent a été mis, essentiellement, sur l'obtention de mutants capables d'améliorer la résistance aux maladies et la qualité du grain (protéines) mais que les principaux résultats ont porté sur une meilleure résistance à la verse (tige courte ou raide ou les deux) (FAO/AIEA, 1984c, 1988c; MALUSZYNSKI *et al.*, 1986) et sur un changement dans la durée du cycle végétatif (sensibilité photopériodique) (GOTTSCALK et WOLFF, 1983; DONINI, KAWAI et MICKE, 1984; KONZAK, 1984). Les succès en ce qui concerne l'amélioration des protéines du grain n'ont pas été décourageants, mais sont restés en dessous d'attentes plutôt exagérées (MICKE, 1983a; FAO/AIEA, 1979, 1984b; MÜLLER, 1984).

D'une part, cela est certainement dû à la faible héritabilité des caractéristiques de l'albumen, d'où le manque d'efficacité de la sélection. Pour ce qui est de la résistance aux maladies, les méthodes de détection se sont avérées inadéquates de façon générale et, dans une large mesure parce que les objectifs n'ont pas été clairement définis, par manque de compréhension des phénomènes épidémiologiques et des interactions hôte-parasite. On relève néanmoins quelques résultats assez spectaculaires (FAO/AIEA, 1977b, 1983a; KONZAK, 1984; SANANDA, 1986).

D'autre part, il faut le remarquer, c'est plus de 40 ans après sa découverte que l'on a commencé à comprendre la nature des mutations au locus *ml-o* de l'orge et les raisons de la résistance universelle, non spécifique, due aux allèles récessifs situés à ce locus (JÖRGENSEN, 1975; SKOU, 1982; SKOU, JÖRGENSEN et LILHOLT, 1984). C'est également sur le complexe de l'oïdium de l'orge que la première preuve expérimentale a été clairement établie que l'on pouvait améliorer une résistance quantitative par des mutations monogéniques (RÖBBELEN, ABDEL-HAFEZ et REINHOLD, 1977; ABDEL-HAFEZ et RÖBBELEN, 1979, 1981; AZIZ, ABDEL-HAFEZ et RÖBBELEN, 1980; HEUN, 1984). Des résultats du même ordre ont été enregistrés au Japon pour la résistance au flétrissement bactérien des feuilles du riz, résistance induite par traitement aux neutrons (NAKAI *et al.*, 1988, 1990). Des tentatives de TORP et JÖRGENSEN (1986), en vue d'induire une sensibilité par exposition gamma, traitement au méthane sulfonate d'éthyle et au nitrate de sodium (NaN_3), en faisant muter le gène de résistance dominante *Ml-a12*, mettent en évidence dans le même sens -- à savoir que la mutation peut se produire sur un gène de régulation -- ce qui permet de modifier quantitativement l'expression de gènes de résistance aux maladies. Les conséquences de ces découvertes n'ont pas été réellement soulignées dans la pratique de la sélection par mutation ou par d'autres voies, pour augmenter ladite résistance; mais il se pourrait que «l'interaction gène-pour-gène» bien connue entre l'hôte et l'agent pathogène, qui a influencé la réflexion d'au moins deux générations de sélectionneurs, puisse être tôt ou tard considérée comme l'exception plutôt que la règle (MICKE, 1983b).

Du fait que la plupart des travaux de sélection par mutation ont porté sur des céréales annuelles et autogames, la majorité des expériences s'y rapportent. Les problèmes surgis chez d'autres groupes d'espèces cultivées, en revanche, en diffèrent complètement. Par exemple chez les légumineuses à graines, où les progrès génétiques sont restés loin derrière ceux des céréales, nous n'avons encore qu'une modeste adaptation de l'architecture de la plante aux techniques de culture modernes (SMARTT et HYMOWITZ, 1985; MICKE, 1988). Bien sûr cette architecture, comme résultat final de nombreuses actions et interactions physiologiques, s'avère donc vraisemblablement moins simple à adapter que la hauteur de tige des céréales (MICKE, 1979, 1984a). D'un autre côté, des rapports confirment que, même avec de simples mutations monogéniques, on parvient à remodeler le type architectural de façon remarquable chez les légumineuses à graines (FAO/AIEA, 1988a) et chez d'autres dicotylédones, par exemple le pois chiche (SHAIKH *et al.*, 1980) le pois cajan et le haricot doré (RAO *et al.*, 1975), le pois (JARANOWSKI et MICKE, 1985), le pois ailé *Psophocarpus* (JUGRAN *et al.*, 1986), le ricin (KULKARNI, 1969), le cotonnier (RAUT, JAIN et PANWAR, 1971; SWAMINATHAN, 1972) et le lin (GEORGE et NAYAR, 1973; NAYAR, 1974).

B.1.5. Convergence et domestication

Chez les variétés d'espèces cultivées depuis longtemps, nous rencontrons nombre de bonnes combinaisons de caractères qui répondent bien aux exigences de la culture et de l'utilisation des produits. De tels ensembles ne devraient pas être inconsidérément disloqués par le sélectionneur; mais le besoin d'ajouter de nouveaux traits de caractère, en particulier pour la résistance aux maladies, laisse peu de choix en dehors du croisement avec des parents éloignés mal adaptés. Théoriquement, la mutation induite est la seule solution en pareils cas, le seul outil en mesure d'améliorer un trait de caractère sans altérer le reste du génome. De telles considérations conviennent particulièrement aux espèces à multiplication végétative hautement normalisées pour les besoins du commerce. Il y a certes de nombreux exemples de succès dans ce domaine, comme la résistance au *Verticillium* du piment, le port compact ("spur") des arbres fruitiers et le coloris des fleurs chez les plantes ornementales (LAPINS, 1963; MURRAY, 1969, 1970; DECOURTYE et LANTIN, 1971; CAMPBELL et WILSON, 1977, DONINI, 1977, 1988; FAO/AIEA, 1982a; KONZAK, 1984; HONG *et al.*, 1986; WANG, 1986; BROERTJES et VAN HARTEN, 1988).

D'un autre côté, on a de bonnes raisons d'admettre que la majeure partie de la domestication des plantes s'est produite à la faveur de petits pas dus à de simples gènes. C'est ainsi que la barrière entre une espèce cultivée et ses ancêtres primitifs peut souvent consister en un petit nombre de gènes majeurs (RUDORF, 1959; GOTTSCHALK, 1971; LESTER, 1989). Il serait donc important de considérer à quel moment l'hybridation entre géniteurs éloignés devient une nécessité pour enrichir le génome d'une espèce domestiquée. Par induction de mutants, une espèce sauvage pourrait être rendue compatible pour plusieurs de ses caractères avant d'être prise en croisement (KUCKUCK, 1965). Par exemple la base génétique étroite du jute (genre *Corchorus*) en limite l'amélioration. Le type non ramifié, toutefois, est de nature monofactorielle récessive, de telle sorte que l'on pourrait, par mutation, convertir nombre de *Corchorus* branchus ancestraux en cogéniteurs convenables (GHOSH, 1983; JOSHUA, 1983, SHAIKH et MIA, 1983). Allons un peu plus loin: nul ne peut manquer de remarquer que les productions destinées à l'alimentation humaine, à l'affouragement et à l'industrie dépendent de nos jours d'un petit nombre d'espèces. Des experts ont récemment identifié 20 à 30 autres espèces potentiellement cultivables, qui nécessiteraient quelques modifications génétiques pour s'adapter aux systèmes de production agricole ou horticole (National Academie of Sciences, Washington, 1975, 1979; VIETMEYER, 1986).

Selon toute vraisemblance, pareille domestication est réalisable par mutagenèse (FAO/AIEA, 1988b). Ce serait vraiment un coup de hasard, aussi bien que déraisonnable, certainement, de compter sur le taux de mutants spontanés pour progresser dans la domestication et que dire de la chance lointaine de découvrir tel mutant dans le milieu naturel! (SMITH, 1971).

En résumé, la mutagenèse peut modifier n'importe quel trait de caractère et peut servir à n'importe quel but que se fixe le sélectionneur. Mais les traits d'hérédité simple et les caractères gouvernés par des «gènes majeurs» (à côté de nombreux «gènes mineurs» possibles) sont plus maniabiles. De même que pour la création variétale en général, l'aptitude à identifier une variation génétique et à sélectionner un type désiré de mutant s'avère cruciale pour aller de l'avant (FAO/AIEA, 1984a). On peut donc, sans risque, prédire que des progrès substantiels en amélioration des plantes avec la mutagenèse induite dépendront largement dans le futur des progrès effectués en physiologie végétale et en biologie moléculaire. Ceux-ci devraient conduire à une meilleure compréhension de la physiologie du gène, permettant de relier un gène et ses produits identifiabiles à son expression phénotypique; c'est de cette façon que l'on pourra déterminer la présence ou l'absence de gènes particuliers, indépendamment de leur interaction avec l'environnement naturel dans toute sa complexité. Sans de tels pas en avant, beaucoup de possibilités merveilleuses que laisse entrevoir la technologie moderne du gène peuvent se révéler comme sans valeur pour l'amélioration des plantes.

B.2. METHODOLOGIE DE L'INDUCTION DE MUTANTS

L'histoire de la mutagenèse expérimentale montre que le développement méthodologique serait mieux compris s'il s'accordait étroitement avec l'utilisateur éventuel et ses propres objectifs. Nous posons par conséquent la question suivante, du point de vue du sélectionneur: Vers quelle utilité pratique les progrès des méthodes ont-ils été dirigés?

Le principal point fort de la recherche méthodologique ne réside certainement pas dans la détection de nouveaux agents mutagènes mais plutôt dans une compréhension plus fine du mécanisme de la mutation (KIMBALL, 1987; VELEMINSKY et GICHNER, 1987; AHNSTRÖM, 1989; BURR et BURR, 1989). Bien plus, il est nécessaire de rassembler d'avantage d'expériences, avec les moyens mutagènes classiques, concernant les techniques de traitement à appliquer à une gamme plus large de plantes cultivées, telles que légumineuses et oléagineux, plantes maraîchères, espèces fruitières tropicales et plantes à tubercules (DONINI, 1977; FAO/AIEA, 1982a, 1982b, 1983b; MICKE, 1984a; DONINI et MICKE, 1984; BRUNNER et ASHRI, 1986; DASKALOV, 1986; SWIECICKI, 1987; NOVAK et MICKE, 1988). A côté du traitement des semences, nous avons intérêt à étudier le traitement mutagène de toutes sortes d'organes végétaux capables de propager le type, tels que racines, tubercules, stolons, boutures et jusqu'à divers explants ou matériels à cultiver *in vitro* (SMITH, 1985; BUIATTI, 1989; OMAR *et al.*, 1989; NOVAK *et al.*, 1990); parmi ces matériels figurent: méristèmes, embryons, cals, cellules en suspension. Le Manuel d'amélioration par mutation (*Manual on Mutation Breeding*, FAO/AIEA, 1977a) et la revue *Mutation Breeding Newsletter* également publiée par l'AIEA à Vienne (Autriche), contiennent une profusion d'informations sur les procédures adéquates pour pratiquer une mutagenèse efficace, mais l'information spécifique se trouve assez dispersée dans une foule de revues et de périodiques. L'AIEA envisage de publier des revues bibliographiques par espèces dans les séries *Mutation Breeding Review*. En ce qui concerne les plantes à multiplication végétative, une revue détaillée avec de nombreuses suggestions méthodologiques a été publiée par BROERTJES et VAN HARTEN (1988).

B.2.1. Taux de mutations

Nous avons vu que l'amélioration par mutagenèse exige le criblage d'une abondante population de plantes. On devrait donc noter avec satisfaction que certaines recherches ont été orientées vers un emploi plus économique de la mutation en terme de meilleur rapport entre efficacité et coût (GAUL *et al.*, 1972; REDEI, 1974). On devrait penser que ce but pourrait être atteint simplement par un taux de mutations plus élevé; la recherche, dans cette voie, a suivi cette idée durant les années 60. Mais les inconvénients dus aux mutations multiples ont découragé l'emploi de fortes doses et des prétendus «supermutagènes» (DIAMANTIS, 1974; YONEZAWA et YAMAGATA, 1977). Une meilleure voie consisterait à gérer les générations M_1 et M_2 d'une façon qui donne la plus grande probabilité d'obtention de mutants différents pour une «surface» ou dépense expérimentale déterminée (BROCK, 1979; DELLAERT, 1979). Il convient de considérer également si tel mutant présente un fonds génétique intact en vue d'une utilisation directe, ou s'il faut le recroiser de façon à restaurer ce fonds génétique. Dans ce dernier cas, bien sûr, des doses supérieures seraient tout à fait appropriées.

B.2.2. Chimérisation

La formation de chimères est une conséquence courante du traitement mutagène de n'importe quel méristème pluri-cellulaire, qu'il s'agisse de semences, de bourgeons ou de cultures de tissus (GRÖBER, 1962; D'AMATO, 1965). La «technique sur bourgeon adventif», développée et perfectionnée chez la plupart des espèces à multiplication végétative entre 1970 et 1980, est une solution remarquablement simple pour se débarrasser d'une chimère instable par la régénération forcée du bourgeon à partir d'une seule cellule (BROERTJES, HACCIOUS et WEIDLICH, 1968; VAN HARTEN, BOUTER et BROERTJES, 1981). Bien appliquée, cette technique peut donner la certitude que la plante régénérée (VM_1) représente seulement un génotype, celui de la cellule mutée. On évite ainsi de sélectionner des doubles. La technique

est parfois appliquée aux espèces à reproduction sexuée. Elle serait peut-être utile lorsqu'on a affaire à une chimère induite en tout début de végétation mais, malheureusement, les espèces sexuées ne sont pas faciles à régénérer à partir d'un bourgeon adventif. A l'occasion, les techniques de culture *in vitro* seront un jour appliquées pour régénérer des plantes M_1 en partant de simples cellules d'embryons M_1 (BHATIA *et al.*, 1986). Cela procurerait des descendances M_2 en ségrégation non «biaisée». Si l'on ne peut éviter la formation de chimères, il serait utile de savoir quel type de chimère a été induit par le traitement de semences de plantes M_1 , afin de récolter systématiquement, en connaissance de cause, des semences M_2 , en échantillonnant tous les secteurs mutés et en évitant ainsi de redoubler la sélection d'un mutant déterminé. Par divers procédés particuliers (densité de semis ou plantation, taille, forçage de méristèmes en repos), la structure chimérale pourrait se prêter quelque peu à la manipulation. Cependant le type de chimère varie passablement chez diverses espèces, écotypes et même cultivars, de sorte qu'il faudra y consacrer d'avantage d'études que par le passé (FAO/AIEA, 1983b). Les cultures de méristèmes *in vitro* pourraient apporter une aide appréciable à de telles recherches.

B.2.3. Sélection intrasomatique

En dépit des recherches approfondies menées sur céréales entre 1950 et 1970, la question de la sélection intrasomatique (encore appelée diplontique) n'est pas encore réglée (FAO/AIEA, 1983b). On a souvent interprété les résultats des travaux préliminaires, essentiellement basés sur les aberrations chromosomiques, la stérilité et les mutations chlorophylliennes, comme des éliminations graduelles de tissus mutés à partir de la plante F_1 porteuse de chimères (KAPLAN, 1951; GAUL, 1961a; D'AMATO, 1965). D'autres ont contesté ces conclusions (BALKEMA, 1971). D'un point de vue théorique, la compétition intrasomatique ne devrait affecter que des cellules handicapées lors de la mitose (par exemple par inhibition de la synthèse des ADN ou par certaines aberrations chromosomiques), mais en aucun cas des cellules porteuses (à l'état hétérozygote) de mutations géniques récessives (des allèles mutés dominants apparaissent rarement et, s'ils présentent un avantage aux yeux du sélectionneur, ils ne devraient pas être désavantageux vis-à-vis des tissus non mutés). Il n'est donc pas surprenant que plusieurs recherches mènent à la conclusion qu'il n'existe pas de sélection intrasomatique dans les secteurs mutés (LINDGREN *et al.*, 1970; HARLE, 1972, 1974) et que les chimères ne constituent guère un problème en sélection de mutants (UKAI et YAMASHITA, 1974). En plusieurs circonstances, l'élimination de lignées à cellules mitotiquement handicapées peut même être désirable et de ce fait la sélection intrasomatique, si elle se produit, devrait être considérée comme un avantage. On en déduit les conclusions générales suivantes:

- a) Chez les plantes à multiplication sexuée, on a généralement intérêt, du point de vue économique pour induire des mutants, à récolter des semences sur la plupart des zones chimérales des plantes M_1 (par exemple le brin-maître chez l'orge). Cela devrait permettre, avec la plus forte probabilité, d'obtenir différents mutants induits, chacun d'eux représenté seulement une fois, ou guère plus, dans un lot donné de semences. Dans les descendances M_2 de plantes M_1 hautement chimérisées (ou épis ou fruits, etc.), le repérage de mutants ayant des différences phénotypiques évidentes ne devrait pas soulever de problème. Des mutants porteurs de légères particularités phénotypiques sont toutefois plus faciles à reconnaître, et pour ces types de mutants, il vaudrait mieux cultiver des descendances abondantes à partir des pousses, inflorescences ou branches des plantes M_1 non chimérisées.
- b) Chez beaucoup de dicotylédones, l'ontogenèse normale devrait aboutir à la ramification d'un apex terminal chimérisé de sorte que divers secteurs mutés (ou non) deviennent des pousses mutées (ou non): «dérive diplontique» ("diplontic drift", BALKEMA, 1972). En pareil cas, il serait judicieux de récolter les semences sur les tiges et les différentes ramifications des plantes M_1 , en plus ou moins grand nombre selon l'objectif de sélection.
- c) Selon la différenciation de l'organe végétal (semence, embryon, etc.), au moment du traitement mutagène, et le schéma de développement normal d'une espèce donnée, les tiges et ramifications d'une plante M_1 pourraient provenir d'un certain nombre de méristèmes indépendants,

prédéterminés ou adventifs. En conséquence, les mutations seront d'origine indépendante et les ramifications pourront présenter différents degrés de chimérisation. Il est évident que le nombre de cellules traitées prenant part à la constitution de la descendance varie considérablement d'une espèce de dicotylédone à l'autre. L'effectif de la génération M_1 pourrait s'ajuster en fonction de la connaissance dont dispose le sélectionneur au sujet du schéma de développement ontogénique de l'espèce qu'il travaille.

- d) Chez les plantes à propagation végétative, la formation de chimères serait, en règle générale, à éviter ou à éliminer avant toute sélection de mutants, puisque les cultivars, en tant que clones, doivent être stables. Les chimères périclinales, cependant, sont assez stables et peuvent donc être utilisées, plus particulièrement chez les plantes ornementales (FAO/AIEA, 1982a, 1983b).

B.2.4. Matériel de départ

Il existe encore une incertitude dans la pratique de la sélection par mutation au sujet du choix de la variété-mère. On conseille habituellement de prendre le « meilleur génotype disponible » demandant le moins possible d'opérations améliorantes en nombre comme en amplitude. Cependant, il n'est pas facile de décider (lorsqu'on veut par exemple induire une meilleure résistance aux maladies) s'il est préférable de commencer avec une variété complètement sensible à une maladie particulière mais résistante à la plupart des autres, ou bien avec une variété possédant au moins un certain degré de résistance au parasite en question. Un autre exemple de ce problème serait de savoir s'il vaut mieux moderniser une variété ancienne mais localement bien adaptée ou bien de tenter d'adapter aux conditions locales une variété hautement performante introduite d'un autre pays. Une solide connaissance de l'hérédité des traits qui conviennent le mieux, aussi bien que le fait d'être au courant des ressources génétiques accessibles, devraient aider à établir la stratégie optimale.

B.2.5. Choix de l'agent mutagène

Pour ce qui est de la vieille question de la spécificité de l'agent mutagène pour des types particuliers de modifications génétiques désirées, la conclusion semble être que la spécificité, si elle existe, est d'une efficacité si faible qu'elle ne saurait déterminer le choix d'un moyen mutagène (NILAN, 1972). Les rayonnements ionisants offrent l'avantage de bien pénétrer, d'être faciles à doser et de procurer un large spectre de mutants tirés au hasard. Une densité plus élevée d'ionisation (par exemple avec des neutrons rapides) entraîne d'avantage d'aberrations chromosomiques.

Divers agents chimiques procurent un taux de mutations plus élevé, quelques uns produisent une proportion plus grande de mutations géniques, par rapport aux délétions et autres mutations chromosomiques (GUSTAFSSON, 1960; GICHNER et VELEMSKY, 1970; MALEPSZY, EBERHARDT et MALUSZYNSKI, 1973; KLEINHOF et al., 1974; LEVY et ASHRI, 1975; NEALE, 1976). Mais avec les substances mutagènes se posent plusieurs problèmes pratiques (trempage des semences, pénétration dans les cellules, sécurité d'emploi, faible reproductibilité, persistance du produit employé ou de ses métabolites), ce qui peut contrebalancer les avantages. Le *Manuel d'amélioration par mutation* (AIEA, 1977a) contient une discussion détaillée sur la pertinence du choix d'un moyen mutagène. En général, il semblerait que l'on puisse conseiller de choisir plusieurs agents mutagènes afin d'obtenir un spectre de mutations aussi large que possible. Que des traitements combinés, associant différents mutagènes, procurent des résultats uniques, voilà qui reste discutable (SWIECICKI, 1987).

En ce qui concerne la mutagenèse en culture *in vitro*, la méthode semble encore dans sa phase infantile. La variation génétique observée sur certains types de culture *in vitro* n'est sans doute pas sans intérêt pour les sélectionneurs (SCOWCROFT, 1984; RYAN, 1986). Certains chercheurs concluent que, lorsqu'on recourt à la culture *in vitro*, il n'est pas besoin d'appliquer des traitements mutagènes. Mais l'origine et la nature de cette variation dite somaclonale ne sont pas encore clairement établies (D'AMATO, 1975, 1977, 1978; CARLSON et SMITH, 1977; D'AMATO et al., 1980; BAJAJ et al., 1981; KOOL, 1982; EVANS et al., 1983; CASSELS, GÖTZ et AUSTIN, 1983; SCOWCROFT, LARKIN et BRETTEL, 1983; CAILLOUX, 1984; D'AMATO, 1986; GÖBEL et al., 1986; NOVAK et al., 1986a, 1988; ZAGORSKA et al., 1986).

B.3. RESULTATS DE L'AMELIORATION PAR MUTATION

En 1969, année considérée comme le tournant historique entre la recherche essentiellement radiobiologique et fondamentale sur la mutation et la pratique de la mutagenèse en sélection végétale, on recense déjà 117 cultivars créés par induction de mutants (SIGURBJÖRNSSON et MICKE, 1969). La plupart de ces résultats sont à considérer comme des sous-produits de 40 années de recherches de base plutôt que comme des produits de la sélection délibérée de mutants.

Vingt ans après, plus de 1000 nouveautés sont venues s'ajouter à cette liste, sous forme de variétés homologuées et vulgarisées en grande culture (MICKE et DONINI, 1982; GOTTSCHALK et WOLFF, 1983; DONINI et MICKE, 1984; KONZAK, 1984; MICKE, MALUSZYNSKI et DONINI, 1985; KAWAI, 1986; BROERTJES et VAN HARTEN, 1988; FAO/AIEA *Mutation Breeding Newsletter*). Beaucoup d'entre elles sont directement utilisées en qualité de mutants, mais un nombre croissant de variétés proviennent d'hybridations à base de mutants induits. Les tableaux I et II font état de ces variétés dont nous avons eu connaissance jusqu'en fin 1989 environ. Les variétés de plantes cultivées ont toutes été officiellement testées et inscrites aux registres nationaux. Il doit certainement en exister d'autres dont nous n'avons pas entendu parler, en particulier chez les sélectionneurs d'établissements privés.

Le nombre croissant de variétés mutantes prouve que les sélectionneurs ont commencé à reconnaître l'induction de mutants comme un outil pratique et à exploiter son potentiel. Des cultivars mutants ont été multipliés et diffusés dans au moins 48 pays et jusqu'ici plus de 90% d'entre eux dérivent d'irradiations (tableaux III et IV). Ils appartiennent en majorité aux espèces céréalières, mais il convient de remarquer que les autres représentent au moins 135 espèces végétales différentes (tableaux I et II). Les caractères améliorés que ces obtentions manifestent couvrent une assez large palette (tableau V). Il est bon de noter que la «productivité accrue» est soulignée chez beaucoup de variétés, ce qui contraste avec l'opinion maintes fois entendue qu'un caractère polygénique tel que la capacité de rendement ne saurait faire l'objet d'une quelconque amélioration par mutagenèse. Il est évident que des caractères d'hérédité relativement simple comme l'architecture de la plante ou bien la réponse photopériodique peuvent avoir un effet positif important sur le potentiel de rendement (MICKE, 1979). On trouvera des détails supplémentaires sur les traits qu'améliore la mutagenèse dans l'excellente synthèse de KONZAK (1984).

Après avoir remarqué les bonnes performances de nombre de variétés mutantes chez les cultivateurs, les sélectionneurs sont devenus de plus en plus convaincus que les mutants constituent un matériel génétique de valeur pour effectuer des croisements (DONINI *et al.*, 1984). Cependant, on peut plus amplement reconnaître aujourd'hui que les ressources génétiques naturelles et les variétés anciennes -- établies en conditions assez différentes de celles que connaissent actuellement les systèmes commerciaux de production agricole -- ne peuvent pas fournir facilement, au plus haut degré, toutes les caractéristiques demandées au sélectionneur par les agriculteurs, les transformateurs, les négociants et les consommateurs, caractéristiques dont doivent être dotées les variétés nouvelles (FAO/AIEA, 1982b; YAMAGUCHI, 1983).

Après le succès des programmes de mutagenèse sur le riz au Japon, sur l'orge en Scandinavie et en Tchécoslovaquie, avec le blé dur en Italie et en Autriche (SIGURBJÖRNSSON, 1976; BOUMA, 1977; HÄNSEL, 1979; DONINI et ROSSI, 1979; KAWIA, 1980; ANONYME, 1982; DONINI, KAWAI et MICKE, 1984), un remarquable exemple de réussite en mutagenèse appliquée nous est donné par les sélectionneurs de riz californiens (HU, 1973; RUTGER *et al.*, 1976; RUTGER, 1983). Bien que certains traits de caractère désirés, tels que la tige semi-naine, soient disponibles dans les collections de génotypes de riz, ces sélectionneurs ont préféré les induire dans le patrimoine des variétés convenant bien aux conditions de la Californie (tableau VI).

Pour ce qui est des espèces à propagation végétative, des exemples pris chez les plantes ornementales montrent que certains génotypes peuvent produire toute une série de mutants d'intérêt commercial (tableau VII). Des traitements mutagènes récurrents peuvent également se révéler comme rémunérateurs (Fig. 1). Cela devrait encourager l'emploi délibéré de la mutagenèse chez les espèces dans lesquelles la recombinaison par croisement n'est pas indiquée ou présente des difficultés (NYBOM et KOCH, 1965; CAMPBELL et WILSON, 1977; BROERTJES, KOENE et VAN DER VEEN, 1980; FAO/AIEA, 1982a; DONINI et MICKE, 1984; LACEY et CAMPBELL, 1987; BROERTJES et VAN HARTEN, 1988).

Tableau I.

NOMBRE DE VARIETES DIFFUSEES D'ESPECES A MULTIPLICATION SEXUEE CREES PAR
MUTATION ET SELECTION

Espèce	Nom	Direct	Par croise- ment	Total
<i>Abelmoschus esculentus</i>	Gombo	1		1
<i>Agrostis</i> sp.	Agrostide	1		1
<i>Allium cepa</i>	Oignon	2		2
<i>Alopecurus pratensis</i>	Vulpin des prés	2		2
<i>Arachis hypogaea</i>	Arachide	16	2	18
<i>Arctium lappa</i>	Bardane	4		4
<i>Astragalus huangheensis</i>	Astragale	1		1
<i>Avena sativa</i>	Avoine	5	9	14
<i>Beta vulgaris</i>	Betterave	1		1
<i>Brassica campestris</i>	Rave	1		1
<i>Brassica juncea</i>	Moutarde des Balkans	2	1	3
<i>Brassica napus</i>	Colza	7	1	8
<i>Brassica pekinensis</i>	Chou chinois	2		2
<i>Cajanus cajan</i>	Pois cajan	4	1	5
<i>Capsicum annuum</i>	Piment fort	4	1	5
<i>Cicer arietinum</i>	Pois chiche	6		6
<i>Citrullus lanatus</i>	Pastèque	2		2
<i>Corchorus capsularis</i>	Jute blanc	1	1	2
<i>Corchorus olitorius</i>	Jute à capsules longues	5	1	6
<i>Cucumis sativus</i>	Concombre	1	1	2
<i>Curcuma domestica</i>	Curcuma	2		2
<i>Cyperus malaccensis</i>	Souchet de Malacca	1		1
<i>Dolichos lablab</i>	Dolique d'Égypte	1		1
<i>Fagopyrum esculentum</i>	Blé noir	5		5
<i>Festuca pratensis</i>	Fétuque des prés	3		3
<i>Glycine max</i>	Soya	34	3	37
<i>Gossypium</i> sp.	Cotonnier	13	3	16
<i>Helianthus annuus</i>	Tournesol	1		1
<i>Hibiscus</i> sp.	Hibiscus	4		4
<i>Hordeum vulgare</i>	Orge	32	106	138
<i>Juncus effusus</i>	Jonc commun	2		2
<i>Lactuca sativa</i>	Laitue	2		2
<i>Lens culinaris</i>	Lentille	1		1
<i>Lepidium sativum</i>	Cresson	1		1
<i>Lespedeza cuneata</i>	Lespédézie	1	1	2
<i>Linum usitatissimum</i>	Lin	2	3	5
<i>Lolium</i> sp.	Ray-grass	1		1
<i>Luffa acutangula</i>	Courge sillonnée	1		1
<i>Lupinus albus</i>	Lupin blanc	4	2	6
<i>Lupinus angustifolius</i>	Lupin bleu	1		1
<i>Lupinus cosentinii</i>	Lupin		1	1
<i>Lupinus luteus</i>	Lupin jaune	1	3	4
<i>Lycopersicon esculentum</i>	Tomate	7	3	10
<i>Momordica charantia</i>	Courge amère	1		1

Tableau I. (suite)

Espèces	Nom	Direct	Par croise- ment	Total
<i>Lupinus luteus</i>	Lupin jaune	1	3	4
<i>Lycopersicon esculentum</i>	Tomate	7	3	10
<i>Momordica charantia</i>	Courge amère	1		1
<i>Nicotiana tabacum</i>	Tabac	2	5	7
<i>Onobrychis viciifolia</i>	Sainfoin	1		1
<i>Ornithopus sativus</i>	Serradelle	1		1
<i>Oryza sativa</i>	Riz	187	64	251
<i>Panicum miliaceum</i>	Millet commun	1		1
<i>Pennisetum americanum</i>	Mil à chandelle	3		3
<i>Phaseolus vulgaris</i>	Haricot	13	4	17
<i>Pisum sativum</i>	Petit pois	7	11	18
<i>Ricinus communis</i>	Ricin	2	1	3
<i>Secale cereale</i>	Seigle	4		4
<i>Setaria italica</i>	Millet des oiseaux	7		7
<i>Sesamum indicum</i>	Sésame	3		3
<i>Sinapis alba</i>	Moutarde blanche	3	1	4
<i>Solanum melongena</i>	Aubergine	4		4
<i>Sorghum bicolor</i>	Sorgho	4	1	5
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	Chiendent de boeuf	2		2
<i>Trifolium alexandrinum</i>	Trèfle d'Alexandrie	1		1
<i>Trifolium incarnatum</i>	Trèfle incarnat	1		1
<i>Trifolium pratense</i>	Trèfle violet	1		1
<i>Trifolium subterraneum</i>	Trèfle souterrain	1		1
<i>Triticum aestivum</i>	Blé tendre	90	14	104
<i>Triticum turgidum</i>	Blé dur	7	15	22
<i>Vicia faba</i>	Fève	5	1	6
<i>Vigna angularis</i>	Haricot adzuki	1		1
<i>Vigna mungo</i>	Haricot mungo	1	1	2
<i>Vigna radiata</i>	Haricot doré	9		9
<i>Vigna unguiculata</i>	Dolique-Mongette	8		8
<i>Zea mays</i>	Mais	7	24	31
<i>Zizyphus mauritiana</i>	Jujubier indien	2		2
		567	285	852

Tableau II.

NOMBRE DE VARIETES DIFFUSEES OBTENUES PAR MUTATION INDUITE CHEZ LES
ESPECES VEGETALES A MULTIPLICATION VEGETATIVE

Espèces fruitières	<i>Carica papaya</i>	Papayer	1
	<i>Citrus grandis</i>	Pamplemoussier	1
	<i>Citrus reticulata</i>	Mandarinier	2
	<i>Citrus</i> sp.	Oranger	2
	<i>Eriobotrya japonica</i>	Bibacier	1
	<i>Ficus carica</i>	Figuier	1
	<i>Hippophae rhamnoides</i>	Argousier	1
	<i>Malus pumila</i>	Pommier	8
	<i>Musa</i> sp.	Bananier	1
	<i>Olea europaea</i>	Olivier	1
	<i>Prunus armeniaca</i>	Abricotier	1
	<i>Prunus avium</i>	Cerisier commun	7
	<i>Prunus cerasus</i>	Cerisier acide	4
	<i>Prunus domestica</i>	Prunier	1
	<i>Prunus dulcis</i>	Amandier	1
	<i>Prunus persica</i>	Pêcher	2
	<i>Punica granatum</i>	Grenadier	2
	<i>Ribes nigrum</i>	Cassisier	2
	<i>Vitis vinifera</i>	Vigne	1
			—
Autres plantes à multiplication végétative	<i>Cymbopogon winterianus</i>	Citronelle	6
	<i>Cynodon</i> sp.	Cynodon	3
	<i>Eremochloa ophiuroides</i>	Herbe centipède	1
	<i>Ipomoea batatas</i>	Patate douce	2
	<i>Mentha arvensis</i>	Menthe des champs	1
	<i>Mentha piperita</i>	Menthe poivrée	2
	<i>Morus alba</i>	Mûrier blanc	3
	<i>Populus trichocarpa</i>	Peuplier baumier	1
	<i>Saccharum</i> sp.	Canne à sucre	6
	<i>Solanum khasianum</i>		1
	<i>Solanum tuberosum</i>	Pomme de terre	3
		—	29

Tableau II. (suite)

Plantes ornementales	<i>Abelia grandiflora</i>	Abélia	1
	<i>Achimenes</i> sp.	Achimène	8
	<i>Alstroemeria</i> sp.	Alstroèmère	24
	<i>Antirrhinum</i> sp.	Muflier	4
	<i>Begonia</i> sp.	Bégonia	25
	<i>Bougainvillea</i> sp.	Bougainvillée	8
	<i>Calathea crocata</i>	Calathéa	1
	<i>Canna indica</i>	Canna	3
	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Chrysanthème	169
	<i>Dahlia</i> sp.	Dahlia	34
	<i>Dianthus</i> sp.	Oeillet	17
	<i>Euphorbia fulgens</i>	Euphorbe	1
	<i>Ficus benjamina</i>	Ficus	2
	<i>Forsythia x intermedia</i>	Forsythia	2
	<i>Gladiolus</i> sp.	Glaieul	3
	<i>Guzmania peacockii</i>	Guzmannia	1
	<i>Hibiscus</i> sp.	Hibiscus	3
	<i>Hoya carnosa</i>	Hoya, quadrille	4
	<i>Hyacinthus</i> sp.	Jacinthe	1
	<i>Kalanchoe</i> sp.	Kalanchoe	3
	<i>Lagerstroemia indica</i>	Lilas d'été	2
	<i>Lantana depressa</i>	Lantana	1
	<i>Lilium</i> sp.	Lis	2
	<i>Malus</i> sp.	Pommiér (à fleurs)	1
	<i>Pelargonium grandiflorum</i>	Géranium	1
	<i>Polianthes tuberosa</i>	Tubéreuse	2
	<i>Portulaca grandiflora</i>	Pourpier à fleurs	11
	<i>Rhododendron</i> sp.	Rhododendron	15
	<i>Rosa</i> sp.	Rosier	29
	<i>Saintpaulia</i> sp.	Violette du Cap	1
	<i>Streptocarpus</i> sp.	Primevère du Cap	21
	<i>Tulipa</i> sp.	Tulipe	6
	<i>Weigela</i> sp.	Weigelie	3

 409

Tableau III.

NOMBRE DE VARIETES DIFFUSEES OBTENUES PAR MUTATION INDUITE EN DIFFERENTS PAYS

Pays	Plantes à reproduction sexuée			Plantes à multiplication végétative			Total (4+5+6) (7)	TOTAL (3+7) (8)
	Céré- ales	Autres	Total (1+2) (3)	Ornamen- tales	Frui- tières	Autres		
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)		
Algérie		1	1					1
Allemagne	27	8	35	50	1		51	86
Argentine	1	2	3		1		1	4
Australie	2	4	6					6
Autriche	13	1	14		1		1	15
Bangladesh	2	5	7					7
Be ^l gique		2	2	18		1	19	21
Birmanie	2	2	4					4
Brésil	29	1	30					30
Bulgarie	12	7	19		1		1	20
Burkina Faso	1		1					1
Cameroun	3							3
Canada	2	5	7	4	8		12	19
Chili	1		1					1
Chine	206	43	249	7	4	4	15	264
Corée. Rép. de	2	3	5					5
Costa Rica		1	1					1
Côte d'Ivoire	16		16					16
Danemark	5		5					5
Egypte		1	1					1
Finlande	10		10					10
France	5	2	7	14	7		21	28
Grèce	1		1					1
Guyane	26		26					26
Haiti	1		1					1
Hongrie	4		4	1			1	5
Inde	35	65	100	84		12	96	196
Indonésie	3	3	6					6
Italie	11	8	19		2	2	4	23
Japon	40	25	65	18		4	22	87
Kénya		2	2					2
Norvège	2		2					2
Pakistan	4	7	11					11
Pays-Bas		2	2	169			169	171
Philippines	3		3					3
Pologne		13	13					13
Portugal	1		1					1
Royaume-Uni	17		17	1			1	18
Sénégal	2		2					2
Sri Lanka	1		1					1
Suède	15	6	21					21
Suisse	1		1					1
Tchécoslovaquie	31	2	33	1		1		34
Thaïlande	3	1	4	3	1		4	8
Togo	1		1					1
URSS	37	33	70	18	8		26	96
USA	30	9	39	27	1	8	36	75
Vietnam	6	3	9					9
Yougoslavie		1	1					1

Tableau IV.

NOMBRE DE VARIETES DIFFUSEES OBTENUES PAR DIFFERENTS AGENTS MUTAGENES

Agents mutagènes	Plantes à reproduction sexuée			Plantes à multiplication végétative				TOTAL (3+7)
	Céréales	Autres	Total (1+2)	Ornementales	Fruitières	Autres	Total (4+5+6)	
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)
Rayons gamma	244	122	366	166	24	14	204	570
Rayons X	29	36	65	213	4	10	227	292
Neutrons	26	10	36	9	2	2	13	49
Autres rayons	8	7	15	7			7	22
Mutagènes chimiques	40	41	81	12	1	1	14	95

Tableau V.

CARACTERES AMELIORES CHEZ LES VARIETES MUTANTES DE PLANTES A MULTIPLICATION SEXUEE

Caractère	Céréales			Autres			Total
	Direct	Par croisement	Total	Direct	Par croisement	Total	
Rendement augmenté	111	137	248	116	15	131	379
Morphologie de la plante:							
- Taille réduite	143	146	289	35	12	47	336
- Autres caractères	77	17	94	70	14	84	178
Résistance:							
- Micro-organismes	119	67	186	38	15	53	239
- Insectes et nématodes	5	1	6	6	2	8	14
Précocité accrue	115	49	164	80	8	88	252
Caractères des semences:							
- Morphologie	27	13	40	25	4	29	69
- Qualité	49	66	115	52	9	61	176
Autres caractères:							
- Adaptabilité	67	15	82	33	6	39	121
- Facilité de battage	4	6	10	6	3	9	19
- Facilité de récolte				3	1	4	4
- Résistance au froid ou à la rudesse de l'hiver	13	12	25	5	1	6	31

EXEMPLES D'HYBRIDATION REUSSIE AVEC DES MUTANTS INDUITS

Variété d'origine	Mutant induit (pays, année d'introduction)	Variétés issues de croisement avec le mutant	Pedigree	Référence: MBNL No. page
RIZ				
Calrose	Calrose 76 (USA, 1976)	M-7 (USA, 1977)	Calrose 76 x CS-M3	13 19
		M-101 (USA, 1979)	(CS-M3 x Calrose 76) x D31	15 13
		M-301 (USA, 1980)	(Calrose 76 x CS-M3) x M5	18 16
		S-201 (USA, 1980)	(Calrose 76 x CS-M3) x S6	18 16
		M-302 (USA, 1981)	(Calrose 76 x CS-M3) x M5	25 15
		Calpearl (USA, 1981)	Calrose 76 x (Earlirose x IR1318-16)	23 18
		Calmochi-101 (USA, 1985)	Tatsumi mochi x (M-7 x S6)	28 22
		M-202 (USA, 1985)	(IR-8 x CS-M3) x (10-7 x M-101)	28 21
		M-102 (USA, 1987)	M-201 x M-101	32 28
		Fujiminori	Reimei (Japon, 1966)	Mutsuhonami (Japon, 1973)
Hanahikari (Japon, 1975)	[(Stripe 136 x Bikei 53/ x 53) x Bikei] x Reimei			21 14
Akihikari (Japon, 1976)	Toyonishiki x Reimei			11 17
Hayahikari (Japon, 1976)	Reimei x Toyonishiki			11 16
Houhai (Japon, 1976)	Kojonishiki x Reimei			21 16
Mutsukaori (Japon, 1981)	Mutsunishiki x Akihikari			21 16
Mutsukomachi (Japon, 1981)	Mutsunishiki x Akihikari			21 16
Akichikara (Japon, 1986)	Hokuriku 101 x Akihikari			32 28
Mutsuhomare (Japon, 1986)	Todoroki-wase x Akihikari			32 28

Variété d'origine	Mutant induit (pays, année d'introduction)	Variétés issues de croisement avec le mutant	Pedigree	Référence: MBNL No. page
ORGE				
Valticky	Diamant (CSSR, 1965) (Tchécoslovaquie)	Ametyst (CSSR, 1972)	[Voldagsen x (Domen x /Valticky x Hanacky jubiel./)] x Diamant	10 17
		Favorit (CSSR, 1973)	Diamant x Firl. Union	10 18
		Trumpf (Allemagne, 1973)	Diamant x diff. sources de résistance au maladies	9 14
		Hana (CSSR, 1973)	Alsa x Diamant	10 17
		Nadja (Allemagne, 1975)	Diamant x diff. sources de résistance au maladies	9 15
		Rapid (CSSR, 1976)	(/Voldagsen x Kneifl/ x Diamant) x Denar	9 14
		Atlas (CSSR, 1976)	S55 /Stupice line/ x Diamant	10 14
		Diabas (CSSR, 1977)	Croisement avec Diamant	13 19
		Spartan (CSSR, 1977)	Diamant x (/Valticky x Monte Christo/ x Ekonom)	14 11
		Safir (CSSR, 1978)	(/Valticky x Kneifel/ x Diamant) x Arabische G	14 11
		Gerlinde (Allemagne, 1979)	crois. complex incl. Diamant	32 24
		Grit (Allemagne, 1979)	crois. complex, incl. Diamant	32 24
		Lada (Allemagne, 1979)	crois. complex incl. Diamant	32 25
		Consista (Allemagne, 1979)	crois. complex, incl. Diamant	32 23
		Fatran (CSSR, 1980)	croisement avec Diamant	31 21
Opal (CSSR, 1980)	(Ametyst x Palestine) x Sladar	31 23		
Karat (CSSR, 1981)	diff. sources de résistance au maladies x Diamant	31 22		
Kristal (CSSR, 1981)	Koral x Rapid	31 23		

Tableau VI. (suite)

Variété d'origine	Mutant induit (pays, année d'introduction)	Variétés issues de croisement avec le mutant	Pedigree	Reference: MBNL No. page
		Salome (Allemagne, 1981)	crois.complex, incl. Diamant	32 25
		Berta (Autriche, 1982)	Trumpf x Medina	20 17
		Dera (Allemagne, 1982)	crois.complex, incl. Diamant	32 24
		Horal (CSSR, 1982)	crois. avec Diamant	31 21
		Rubin (CSSR, 1982)	crois. avec Diamant	31 24
		Tamina (Allemagne, 1982)	crois. complex incl. Diamant	32 26
		Beaulx (RU, 1983)	Trumpf x Georgie	34 30
		Cromarty (RU, 1983)	Aramir x Trumpf	34 30
		Doublet (RU, 1983)	Triumph x Goldspear	30 22
		Donan (RU, 1983)	Ark Royal x Trumpf	34 30
		Heriot (RU, 1983)	Triumph x HB 855/467/8	30 22
		Mars (CSSR, 1983)	Crois. avec Diamant	31 23
		Jutta (Autriche, 1983)	Trumpf x Malta x Aramir	29 23
		Nebi (Allemagne, 1983)	crois. complex, incl. Diamant	32 25
		Bonus (CSSR, 1984)	Diff. sources de résistance au maladies x Diamant	31 21
		Defra (Allemagne, 1984)	Crois. complex, incl. Diamant	32 24
		Dorina (Allemagne, 1984)	Crois. complex, incl. Diamant	32 24
		Femina (Allemagne, 1984)	Crois. complex, incl. Diamant	32 24
		Ilka (Allemagne, 1984)	Crois. complex, incl. Diamant	32 25
		Kaskad (URSS, 1984)	Trumpf x Temp	31 22
		Kredit (CSSR, 1984)	Nadja x KM 1192 (Derivates de Diamant)	31 23
		Naim (RU, 1985)	Trumpf x HB 855/467/8	34 30
		Zenit (CSSR, 1985)	KM 1402 x Karat	31 24
		Corniche (RU, 1985)	Crois. complex, incl. Diamant	32 23
		Lenka (Allemagne, 1985)	Crois. complex, incl. Diamant	32 25
		Camargue (RU, 1986)	Crois. complex, incl. Diamant	32 23
		Carmen (Autriche, 1986)	Trumpf x Aramir x Nota x Volla x Annmarie	29 23

Variété d'origine	Mutant induit (pays, année d'introduction)	Variétés issues de croisement avec le mutant	Pedigree	Référence: MBNL No. page
		Orbit (CSSR, 1986)	Crois. complex , incl. Diamant	31 23
		Maresi (Allemagne, 1986)	Crois. complex , incl. Diamant	32 25
		Robin (Autriche, 1986)	Trumpf x Maris Mink	29 23
		Spirit (Allemagne, 1986)	Crois. complex, incl. Diamant	32 25
		Delita (Allemagne, 1987)	Crois. complex, incl. Diamant	32 23
		Derkado (Allemagne, 1987)	Crois. complex , incl. Diamant	32 24
		Perun (CSSR, 1987)	HE 1728 x Karat	31 23
		Amalia (Autriche, 1988)	Trumpf x Ho 465 x CF 25	33 24
		Comtesse (Autriche, 1988)	74195 x Trumpf x 5238-8-74 x Aramir	33 24
Bonus	Mari (Suède, 1962)	Kristina (Suède, 1969)	Domen x Mari	*)
		Mona (Suède, 1970)	Mari x Monto Cristo	*)
		Eva (Suède, 1972)	Mari x Birgitta	7 12
		Salve (Suède, 1974)	Mari x Birgitta	7 12
		Hankkija's Eero (Finlande, 1975)	Mari x Otra	7 13
		Vega Abed (Danemark, 1977)	Lofa Abed x Kristina	34 30
		Stange (Norvège, 1978)	Ingrid x Mari	12 14
		Pernilla (Suède, 1979)	[(Birgitta x Mari) x (/Opal x Vega/ x Bladaggig ur Gull)] x Birgitta	19 15
		Jenny (Suède, 1980)	Kristina x (Hellas x /Pallas Rupee/)	19 15
		Kustaa (Finlande, 1980)	(/Mari x Monte Christo/ x Impala) x Kristina	19 15
		Gunnar (Danemark, 1982)	Kristina x (Mari x 57510-44) x x A61718	33 24
		Tyra (Norvège, 1988)	Sold x SVA71164 (derivées de Mari)	33 25

Tableau VI. (suite)

Variété d'origine	Mutant induit (pays, année d'introduction)	Variétés issues de croisement avec le mutant	Pedigree	Référence: MBNL No. page
		Troja (Suède, 1981)	A61657 x (Mari ⁵ x triple awn lemma)	25 11
		Lina (Suède, 1982)	Lofa x (A6564 x /Mari recroisée avec Multan/)	25 11
BLE DUR				
Cappelli	Castelporziano (Italie, 1968)	Tito (Italie, 1975)	Castelporziano x Lakota	6 14
		Augusto (Italie, 1976)	(Castelporziano x Lakota) x Castel del Monte	10 14
		Probstdorfer Miradur (Autriche, 1978)	Castelporziano x Adur	13 20
		Grandur (Autriche, 1980)	Adur x Castelporziano	16 18
		Lozen 76 (Bulgarie, 1982)	(788 x Castelporziano)	20 18
		Signadur (Autriche, 1984)	x Castelporziano Castelporziano x Pandur	26 15
		Zeveryana (Bulgarie, 1986)	(788 x Creso) x Castelporziano	33 33
		Sredetz (Bulgarie, 1988)	(788 x Castelporziano)	33 32

Variété d'origine	Mutant induit (pays, année d'introduction)	Variétés issues de croisement avec le mutant	Pedigree	Référence: MBNL No. page
-------------------	---	--	----------	--------------------------------

POIS

Lignée 5/2	Wasata (Pologne, 1979)	Sum (Pologne, 1979)	Porta x Wasata	15 13
		Hamil (Pologne, 1981)	Wasata x 1.6 L/78	18 17
		Milewska (Pologne, 1983)	Gome x (Wasata x Biala)	26 14
		Mihan (Pologne, 1983)	(Wasata x Biala) x Neugatersleben	26 14
		Ramir (Pologne, 1985)	Sum x Flavanda	26 14
		Jaran (Pologne, 1986)	Aschersleben x (Wasata x x Wielkolistna)	30 26
		Heiga (Pologne, 1986)	Hamil x Delisa II	30 26
		Miko (Pologne, 1989)	Hamil x Cud Ameryki	35 40

*) Sigurbjörnsson et Micke, 1974

MBNL = FAO/IAEA Mutation Breeding Newsletter

Tableau VII.

EXEMPLES DE PLANTES ORNEMENTALES DONT DES VARIETES SONT A L'ORIGINE DE VARIETES MUTANTES APRES IRRADIATION

Variétés irradiée	Mutant obtenu	Caractères améliorés
<i>Achimenes</i>		
Paul Arnold	Compact Arnold	Port plus compact
	Cupido	Port compact, floraison abondante
	Early Arnold	Floraison plus hâtive de 1-2 semaines
	Orion	Floraison précoce, fleurs plus grandes
	Springtime	Floraison plus précoce de 1-2 semaines
<i>Astroemeria</i>		
Orchid Flower	Canaria stagula	Fleurs de couleurs jaune
	White Wings	Fleurs blanches, inflorescence jaune
	staretto	Fleurs jaunes avec des bandes noires très contrastées
	Yellow Tiger stavero	Fleurs jaunes avec des bandes noires très contrastées
	Zebra stazeb	Fleurs fortement striées
Carmen	Capitol	Fleurs rose saumon
	Fanfare	Fleurs rouges
	Purpur Joy	Fleurs rouge pourpre foncé, tige courte
	Result	Fleurs rouge lumineux
	Trident	Fleurs roses
	Valiant	Fleurs rouge clair
	Zenith	Fleurs rouge orangé
<i>Begonia</i>		
Aphrodite Rose	Aphrodite Joy	Fleurs plissées rose brillant, plante vigoureuse
	Aphrodite Twinkles	Fleurs roses, plante naine à croissance lente
	Aphrodite Peach	Fleurs couleur de fleur de pêche, très florifère
	Enchantress	Fleurs plissées d'un léger rouge rosé
	Mikkel Limelight	Fleurs grandes, blanches, plante très vigoureuse
	Elegance	Fleurs doubles très grandes, roses; liséré plissé, propagation par boutures foliaires, excepté en été
	Fantasy	Port dressé, compact; croissance lente, propagation par bouture foliaire, fleurs rose rouge foncé
	Red Elegance	Fleurs doubles grandes; bord des pétales plissé, couleur rouge; plante vigoureuse

Tableau VII. (Suite)

Variété irradié	Mutant obtenu	Caractères améliorés
	Rose Elegance	Fleurs doubles grandes, vermeilles, pétales plissés, plante vigoureuse
<i>Chrysanthemum</i>		
Privet zime	Jupiter Mercury Milky way Mars Inflorescence orange Plutonii	Inflorescence jaune-crème Fleurs lilas Inflorescence blanche Inflorescence rose pâle
Redemine	Blue Redemine Bronze Redemine Funny Redemine White Redemine Yellow Redemine	Fleurs rose sombre Fleurs couleur de bronze Fleurs blanches à coeur rouge Fleurs blanches Fleurs jaunes
Undaunted	Aruna Ashankit Kunchita Kanak Nirbhaya Nirbhik Shafali Svarim Thalar	Inflorescence rougeâtre sombre Fleurons extérieurs semi-tubuliflores et frangés Capitules incurvés Inflorescence brun foncé Mauve plus clair, fleurons extérieurs semi-tubiflores et frangés Mauve plus clair, fleurons extérieurs plats et frangés Rougeâtre clair, capitules plus ou moins incurvés Inflorescence brun clair Fleurons extérieurs presque plats et frangés
<i>Dahlia</i>		
Salmon Rays	Gracieuse Rotonde Ornamental Rays Selection	Fleurs violet-mauve, type c. s., arachnoïde Fleurs rose vif et bourgeons grossis Fleurs couleur d'abricot et bourgeons grossis Bourgeons grossis et tige plus haute, couleur inchangée
Arthur Godfrey	Autumn Harmony Dutch Visit Explosion Holland Jubilee Motive Progression Rosy Mist	Orange-cadmium avec centre écarlate Rouge orangé, bourgeons de 30cm de diamètre Rouge sang avec centre jaune Fleurs orangé clair Fleurs de couleur pourpre Fleurs rouge brique Fleurs rose empire

Tableau VII.(suite)

Variété irradié	Mutant obtenu	Caractères améliorés
	<i>Temptation</i>	Fleurs géantes couleur rouge laque foncé
Aztec	<i>Adagio</i> <i>Allegro</i> <i>Altamira</i> <i>Amalfi</i> <i>Annibal</i>	Fleurs orange Fleurs pourpre clair Stries orange et rouges Couleur rouge clair et lumineux Fleurs pourpre foncé
Rose		
Contempo	<i>Tangerine</i> <i>Contempo</i> <i>Yellow Contempo</i>	Fleurs orange-tangerine Fleurs jaunes
Mario	<i>Dark Mario</i> <i>Orange Mario</i>	Fleurs rose foncé Fleurs orange
Queen Elisabeth	<i>Flamingo Queen</i> <i>Paula</i> Fleurs corail poudreux <i>Saroda</i>	Fleurs rose saumon Fleurs rose très pâle
Rhododendron		
De Wael's	<i>Pastorale</i>	Rouge bleuté légèrement marginé de blanc
Favorite	<i>Sierra Nevada</i> <i>Mevr. R. de Loose</i>	Fleurs rouge et jaune légèrement marginées de blanc Fleurs rouge et jaune marginées de blanc
Streptocarpus		
Constant Nymph	<i>Mini Nymph</i> <i>Blue Nymph</i> <i>Netta Nymph</i> <i>Cobalt Nymph</i> <i>Purple Nymph</i> <i>Violetta</i> <i>Kefora</i> <i>Mutara</i> <i>Margaret</i> <i>Minidor</i> <i>White Windor</i> <i>Blue Windor</i> <i>Dark Windor</i>	Croissance compacte; floraison très libre Fleur bleu clair Fleur veinée de bleu foncé Fleur bleu foncé; plante compacte Fleur pourpre, plus longue Fleur lilas sombre Fleur bleu sombre "Papillonacée" bleu sombre Floraison très libre durant l'hiver De " <i>Mini Nymph</i> ", bleu pâle, plus courte De " <i>Margaret</i> ", fleur blanche De " <i>Margaret</i> ", bleu pâle De " <i>Margaret</i> ", fleur bleu foncé, plus petite

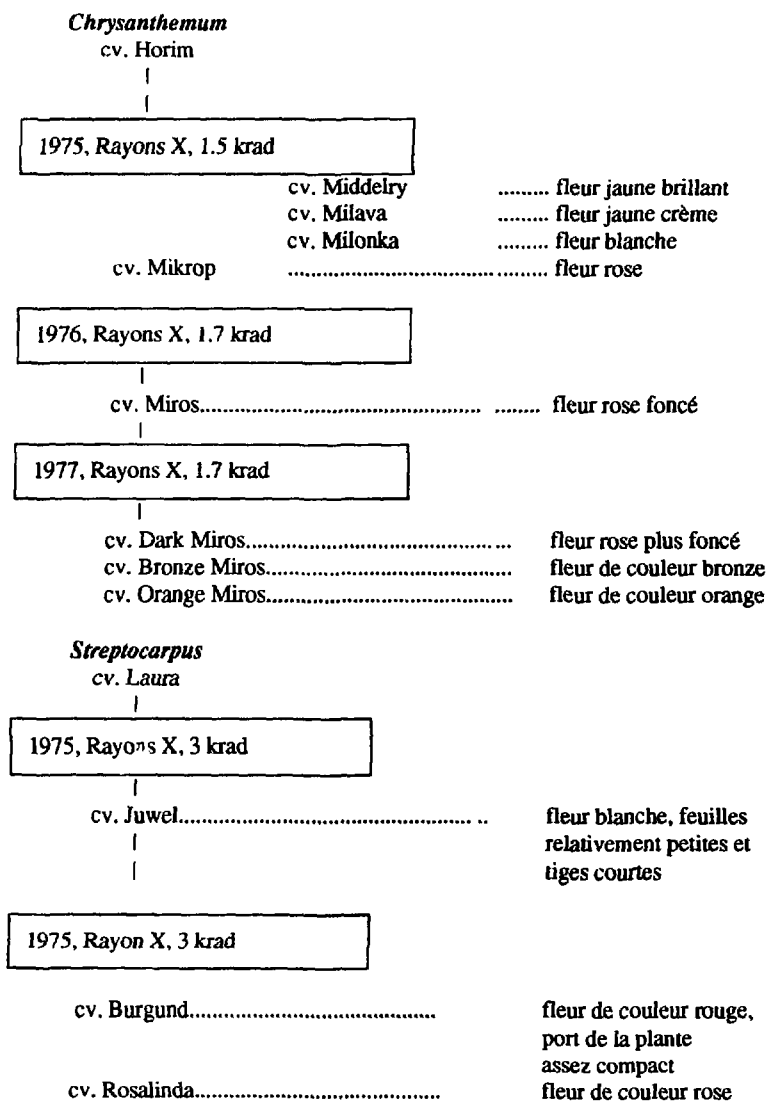


Figure 1. Exemples du résultat d'irradiation récurrente.

Il n'est pas douteux que l'utilisation rationnelle, en amélioration des plantes, de l'induction de mutations est devenue une démarche profitable (SATO, 1982). Pour convaincre les esprits sceptiques, il n'est que d'essayer d'estimer le bénéfice apporté aux cultivateurs, ou bien le gain en termes d'économie à l'échelle nationale, qui découle de l'emploi de la méthode. Une estimation de ce type a été faite pour le blé dur en Italie et l'auteur conclut qu'une seule variété a produit un bénéfice annuel de 7 millions de dollars U.S., tandis que le coût total de la recherche en radiologie, mutagenèse, cytologie, cytogénétique et sélection a coûté, en 15 ans, au Centre de recherches nucléaires de La Casaccia (près de Rome), la somme de 3.5 millions de dollars U.S. (ROSSI, 1979). Toutefois, nous considérons comme futile d'établir des comparaisons de coûts et bénéfices entre les différentes méthodes d'amélioration des plantes. Les divers outils de sélection ne sont pas interchangeables mais plutôt complémentaires, pourvu que le sélectionneur connaisse bien les mérites particuliers et les véritables limites des différentes voies d'approche.

C. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

C.1. AMELIORATION DES PLANTES PAR MUTAGENESE CLASSIQUE

Bien que, depuis Darwin, chaque étudiant apprenne que les mutations sont fondamentales pour l'évolution biologique naturelle (GUSTAFSSON et VON WETTSTEIN, 1958; OHTA, 1974), l'exploitation des mutations induites comme «évolution guidée par l'homme» a été entravée par un certain scepticisme durant des années. C'était la conséquence d'espairs déraisonnables aussi bien qu'une méconnaissance totale du phénomène. Heureusement, les recherches sur la mutagenèse ont contribué à améliorer considérablement la compréhension de la base moléculaire des caractéristiques héréditaires des végétaux (KONZAK *et al.*, 1973; KÜNZEL et SCHOLZ, 1972; MAC KEY, 1981). Cinquante années d'expérience ont abouti à la conclusion qu'il n'est rien de miraculeux, rien de désastreux non plus dans l'induction de mutations: il y a des perspectives et des limites qui, une fois connues, conduiront le sélectionneur à faire le meilleur usage de cet outil (BROCK, 1971, 1977; KAWAI, 1983, 1986; MALUSZYNSKI, 1990).

Les mutations induites ont leur place, la plus éminente, lorsqu'un cultivar, satisfaisant par ailleurs, est à perfectionner pour un seul caractère aisément reconnaissable, en laissant le reste du génotype essentiellement intact. Lorsqu'il s'agit de cultivars d'espèces à propagation végétative, qui peuvent être hautement hétérozygotes et difficiles à croiser, cet aspect est particulièrement pertinent.

Un autre domaine relevant de l'emploi de la mutagenèse serait l'accroissement de la variabilité génétique pour la sélection et l'hybridation. Cela signifierait souvent la re-création d'une richesse génétique perdue par un choix trop sévère ou par la mise en oeuvre d'un matériel végétal à base génétique étroite.

On n'a pas souvent tenu compte, dans le passé, du fait que la mutagenèse donnerait sa chance à une variabilité génétique en tous sens, y compris une foule de rebus («vacheries botaniques» en jargon de sélectionneur, ou «aberrations inutilisables»); mais, d'un autre côté qu'elle permettrait d'identifier des traits de caractères que les conditions naturelles ou culturelles anciennes auraient désavantageusement sélectionnés. Un nombre croissant de ces caractères sont depuis peu reconnus comme intéressants du point de vue économique. Un exemple typique en est sans doute dans le remaniement de la composition en acides gras chez le soja, le lin et le colza (BRUNKHAUS-JUNG et RÖBBELEN, 1987; WILCOX *et al.*, 1984; ROY et TARR, 1987; GREEN et MARSHALL, 1984; GREEN, 1986). Citons aussi nombre d'autres modifications dans la qualité du produit, aptes à répondre aux besoins de l'industrie (FAO/AIEA, 1982b; HIRSINGER et ZÖBELEIN, 1989; JACOBSEN *et al.*, 1989). On peut considérer comme étroitement liées à cet aspect des choses les tentatives d'adaptation d'espèces non cultivées aux conditions particulières de la culture moderne et aux besoins des utilisateurs de la récolte. C'est un sujet digne d'intérêt à plusieurs points de vue que le changement, par mutation, des relations entre bactéries et légumineuses alimentaires pour accroître l'apport d'azote résultant de sa fixation aux niveaux exigés par les variétés à haut potentiel de rendement, avec l'introduction simultanée d'une tolérance du processus de

fixation aux fortes teneurs du sol en azote (JACOBSEN, 1984; CAROLL *et al.*, 1985; ENGVILD, 1987). Nos plantes cultivées sont passées à travers quelque cent millions d'années de sélection naturelle et environ dix mille ans de sélection domestique en conditions tout à fait différentes, sous plusieurs aspects, de celles des exploitations agricoles du XX^e siècle (SCHWANITZ, 1971; SMITH, 1971; OHTA, 1974; BARIGOZZI, 1986). Ce serait, un merveilleux succès que de réussir en 20 ou 30 ans la domestication des plantes par mutagenèse et sélection. La question est seulement de savoir s'il existe des institutions dotées de suffisamment de patience et de continuité dans leur capacité de financement (FAO/AIEA, 1988b).

Dans des circonstances spécifiques, la reconstruction chromosomique, la duplication de gènes et autres sortes de manipulations génétiques pourraient être une bonne raison pour le sélectionneur de recourir à la mutagenèse (HAGBERG *et al.*, 1972; KÜNZEL et SCHOLZ, 1972; FAO/AIEA, 1977a, pp. 193-199; KIMBALL, 1987; MALUSZYNSKI, 1990).

Il n'est certainement pas trop optimiste de dire qu'il n'y a virtuellement aucune variation impossible à obtenir par mutagenèse expérimentale, pourvu que la population effectivement traitée soit assez abondante et que l'on applique des moyens appropriés pour y détecter les changements attendus.

Cependant la mutagenèse expérimentale ne peut en aucune façon fournir au sélectionneur tous les groupes de gènes favorables et les complexes génétiques co-adaptatifs qui proviennent, sur de nombreuses générations, d'actions combinées à base de mutation, d'hybridation et de sélection. Il est donc impératif de préserver autant que possible la richesse du matériel génétique sauvage et cultivé (HARLAN, 1956; FRANKEL, 1977). Ce sera sans doute coûteux, mais il n'existe pas d'autre solution.

C.2. AMELIORATION DES PLANTES PAR MUTATION ET GENIE GENETIQUE

L'élaboration de génotypes «sur mesure», intentionnelle et adroitement menée, devrait être appelée «génie génétique». Dans ce sens, il convient de considérer les sélectionneurs modernes comme des ingénieurs généticiens, bien différents des anciens qui ont choisi d'abord la meilleure part des variations naturelles et qui, par la suite, avec intuition et bonne fortune, ont réussi quelques hybridations. Un sélectionneur se comporte comme un bon ingénieur quand il se conforme à un concept d'idéotype ou établit une gamme d'objectifs d'amélioration qu'il s'efforce d'atteindre en maîtrisant les ressources génétiques à sa portée (BROCK, 1977). Dans la terminologie actuelle, malencontreusement, une tendance se fait jour qui consiste à réserver le terme de «génie génétique» à la simple manipulation *in vitro* du patrimoine héréditaire.

Nous pouvons nous attendre à des progrès en génétique moléculaire afin d'élargir l'éventail des outils disponibles pour créer des variétés nouvelles. Le transfert de gènes dans des espèces non apparentées est techniquement possible (PEACOCK, 1984). Pour le sélectionneur, toutefois, le problème crucial reste la découverte de loci responsables des caractéristiques désirées (DAY, 1984). Il est évident que pareille technologie du gène rencontrera des limites sévères pour autant qu'elle puisse être essentiellement centrée sur des «gènes majeurs» individuellement reconnaissables, problème familier pour un sélectionneur mutagéniste (FUJII, 1981). Nombre d'autres problèmes subsistent, dont certains peuvent être résolus à l'aide des progrès futurs de la technologie (MÜLLER et METTIN, 1988).

Une partie de la biotechnologie moderne, la culture de plantes *in vitro*, connaît aussi un développement rapide. De nos jours, ces méthodes permettent également des progrès dans la sélection par mutations. Elles peuvent l'accélérer grâce à la propagation clonale de mutants d'intérêt agronomique en vue de leur évaluation sur le terrain. Pour beaucoup d'espèces, ces techniques de «micro-propagation» sont déjà bien au point: elles utilisent des extrémités de tiges, des méristèmes, divers explants ou même des suspensions cellulaires (HUGHES, HENKE et CONSTANTIN, 1978; ANONYME, 1984; NOVAK *et al.*, 1986b; SONNINO *et al.*, 1986). La culture d'apex offre apparemment l'avantage d'une propagation sans virus, mais un problème majeur, associé à certains types de «micro-propagation» réside dans l'instabilité génétique, souvent nommée «variation somaclonale», comme nous l'avons vu (NOVAK et VYSTOT, 1975; D'AMATO, 1975, 1978, 1986; ORTON, 1980; EVANS *et al.*, 1983; MEINS, 1983; CAILLOUX, 1984). Cette variation génétique, qui inquiète les multiplicateurs de variétés autant que les

gestionnaires de banques de génotypes, partout où l'on doit préserver la pureté, l'authenticité du matériel génétique (BAJAJ, 1986), est préconisée par d'autres auteurs comme intéressante pour les sélectionneurs (NICKELL, 1977; WASAKA, 1979; SHEPARD, BIDNEY et SHAHIN, 1980; DAY, 1980; THOMAS *et al.*, 1982; SCOWCROFT, LARKIN et BRETTEL, 1983; SEMAL, 1986; YOBOUE, 1986). Jusque-là, peu de résultats ont été recueillis, qui soient utiles aux praticiens (SCOWCROFT, 1984; CAILLOUX, 1984) mais on constate le déploiement d'efforts importants pour utiliser cette variation survenue *in vitro* en combinaison avec la sélection *in vitro* pour obtenir des plantes tolérantes aux toxines, herbicides, excès thermiques, etc. (NABORS *et al.*, 1975; DIX et STREET, 1976; CHALEFF, 1981; INGRAM, 1983; FAO/AIEA, 1985; BOLIK *et al.*, 1986; INGRAM et MACDONALD, 1986; et autres). Une question se pose, à savoir si cette variation *in vitro* pourrait se substituer à la variation que procurent les traitements mutagènes (THOMAS, KING et POTRYKUS, 1979; GAVAZZI *et al.*, 1987). Y ajouter un agent mutagène peut accroître la «variation somaclonale» d'un facteur quatre (MALIGA *et al.*, 1981), mais on dispose de trop peu d'expérience pour décider si cet accroissement est souhaitable du point de vue du sélectionneur (FAO/AIEA, 1986).

Il n'existe qu'une expérience limitée dans l'application de rayonnements ou de substances mutagènes à du matériel végétal cultivé *in vitro* (ERIKSSON, 1967; MEE, NICKELL et HEINZ, 1969; BAJAJ, SÄTTLER et ADAMS, 1970; HOWLAND et HART, 1977; MALIGA, 1980; DEVREUX *et al.*, 1986; DURON et DECOURTYE, 1986; NOVAK *et al.*, 1990); nous n'avons que peu de publications, également, sur les succès d'une sélection de mutants après application de traitements mutagènes *in vitro* (MALEPSY, CORDUAN et PRZYBECKI, 1977; CORNU *et al.*, 1977; MALIGA, 1980; BOUHARMONT et DABIN, 1986; KLEFFEL *et al.*, 1986).

On attend d'avantage de résultats de la mutation induite sur des plantes haploïdes obtenues en cultures d'anthers (NITSCH, 1972; KASHA, 1974; OONO, 1975; NITZSCHE et WENZEL, 1977; McCOMB, 1979; HU, 1984; SHARP *et al.*, 1984; MALUSZYNSKI, 1989). Dans ce cas, les traits mutants sont identifiables sans passer par la phase gamétophytique (DEVREUX et SACCARDO, 1971). Une fois diploïdisés, les mutants seront homozygotes et prêts pour la multiplication nécessaire pour effectuer les essais comparatifs de plein champ (KUO, 1986; ZHENG *et al.*, 1986a). Bien entendu ce ne sont pas tous les caractères qui peuvent se sélectionner chez les plantes à l'état haploïde (à cause de la stérilité par exemple). Quoi qu'il en soit, l'application d'agents mutagènes à des haploïdes, suivie du doublement chromosomique, pourrait offrir un avantage, à savoir que tous les individus en M_2 sont homozygotes et que par ailleurs la distinction entre plantes mutées et plantes non mutées se trouverait plus facile que dans une descendance en ségrégation normale (lorsqu'on recourt à l'analyse chimique, par exemple, pour évaluer la qualité du grain).

Les mutations induites s'appliquent aussi, avantagement, à la recherche de gènes marqueurs pour identifier les protoplastes fusionnés lors d'une hybridation somatique (MALIGA, 1980; MALIGA *et al.*, 1981; DCUGLAS, 1986) et pour perfectionner la technique RFLP (polymorphisme de la longueur des fragments de restriction de l'ADN) de façon à la rendre plus commode en amélioration des plantes (BECKMANN et SOLLET, 1986; MALUSZYNSKI, 1990).

Ce serait exaltant, bien sûr, de pouvoir employer les suspensions de cellules haploïdes quand on est sélectionneur mutagéniste (BINDING, 1972; SCHIEDER, 1976) mais, dans l'état actuel des choses, cet enthousiasme se voit refroidi par les difficultés de la régénération des plantes entières à partir de simples cellules. Il faudra faire de grands pas dans le développement de techniques avant que ce rêve de mutagéniste devienne une réalité; il conviendra, par exemple:

- d'utiliser un nombre théoriquement illimité de cellules à faire muter;
- d'obtenir ces cellules à l'état haploïde de façon à ce que s'expriment, à égalité, les allèles dominants et les récessifs;
- d'appliquer à des populations cellulaires «mutagénisées» des techniques micro biologiques de sélection individuelle de cellules *in vitro*.
- de surmonter les difficultés de régénération de plantes entières; et, finalement,
- d'utiliser les techniques de micro-propagation pour multiplier rapidement le matériel mutant sélectionné au niveau qu'exigent les essais comparatifs en conditions de grande culture.

La technologie du gène peut éventuellement ouvrir la voie pour extraire du génome certains gènes particulièrement importants pour les faire muter hors de la cellule dans la direction désirée et pour les replacer dans le génome d'origine ou dans une autre génome; cela réaliserait pleinement, en fin de compte, l'autre vieux rêve de «mutagenèse dirigée» (SMITH, 1961).

En attendant, les sélectionneurs mutagénistes se doivent d'améliorer les aspects économiques des méthodes d'amélioration par mutagenèse «classique». Il serait judicieux, certes, d'insister davantage sur l'efficacité d'une sélection basée sur des critères définis avec plus de précision (FAO/AIEA, 1984). C'est alors que les créateurs de variétés auront à tenir compte des progrès consistants aussi bien en physiologie végétale qu'en génétique moléculaire.

Il n'est pas nécessaire de prouver plus longuement (comme cela le fut il y a 50 ans) que les agents mutagènes sont efficaces. Le sélectionneur, donc, peut les appliquer à son matériel végétal hétérozygote, particulièrement à la génération F1 (hybride), de sorte que non seulement deux fois plus d'allèles différents qu'en cas d'homozygotie sont exposés à l'action mutagène, mais aussi que des avantages peuvent être tirés d'une recombinaison génétique accrue (GRÖBER, 1962; HU *et al.*, 1986; GAJ et MALUSZYNSKI, 1986; WANG *et al.*, 1986; ZHEN *et al.*, 1986). Comme résultat de l'augmentation rapide des capacités techniques, on peut espérer que les sélectionneurs prêteront de plus en plus d'attention aux manipulations de gènes individuels, à la mutation de gènes isolés et à la reconstruction du génome, non seulement dans le noyau des cellules, mais encore dans le cytoplasme (AIEA, 1981; MÜLLER et METTIN, 1988; BURR et BURR, 1989). Il n'est donc pas exagéré d'avancer que la création de variétés nouvelles par mutation n'en est qu'à ses débuts dans le rôle majeur qu'elle tient en amélioration des plantes.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL-HAFEZ, A.A.G.I. and RÖBBELEN, G. (1979). Differences in partial resistance of barley to powdery mildew (*Erysiphe graminis* DC. f.sp. *hordei* Marchal) after chemomutagenesis. I. Screening of mutants under field conditions. *Z. Pflanzenz.* **83**, 321-339
- ABDEL-HAFEZ, A.A.G.I. and RÖBBELEN, G. (1981). Differences in partial resistance of barley to powdery mildew (*Erysiphe graminis* DC. f.sp. *hordei* Marchal) after chemomutagenesis. III. Agronomic performance of the mutants. *Z. Pflanzenz.* **86**, 99-109
- AHNSTRÖM, G. (1989). Mechanism of mutation induction. In: Science for Plant Breeding (Proc. of the 12th Congress of EUCARPIA), Parey, Berlin, p.151-160
- ALLARD, R.W. (1960). Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons Inc. New York, London
- ANANDAKUMAR, C.R. and SREE RANGASAMY (1986). Heterosis and selection indices in rice. *Egypt. J. Genet. Cytol.* **14**, 123-132
- ANONYMOUS (1982). Breeding of Varieties by Use of Radiations. Gamma Field Symposia No. 21. Institute of Radiation Breeding NIAR, MAFF. Ohmiya-machi, Ibaraki-ken, Japan
- ANONYMOUS (1984). International Symposium "Plant Tissue and Cell Culture-Application to Crop Improvement", Olomouc, Czechoslovakia, 24-29 September 1984
- ARIAS, J. and FREY, K.J. (1973). Grain yield mutations induced by ethylmethanesulfonate treatment of oat seed. *Radiation Botany* **13**, 73-85
- AUERBACH, C. (1961). Chemicals and their effects. *Mutation and Plant Breeding*, Washington D.C., p. 120-144
- AZIZ, A., ABDEL-HAFEZ, G.I. and RÖBBELEN, G. (1980). Differences in partial resistance of barley to powdery mildew (*Erysiphe graminis* DC f.sp. *hordei* Marchal) after chemomutagenesis. II. Reaction of mutants to pathotypes. *Euphytica* **29**, 755-768
- BAJAJ, Y.P.S. (1986). In-vitro preservation of genetic resources - techniques and problems. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 43-57

- BAJAJ, Y.P.S., RAM, A.K., LABANA, K.S. and SINGH, H. (1981). Regeneration of genetically variable plants from the anther-derived callus of *Arachis hypogaea* and *Arachis villosa*. *Plant Science Letters* 23, 35-39
- BAJAJ, Y.P.S., SÄTTLER, A.W. and ADAMS, M.W. (1970). Gamma irradiation studies on seeds, seedlings and callus tissue cultures of *Phaseolus vulgaris* L. *Rad. Botany* 10, 119-124
- BALKEMA, G.H. (1971). Chimerism and Diplontic Selection. (Doctor's thesis, Landbouwhogeschool Wageningen). A.A. Balkema, Rotterdam
- BALKEMA, G.H. (1972). Diplontic drift in chimeric plants. *Radiation Botany* 12, 51-55
- BARIGOZZI, C. (Ed.). The Origin and Domestication of Cultivated Plants. (Proc. of a symposium 25-27 November 1985 Rome) Elsevier, Amsterdam 1986
- BECKMANN, J.S. and SOLLER, M. (1986). Restriction fragment length polymorphism in plant genetic improvement. *Oxford Surveys of Plant Molecular and Cell Biology* 3, 195-250
- BHATIA, C.R., MURTY, G.S.S., MOULI, C. and KALE, D.M. (1986). Regeneration of M₁ plants from 'de-embryonated' cotyledons to modify diplontic selection. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 419-427
- BINDING, H. (1972). Selektion in Kalluskulturen mit haploiden Zellen. *Z. Pflanzenz.* 67, 33-38
- BIRD, R. and NEUFFER, M.G. (1987). Induced mutations in maize. In: *Plant Breeding Reviews* (5), 139-180, J. Janick (ed.). Van Nostrand Reinhold, New York
- BOLIK, M., FOROUGHI-WEHR B., KÖHLER, F., SCHUCHMANN, R. and WENZEL, G. (1986). In-vitro selection for disease resistance in potato and barley. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 275-285
- BOROJEVIC, K. (1966). Studies on radiation-induced mutations in quantitative characters of wheat (*Triticum vulgare*). In: *Mutations in Plant Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 15-38
- BOUHARMONT, J. et DABIN, P. (1986). Application des cultures in-vitro à l'amélioration du *Fuchsia* par mutation. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proceedings of a symposium, Vienna, 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 339-347
- BOUMA, J. (1977). Highly efficient spring barley varieties originating from the mutant cultivar "Diamant". *Mutation Breeding Newsletter* No. 10, 6. International Atomic Energy Agency, Vienna
- BROCK, R.D. (1965). Induced mutations affecting quantitative characters. In: *Use of Induced Mutations in Plant Breeding*. Pergamon Press, London, pp. 251-264
- BROCK, R.D. (1971). The role of induced mutations in plant improvement. *Radiation Botany* 11, 181-196
- BROCK, R.D. (1977). Prospects and perspectives in mutation breeding. In: *Genetic Diversity in Plants*. (Edit. A. Muhammed, R. Aksel and R.C. von Borstel). Plenum Press New York, p. 117-132
- BROCK, R.D. (1979). Mutation plant breeding for seed protein improvement. In: *Seed Protein Improvement in Cereals and Grain Legumes*. Vol.1, p. 43-55. International Atomic Energy Agency, Vienna
- BROCK, R.D. and MICKE, A. (1979). Economic aspects of using induced mutations in plant breeding. In: *Induced Mutations for Crop Improvement in Africa*. International Atomic Energy Agency, Vienna. TEC-DOC-222, p. 19-32
- BROERTJES, C., HACCIUS, B. and WEIDLICH, S. (1968). Adventitious bud formation on isolated leaves and its significance for mutation breeding. *Euphytica* 17, 321-344
- BROERTJES, C., KOENE, P. and van der VEEN, J.W.H. (1980). A mutant of a mutant of a mutant of a: Irradiation of progressive radiation-induced mutants in a mutation-breeding programme with *Chrysanthemum morifolium* Ram. *Euphytica* 29, 525-530
- BROERTJES, C. and VAN HARTEN, A.M. (1988). Applied Mutation Breeding for Vegetatively Propagated Crops. Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam, The Netherlands
- BRUNKHAUS-JUNG, E. and RÖBBELEN, G. (1987). Genetical and physiological investigations on mutants for polyenoic fatty acids in rapeseeds (*Brassica napus* L.). III. Breeding behaviour and performance. *Plant Breeding* 98, 9-16

- BRUNNER, H. and ASHRI, A. (1986). Dynamics of mutagen uptake of EMS and MMS into seeds of peanuts and sesame. In: *New Genetical Approaches to Crop Improvement* (Edit. K.A. Siddiqui and A.M. Faruqi). P.I.D.C. Printing Press, Karachi, p. 217-227
- BUIATTI, M. (1989). Use of cell and tissue cultures for mutation breeding. In: *Science for Plant Breeding* (Proc. of the 12th Congress of EUCARPIA). Parey, Berlin, p. 179-200
- BURR, B. and BURR, F.A. (1989). Transposable element-induced mutations. In: *Science for Plant Breeding* (Proc. of the 12th Congress of EUCARPIA). Parey, Berlin, p. 161-164
- CAILLOUX, M. (1984). Plant tissue culture: rapid propagation, induced mutations, and the potential role of protoplast techniques. In: *Crop Breeding, a Contemporary Basis*, (Edit. P.B. Vose and S.G. Blixt). Pergamon Press, Oxford, UK, p. 311-346.
- CAMPBELL, A.I. and WILSON, D. (1977). Prospects for the development of disease-resistant temperate fruit plants by mutation induction. In: *Induced Mutations against Plant Diseases*, International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 215-226.
- CARLSON, P.S. and SMITH, H.H. (1977). Somatic cell genetics and induced mutations. In: *Manual on Mutation Breeding*, International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 205-211.
- CARROLL, B.J., MCNEIL, D.L. and GRESSHOFF, P.M. (1985). A supermodulation and nitrate-tolerant symbiotic (nts) soybean mutant. *Plant Physiology* **78**, 34-40
- CASSELS, A.C., GÖTZ, E.M. and AUSTIN, S. (1983). Phenotypic variation in plants produced from lateral buds, stem explants and single-cell-derived callus of potato. *Potato Research* **26**, 367-372
- CHALEFF, R. (1981). Genetics of Higher Plants. In: *Applications of Cell Culture*. Cambridge University Press, Cambridge
- CORNU, A., CASSINI, R., BERVILLE, A. and VUILLAUME, E. (1977). Recherche par mutagenèse d'une resistance à *Helminthosporium maydis*, race T, chez les maïs à cytoplasme male-sterile Texas. In: *Induced Mutations against Plant Diseases*, International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 479-488.
- D'AMATO, F. (1965). Chimera formation in mutagen-treated seeds and diplontic selection. In: *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding*. (Report of the FAO/IAEA Technical Meeting, Rome 1964). Pergamon Press, Oxford, p. 302-316
- D'AMATO, F. (1975). The problem of genetic stability in plant tissue and cell cultures. In: *Crop Resources for Today and Tomorrow*. (Edit. O. Frankel and J.G. Hawkes). University Press, Cambridge, UK, p. 333-348.
- D'AMATO, F. (1977). Cytogenetics of differentiation in tissue and cell cultures. In: *Applied and fundamental aspects of plant cell, tissue and organ culture*. (Edit. J. Reinert and Y.P.S. Bajaj). Springer-Verlag, Berlin, p. 343-356.
- D'AMATO, F. (1978). Chromosome number variation in cultured cells and regenerated plants. In: *Frontiers in Plant Tissue Culture*. (Edit. T.A. Thorpe). University of Calgary, p. 287-296.
- D'AMATO, F. (1986). Spontaneous mutations and somaclonal variation. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proc. of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 3-10
- D'AMATO, F., BENNICI, A., CIONINI, P.G., BARONCELLI, S. and LUPI, M.C. (1980). Nuclear fragmentation followed by mitosis as mechanism for wide chromosome number variation in tissue cultures: Its implications for plant regeneration. In: *Plant Cell Cultures: Results and Perspectives*. Ed. by F. Sala, B. Parisi, R. Cella and O. Ciferri. Elsevier-North Holland, Amsterdam, p. 62-72.
- DASKALOV, S. (1986). Mutation breeding in pepper. *Mutation Breeding Review* No. 4, IAEA, Vienna
- DAY, P.R. (1980). Tissue culture methods in plant breeding. In: *Tissue Culture Methods for Plant Pathologists*. (Edit. D.S. Ingram and J.P. Helgeson). Blackwell, Oxford, p. 223-231.
- DAY, P.R. (1984). Molecular approaches to plant breeding. In: *Genetics: New Frontiers* (Proceedings of the 15th International Congress of Genetics) Vol. IV Applied Genetics. (Edit. V.L. Chopra, B.C. Joshi, R.P. Sharma and H.C. Bansal). Oxford & IBH Publishing Company, New Delhi, p. 85-94.
- DECOURTYE, L. and LANTIN, B. (1971). Consideration methodologiques sur l'isolement de mutantes provoqués chez le pommier et le poivier. *Annales de l'Amélioration des Plantes* **21**, 24-44

- DELLAERT, L.M.W. (1979). Comparison of selection methods for specific mutants in self-fertilizing crops: Theoretical approach. In: *Seed Protein Improvement in Cereals and Grain Legumes Vol.I*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 57-75
- DEVREUX, M., MAGNIEN, E. and DALSCHAERT, X. (1986). Cellules végétale in-vitro et radiations ionisantes. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 93-100
- DEVREUX, M. and SACCARDO, F. (1971). Mutazioni sperimentali osservate su piante aploidi di tabacco ottenute per colture *in vitro* de antere irradiate. *Atti Associazione Genetica Italiana* **16**, 69-71
- DIAMANTIS, B. (1974). A mathematical investigation of the induced mutation rate which is optimum for genetic improvement. Part I. Mutagenic treatment of the haploid; the three-locus case. *Theoretical and Applied Genetics* **44**, 31-44
- DIX, P.J. and STREET, H.E. (1976). Selection of plant cell lines with enhanced chilling resistance. *Annals of Botany* **40**, 903-910
- DONINI, B. (1977). Breeding methods and applied mutagenesis in fruit plants. In: *The Use of Ionizing Radiation in Agriculture*. (Proceedings of a workshop, Wageningen, 1976). Commission of the European Communities, Biological Science EUR-5815EN, p. 453-486
- DONINI, B., KAWAI, T. and MICKÉ, A. (1984). Spectrum of mutant characters utilized in developing improved cultivars. In: *Selection in Mutation Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 7-31
- DONINI, B. and MICKÉ, A. (1984). Use of induced mutations in improvement of vegetatively propagated crops. In: *Induced Mutations for Crop Improvement in Latin America*. International Atomic Energy Agency, Vienna. TEC-DOC-305, p. 79-98
- DONINI, B. and ROSSI, L. (1979). Italian durum wheat varieties obtained by induced mutations and their economic importance. *Mutation Breeding Newsletter* No. 13, 6-7. International Atomic Energy Agency, Vienna
- DOUGLAS, G.C. (1986). Effects of gamma radiation on morphogenesis and mutagenesis in cultured stem explants of poplar. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 121-128
- DURON, M. and DECOURTYE, L. (1986). Effets biologiques des rayons gamma appliques à des plantes de *Weigela* cv. "Bristol ruby" cultivées in vitro. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 103-111
- EHRENBERG, L., GUSTAFSSON, A. and LUNDQUIST, U. (1959). The mutagenic effect of ionizing radiations and reactive ethylene derivatives in barley. *Hereditas* **48**, 351-368
- EHRENBERG, L., GUSTAFSSON, A. and LUNDQUIST, U. (1961). Viable mutants induced in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. *Hereditas* **47**, 243-282
- ENGVILD, K.C. (1987). Nodulation and nitrogen fixation mutants of pea, *Pisum sativum*. *Theor. Appl. Genet.* **74**, 711-713
- ENKEN, V.B. (1967). Manifestation of Vavilov's law of homologous series in hereditary variability in experimental mutagenesis. In: *Induced Mutations and their Utilization*. Akademie-Verlag, Berlin, p. 123-129
- ERIKSSON, T. (1967). Cell cultures of *Haplopappus gracilis* as testing material for radiomimetic compounds. *Hereditas* **57**, 127-148
- EVANS, D.A., SHARP, W.R., AMMIRATO, P.V. and YAMADA, Y. (Edit.) (1983). *Handbook of Plant Cell Culture Vol.I: Techniques for Propagation and Breeding*. Macmillan Publishing Co. New York
- FAO/IAEA (1965). *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding*. (Report of an FAO/IAEA Technical Meeting Room 1964). Pergamon Press, Oxford, U.K
- FAO/IAEA (1971). *Rice Breeding with Induced Mutations III*. International Atomic Energy Agency, Vienna

- FAO/IAEA (1977a). *Manual on Mutation Breeding*. 2nd Edition. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1977b). *Induced Mutations Against Plant Diseases*. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1979). *Seed Protein Improvement in Cereals and Grain Legumes*. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1981). *Consultants Meeting on the Induction of Mutation in Extra-nuclear Hereditary Cell Elements (Summary Report)*. In: *Induced Mutations - A Tool in Plant Research*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 507-522
- FAO/IAEA (1982a). *Induced Mutations in Vegetatively Propagated Plants II*. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1982b). *Improvement of Oil-Seed and Industrial Crops by Induced Mutations*. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1983a). *Induced Mutations for Disease Resistance in Crop Plants II*. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1983b). *Chimerism in Irradiated Dicotyledonous Plants*. International Atomic Energy Agency, Vienna. TEC-DOC-289
- FAO/IAEA (1984a). *Conclusions and recommendations*. In: *Selection in Mutation Breeding*, pp. 157-169. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1984b). *Cereal Grain Protein Improvement*. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1984c). *Semidwarf Cereal Mutants and their Use in Cross-Breeding II*. International Atomic Energy Agency, Vienna TEC-DOC-307
- FAO/IAEA (1985). *Mutation breeding for disease resistance using in-vitro culture techniques*. International Atomic Energy Agency, Vienna TEC-DOC-342
- FAO/IAEA (1986). *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1988a). *Improvement of Grain Legume Production Using Induced Mutations*. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1988b). *Plant Domestication of Induced Mutations*. International Atomic Energy Agency, Vienna
- FAO/IAEA (1988c). *Semi-dwarf Cereal Mutants and Their Use in Cross Breeding III*. International Atomic Energy Agency, Vienna TECDOC-455
- FRANKEL, O.H. (1977). *Natural variation and its conservation*. In: *Genetic Diversity in Plants*. (Edit. A. Muhammed, R. Aksel and R.C. von Borstel). Plenum Press, New York, p. 21-44
- FREISLEBEN, R. and LEIN, A. (1942). *Über die Auffindung einer mehltau-resistenten Mutante nach Röntgenbestrahlung einer anfälligen Linie von Sommergerste*. *Naturwissenschaften* **30**, 608
- FREISLEBEN, R. and LEIN, A. (1943a). *Vorarbeiten zur züchterischen Auswertung röntgeninduzierter Mutationen I*. *Z. Pflanzenz.* **25**, 235-254
- FREISLEBEN, R. and LEIN, A. (1943b). *Vorarbeiten zur züchterischen Auswertung röntgeninduzierter Mutationen II*. *Z. Pflanzenz.* **25**, 255-283
- FUJII, TARO (1981). *Future prospects of mutation breeding with genetic engineering*. In: *Progress in Mutation Breeding*. Gamma Field Symposia No. 20. Institute of Radiation Breeding Ohmiya-machi, Japan, p. 41-56
- GAGER, C.S. (1908). *Effects of the rays of radium on plants*. *Memoires of the New York Botanical Garden* **4**, 278
- GAJ, M.D. and MALUSZYNSKI, M. (1986). *Mitotic recombination in callus of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. after fast neutron treatment*. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proc. of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 147-153

- GAUL, H. (1961a). Studies on diplontic selection after α -irradiation of barley seeds. In: Effects of Ionizing Radiations on Seeds. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 117-136
- GAUL, H. (1961b). Use of induced mutants in seed-propagated species. In: Mutation and Plant Breeding. NAS-NRC 891, 206-251
- GAUL, H. (1964). Mutations in plant breeding. *Radiation Botany* 4, 155-232
- GAUL, H., FRIMMEL, G., GICHNER, T. and ULONSKA, E. (1972). Efficiency of mutagenesis. In: Induced Mutations and Plant Improvement. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 121-139
- GAUL, H., GRUNEWALDT, J. and ULONSKA, E. (1971). Macro- and micro-mutations, their significance in breeding of autogamous cultivated plants. In: Proceedings of International symposium on the Use of Isotopes and Radiation in Agriculture and Animal Husbandry Research, New Delhi, 137-145
- GAVAZZI, G., TONELLI, C., TODESCO, G., ARREGKINI, E., RAFFALDI, F., VECCHIO, F., BARBUZZI, G., BIASINI, M.G. and SALA, F. (1987). Somaclonal variation versus chemically induced mutagenesis in tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 74, 733-738
- GEORGE, K.P. and NAYAR, G.G. (1973). Early-dwarf mutant in linseed induced by gamma-rays. *Current Science* 42, 137-138
- GHOSH, T. (1983). Handbook on jute. FAO Plant Production and Protection Paper 51, FAO, Rome, Italy
- GICHNER, T. and VELEMINSKY, J. (1970). Mutagenic activity of nitrosamides and nitrosamines in a plant, *Arabidopsis thaliana*. Newsletter of the Environmental Mutagen Society No. 3, p. 20
- GÖBEL, E., BROWN, P.T.H. and LÖRZ, H. (1986). In-vitro culture of *Zea mays* L. and analyses of regenerated plants. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 21-27
- GOTTSCHALK, W. (1971). Die Bedeutung der Genmutationen für die Evolution der Pflanzen. G. Fischer Stuttgart
- GOTTSCHALK, W. (1976). Monogenic heterosis. In: Induced Mutations in Cross Breeding. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 189-197
- GOTTSCHALK, W. and WOLFF, G. (1983). Induced Mutations in Plant Breeding. Monographs on Theoretical and Applied Genetics No. 7. Springer Verlag, Berlin
- GREEN, A.G. (1986). Genetic control of polyunsaturated fatty acid biosynthesis in flax (*Linum usitatissimum*) seed oil. *Theor. Appl. Genet.* 72, 654-661
- GREEN, A.G. and MARSHALL, D.R. (1984). Isolation of induced mutants in linseed (*Linum usitatissimum*) having reduced linolenic acid content. *Euphytica* 33, 321-328
- GREGORY, W.C. (1956). Induction of useful mutations in the peanut. In: Genetics in Plant Breeding. Brookhaven Symposia in Biology No. 9. Brookhaven National Laboratory, Upton N.Y., p. 177-190
- GRÖBER, K. (1962). Chimärenbildungen bei der Tomatenmutante *gilva* von *Lycopersicon esculentum* Mill. nach Behandlung von heterozygotem Samenmaterial mit Colchicin und Röntgenstrahlen. Die Kulturpflanze 10, 293-311
- GUSTAFSSON, A. (1947). Mutation in agricultural plants. *Hereditas* 33, 1-100
- GUSTAFSSON, A. (1960). Chemical mutagenesis in higher plants. In: Chemische Mutagenese. Akademie-Verlag, Berlin, p. 14-29
- GUSTAFSSON, A. and von WETTSTEIN, D. (1958). Mutationen und Mutationszüchtung. In: Handbuch der Pflanzenzüchtung 2.Auflage, Band I. Parey Verlag, Berlin, p. 612-699
- HÄNSEL, H. (1967). Model for a theoretical estimate of optimal mutation rates per M_1 -nucleus with a view to selecting beneficial mutations in different M-generations. Induced Mutations and their Utilization. Akademie-Verlag, Berlin, p. 125-129
- HÄNSEL, H. (1979). The use of the short straw mutant Cp B132 in breeding high yielding *durum* wheats in Austria. In: Mutation Breeding Newsletter No. 13, 2-4. International Atomic Energy Agency, Vienna
- HARLAN, J.R. (1956). Distribution and utilization of natural variability in cultivated plants. In: Genetics in Plant Breeding. Brookhaven Symposia in Biology, No. 9. Brookhaven National Laboratory, Upton NY, p. 191-208

- HARLE, J.R. (1972). A review of mutation breeding procedures in *Arabidopsis* based on a fresh analysis of the mutant sector problem. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **16**, 559-572
- HARLE, J.R. (1974). Mutation breeding and the mutant sector problem in *Arabidopsis*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **16**, 476-480
- HE, Y., IUO, S. and YANG, R. (1986). The variability of irradiated rape (*B. napus*) hybrid's offspring. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutations and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China), 16-20 October 1985, p. 135-136
- HENTRICH, W. (1967). The influence of temperature on the induction and manifestation of chlorophyll-deficient mutants in barley. In: Induced Mutations and their Utilization. Akademie-Verlag, Berlin, p. 37-42
- HERSKOWITZ, I.H. (1962). *Genetics*. Little, Brown and Company, Boston, Toronto
- HESLOT, H., FERRARY, R., LEVY, R. and MONARD, C. (1961). Induction de mutations chez l'orge: Efficacité relative des rayons gamma, du sulfate d'éthyle, du méthane sulfonate d'éthyle et de quelques autres substances. In: Effects of ionizing radiations on seeds. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 243-249
- HEUN, M. (1984). Localization of induced genes of barley for resistance against powdery mildew. *Z. Pflanzenz.* **93**, 158-168
- HIRSINGER, F. and ZÖBELEIN, H. (1989). Industrial requirements for new crops. In: Plant Domestication by Induced Mutation. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 45-51
- HOFFMANN, W. (1959). Neuere Möglichkeiten der Mutationszüchtung. *Z. Pflanzenz.* **41**, 371-394
- HONG, P., XIE, Z., HE, Z., CHEN, B. and ZHU, G. (1986). Research on fast neutron irradiation breeding of Chinese chestnut. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutations and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China), 16-20 October 1985, p. 169-174
- HOWLAND, G.P. and HART, R.W. (1977). Radiation biology of cultured plant cells. In: *Plant Cell Tissue and Organ Culture*. (Edit. J. Reinert and Y.P.S. Bajaj). Springer Verlag, Berlin, p. 731-756
- HU, C.H. (1973). Evaluation of breeding semi-dwarf rice by induced mutations and hybridization. *Euphytica* **22**, 562-574
- HU, HAN (1984). Crop improvement by anther culture. In: *Genetics: New Frontiers*. (Proceedings of the 15th International Congress of Genetics) Vol. IV. Applied Genetics, p. 77-84. (Edit. V.L. Chopra, B.C. Joshi, R.P. Sharma and H.C. Bansal). Oxford & IBH Publishing Company New Delhi
- HUGHES, K.W., HENKE, R. and CONSTANTIN, M. (1978). Propagation of Higher Plants through Tissue Culture. (Proceedings of a symposium, Knoxville, Tennessee). Technical Information Centre, US Department of Energy, Washington. CONF-7804111
- IAEA (1961). Effects of ionizing radiations on seeds (Proceedings of a symposium). International Atomic Energy Agency, Vienna
- INGRAM, D.S. (1983). Prospects and challenges for the future. In: *Use of Tissue Culture and Protoplasts in Plant Pathology*. Academic Press, Australia, p. 163-188
- INGRAM, D.S. and MACDONALD, M.V. (1986). In vitro selection of mutants. In: *Nuclear Techniques and In Vitro Culture for Plant Improvement* (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna p. 241-257
- JACOBSEN, E. (1984). Modification of symbiotic interaction of pea (*Pisum sativum* L.) and *Rhizobium leguminosarum* by induced mutations. *Plant and Soil* **82**, 427-438
- JACOBSEN, E., HOVEN KAMP-HERMELINK, J.H.M., KRIJGSHELD, H.T., NIJDAM, H., PIJNACKER, L.P., WITHOLT, B. and FEENSTRA, W.J. (1989). Phenotypic and genotypic characterization of an amylose-free starch mutant of the potato. *Euphytica* **44**, 43-48
- JARANOWSKI, J. and MICKE, A. (1985). Mutation breeding in peas. Mutation Breeding Review No. 2. International Atomic Energy Agency, Vienna
- JÖRGENSEN, J.H. (1975). Identification of powdery mildew resistant barley mutants and their allelic relationship. *Barley Genetics III*, p. 446-455
- JOSHUA, D.C. (1983). Increasing genetic variability in jute by hybridization and mutation induction. Paper presented at the FAO Expert Consultation on Jute and Mesta Improvement, Calcutta, India, 5-9 September 1983

- JUGRAN, H.M., NATH, P., BANERJI, B.K. and DATTA, S.K. (1986). Gamma ray induced dwarf mutant of winged bean *Psophocarpus tetragonolobus* (L.) D.C. *J. Nuclear Agric. Biol.* **15**, 175-178
- KAPLAN, R. (1951). Chromosomen- und Faktormutationsraten in Gerstenkörnern bei verschiedenartigen Quellungsbehandlungen oder Kälte während oder nach der Röntgenbestrahlung sowie bei Dosisfraktionierung. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* **83**, 347-382
- KASHA, K.J.(ed.) (1974). *Haploids in Higher Plants: Advances and Potential*. University of Guelph, Guelph, Canada
- KAWAI, T. (1980). Current rice mutation breeding in Japan. *International Rice Commission Newsletter* **29**, 9-21
- KAWAI, T. (1983). A note on achievements and future problems of mutation breeding. In: *Induced Mutants as Genetic Resources*. Gamma Field Symposia No. 22, p. 81-100
- KAWAI, T. (1986). Radiation breeding - 25 years and further on. In: *Gamma Field Symposia No. 25*. Institute of Radiation Breeding NIAR, MAFF, Japan, p. 1-34
- KIMBALL, R.F. (1987). The development of ideas about the effect of DNA repair on the induction of gene mutations and chromosomal aberrations by radiation and chemicals. *Mutation Research* **186**, 1-34
- KLEFFEL, B., WALTHER, F. and PREIL, W. (1986). X-ray induced mutability in embryogenic suspension cultures of *Euphorbia pulcherrima*. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proc. of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 113-120
- KLEINHOFS, A., SANDER, C., NILAN, R.A. and KONZAK, C.F. (1974). Azide mutagenicity - Mechanism and nature of mutants produced. In: *Polyploidy and Induced Mutations in Plant Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 195-199
- KONZAK, C.F. (1984). Role of induced mutations. In: *Crop Breeding, a Contemporary Basis*. (Edit. P.B. Vose and S.G. Blixt). Pergamon Press, Oxford, p. 216-292
- KONZAK, C.F., NILAN, R.A., WAGNER, J. and FOSTER, R.J. (1965). Efficient chemical mutagenesis. In: *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding*. (Report of the FAO/IAEA Technical Meeting, Rome 1964). Pergamon Press, Oxford, p. 49-70
- KONZAK, C.F., NILAN, R.A., WAGNER, J. and FOSTER, R.J. (1973). Using mutagens and mutations in wheat breeding and genetic research. In: *Proceedings of the 4th International Wheat Genetics Symposium, Columbia, Missouri*, p. 275-281
- KOOL, A.J. (1982). Induced and spontaneous mutations in plant cell cultures and their potential use for plant breeding. In: *Induced Variability in Plant Breeding*. (Proceedings of an International Symposium, Wageningen 1981). Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, p. 45-50
- KUCKUCK, H. (1965). The importance of induced mutations in wild and primitive types of cereals for phylogeny and plant breeding. In: *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding*. (Report of the FAO/IAEA Technical Meeting, Rome 1964). Pergamon Press, Oxford, p. 355-363
- KULKARNI, L.G. (1969). Induction of useful mutations in castor. In: *Radiations and Radiomimetic Substances in Mutation Breeding*. Proceedings of a symposium, Bombay, p. 293-299
- KÜNZEL, G. and SCHOLZ, F. (1972). Über Nutzungsmöglichkeiten von induzierten Chromosomenmutationen bei Kulturpflanzen. *Die Kulturpflanze* **20**, 225-262
- KUO, D. (1986). Effects of induction of mutation by gamma irradiation of anther culture of rice. In: *Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutations and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985*, p. 205-206
- LACEY, C.N.D. and CAMPBELL, A.I. (1987). Selection, stability and propagation of mutant apples. In: *Improving Vegetatively Propagated Crops*. Academic Press, London, p. 349-362
- LAPINS, K.O. (1963). Note on compact mutant of Lambert cherry produced by ionizing radiation. *Canadian Journal of Plant Science* **3**, 424-425
- LESTER, R.N. (1989). Evolution under domestication involving disturbance of genic balance. *Euphytica* **44**, 125-132

- LEVY, A. and ASHRI, A. (1975). Ethidium bromide - an efficient mutagen in higher plants. *Mutation Research* **28**, 397-404
- LINDGREN, D., ERIKSON, G. and SULOVSKA, K. (1970). The size and appearance of the mutated sector in barley spikes. *Hereditas* **65**, 107-132
- LUNDQUIST, U. and von WETTSTEIN, D. (1962). Induction of *eceriferum* mutants in barley by ionizing radiations and chemical mutagens I. *Hereditas* **48**, 342-362
- LUNDQUIST, U., WETTSTEIN-KNOWLES, P. and von WETTSTEIN, D. (1968). Induction of *eceriferum* mutants in barley by ionizing radiations and chemical mutagens II. *Hereditas* **59**, 473-504
- MAC KEY, J. (1956). Mutation breeding in Europe. In: *Genetics in Plant Breeding*, Brookhaven Symposia in Biology **9**, 141-152
- MAC KEY, J. (1981). Value of induced mutation research for improving genetic knowledge. In: *Induced Mutations - A Tool in Plant Research*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 3-22
- MALEPSZY, S., CORDUAN, G. and PRZYBECKI, Z. (1977). Variability in the level of alkaloids in *Nicotiana sylvestris* plants after mutagenesis *in-vitro*. *Bulletin Académie Polonaise des Sciences, Ser. Science Biologique* **25**, 737-740
- MALEPSZY, S., EBERHARDT, J. and MALUSZYNSKI, M. (1973). Mutagenic effects of NMH, NEH and HM in barley. *Genetica Polonica* **14**, 47-59
- MALIGA, P. (1980). The need and the search for genetic markers in plant cell cultures. In: *Plant Cell Cultures: Results and Perspectives*. Elsevier/North-Holland, Amsterdam, p. 107-114
- MALIGA, P., SIDOROV, V.A., CSEPLÖ, A. and MENCZEL, L. (1981). Induced mutations in advancing *in-vitro* culture techniques. In: *Induced Mutations - A Tool in Plant Research*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 339-352
- MALUSZYNSKI, M., MICKE, A. and DONINI, B. (1986). Genes for semi-dwarfism in rice induced by mutagenesis. In: *Proc. International Rice Genetics symposium, Los Baños (Philippines) 27-31 May 1985*
- MALUSZYNSKI, M. (Edit.) (1989). *Current Options for Cereal Improvement: Doubled Haploids, Mutants and Heterosis*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands
- MALUSZYNSKI, M. (1990). Induced mutations - an integrating tool in genetics and plant breeding. In: *Gene Manipulation in Plant Improvement II*. (J.P. Gustafsson, Edit.). Plenum Press N.Y., p. 127-162
- MCCOMB, J.A. (1977). Use of tissue culture, particularly anther culture for plant breeding and propagation in China. *Journal of Australian Institute of Agricultural Science* **45**, 187-192
- MEE, G.W.P., NICKELL, L.G. and HEINZ, D.J. (1969). Chemical mutagens - their effects on cells in suspension cultures. In: *Annual Report Experimental Station. Hawaiian Sugar Planters Association 1969*, p. 7-8
- MEINS, F. (1983). Heritable variation in plant cell culture. *Annual Review of Plant Physiology* **34**
- MICKE, A. (1976). Hybrid vigour in mutant crosses. In: *Induced Mutations in Cross-Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 199-218
- MICKE, A. (1979). Use of mutation induction to alter the ontogenetic pattern of crop plants. In: *Crop Improvement by Induced Mutation. Gamma Field Symposia No. 18. Institute of Radiation Breeding, Ohmiya, Japan*, p. 1-23
- MICKE, A. (1983a). International research programmes for the genetic improvement of grain proteins. In: *Seed Proteins: Biochemistry, Genetics, Nutritive Value*. (Edit. Gottschalk, W. and Müller, H.P.) Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston, London, p. 25-44
- MICKE, A. (1983b). Some considerations on the use of induced mutations for improving disease resistance of crop plants. In: *Induced Mutations for Disease Resistance in Crop Plants II*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 3-19
- MICKE, A. (1984a). Mutation breeding of grain legumes. *Plant and Soil* **82**, 337-358
- MICKE, A. (1984b). Introduction. Selection in Mutation Breeding. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 1-4
- MICKE, A. (1988). Genetic improvement of grain legumes using induced mutations: An overview. In: *Improvement of Grain Legume Production using Induced Mutations*. International Atomic Energy Agency, Vienna

- MICKE, A. and DONINI, B. (1982). Use of induced mutations in improvement of seed propagated crops. In: *Induced Variability in Plant Breeding. (Proceedings of an International Symposium, Wageningen 1981)*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, p. 2-9
- MICKE, A., MALUSZYNSKI, M. and DONINI, B. (1985). Plant cultivars derived from mutation induction or the use of induced mutants in cross breeding. *Mutation Breeding Review No. 3*. International Atomic Energy Agency, Vienna.
- MIKÅLSEN, K., BRUNNER, H. and LI, W.C. (1971). Influence of postwash time on the mutagenic effects of ethylmethanesulfonate (EMS) in barley seeds. *Hereditas* **69**, 15-18
- MULLER, H.J. (1927). Artificial transmutation of the gene. *Science* **66**, 84-87
- MÜLLER, H.P. (1984). Breeding for enhanced protein. In: *Crop Breeding, a Contemporary Basis*. Pergamon Press, Oxford, p. 382-399
- MÜLLER, A.J. and METTIN, D. (1988). Ergebnisse und Probleme bei der züchterischen Nutzung transgener Pflanzen. *Die Kulturpflanze* **36**, 275-288
- MURRAY, M.J. (1969). Successful use of irradiation breeding to obtain *Verticillium*-resistant strains of peppermint, *Mentha piperita* L. In: *Induced Mutations in Plants*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 345-371
- MURRAY, M.J. (1970). Additional observations on mutation breeding to obtain *Verticillium*-resistant strains of peppermint. In: *Mutation Breeding for Disease Resistance*. International Atomic Energy Agency, Vienna, pp. 171-195
- NABORS, M.V., DANIELS, A., NADOLNY, L. and BROWN, C. (1975). Sodium chloride tolerant lines of tobacco cells. *Plant Science Letters* **4**, 155-159
- NAKAI, H., KATSUMATA, K., GOHDA, M., WATANABE, J. and KOIKE, K. (1988). Modification of host-parasite interactions through mutagenesis in quantitative resistance of rice to bacterial leaf blight. *J. Agric. Sci. Cambridge* **111**, 309-315
- NAKAI, H., NAKAMURA, K., KUWAHARA, S. and SAITO, M. (1990). A new gene, developed through mutagenesis, for resistance of rice to bacterial leaf blight (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*). *J. Agric. Science, Cambridge* **114**, 219-224
- National Academy of Sciences (1975). *Underexploited Tropical Plants with Promising Economic Value*. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- National Academy of Sciences (1979). *Tropical Legumes: Resources for the Future*. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- NAYAR, G.G. (1974). Yield potential of a radiation induced early-dwarf mutant in linseed. In: *Use of Radiations and Radioisotopes in Studies of Plant Productivity*. Proceedings of a symposium, Pantnagar, India, p. 109-117
- NEALE, S. (1976). Mutagenicity of nitrosamides and nitrosamidines in micro-organisms and plants. *Mutation Research* **32**, 229-266
- NEUFFER, M.G. and CHANG, M.T. (1989). Induced mutations in biological and agronomic research. In: *Science for Plant Breeding. (Proc. 12th Congress of EUCARPIA, Göttingen, FRG, 1989)*. Parey, Berlin/Hamburg, 165-178
- NICKELL, L.G. (1977). Crop improvement in sugarcane: Studies using *in-vitro* methods. *Crop Science* **17**, 717-719
- NILAN, R.A. (1972). Mutagenic specificity in flowering plants: Facts and prospects. In: *Induced Mutations and Plant Improvement*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 141-151
- NILAN, R.A., KONZAK, C.F., WAGNER, J. and LEGAULT, R.R. (1965). Effectiveness and efficiency of radiations for inducing genetic and cytogenetic changes. In: *The Use of Induced Mutations in Plant Breeding. (Report FAO/IAEA Technical Meeting, Rome 1964)*. Pergamon Press, Oxford, p. 71-89
- NITSCH, J.P. (1972). Haploid plants from pollen. *Z. Pflanzenz.* **67**, 3-18
- NITZSCHE, W. and WENZEL, G. (1977). Haploids in Plant Breeding. *Fortschritte der Pflanzenzüchtung* **8**, Parey, Berlin/Hamburg

- NOVAK, F.J., AFZA, R., DASKALOV, S., HERMELIN, T., LUCRETTI, S., (1986a). Assessment of somaclonal and radiation induced variability in maize. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proc. of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 29-33
- NOVAK, F.J., AFZA, R., PHADVIBULYA, V., HERMELIN, T., BRUNNER, H and DONINI, B. (1986b). Micropropagation and radiation sensitivity in shoot tip culture of banana and plantain. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 167-174
- NOVAK, F.J. and VYSTOT, B. (1975). Karyology of callus cultures derived from *Nicotiana tabacum* haploids and ploidy of regenerants. Z. Pflanzenz. 75, 62-70
- NOVAK, F.J., AFZA, R., VAN DUREN, M., OMAR, M.S. (1990). Mutation induction by gamma irradiation of *in vitro* cultured shoot-tips of banana and plantain (*Musa* cvs.). Trop. Agric. (Trinidad) 67, 21-28
- NOVAK, F.J., DASKALOV, S., BRUNNER, H., NESTICKY, M., AFZA, R., DOLEZELOVA, M., LUCRETTI, S., HERICHOVA, A. and HERMELIN, T. (1988). Somatic embryogenesis in maize and comparison of genetic variability induced by gamma radiation and tissue culture techniques. Plant Breeding 101, 66-79
- NOVAK, F.J. and MICKE, A. (1988). Induced mutations and *in vitro* techniques for plant breeding. In: Plant Breeding and Genetic Engineering (Edit. A. Zakri). Proc. of Intern. symposium 1987, SABRAO, Malaysia
- NYBOM, N. and KOCH, A. (1965). Induced mutations and breeding methods in vegetatively propagated plants. In: The Use of Induced Mutations in Plant Breeding. (Report FAO/IAEA Technical Meeting, Rome, 1964). Pergamon Press, Oxford, p. 661-678
- OHTA, T. (1974). Mutational pressure as the main cause of molecular evolution and polymorphism. Nature 252, 351-354
- OMAR, M.S., NOVAK, F.J. and BRUNNER, H. (1989). *In vitro* action of ethyl-methanesulphonate on banana shoot tips. Scientia Horticulturae 40, 283-295
- OONO, K. (1975). Production of haploid plants of rice (*Oryza sativa*) by anther culture and their use for breeding. Bulletin National Institute of Agricultural Sciences 26, 139-222
- ORTON, T.J. (1980). Chromosomal variability in tissue cultures and regenerated plants of *Hordeum*. Theoretical and Applied Genetics 56, 101-113
- PEACOCK, W.J. (1984). The impact of molecular biology on genetic resources. In: Genetics: New Frontiers. (Proceedings of the 15th International Congress of Genetics) Vol.IV Applied Genetics, pp. 15-22. (Edit V.L. Chopra, B.C. Joshi, R.P. Sharma and H.C. Bansal). Oxford & IBH Publishing Company, New Delhi
- RAO, C.H., TICKOO, J.L., RAM, H. and JAIN, H.K. (1975). Improvement of pulse crops through induced mutations: Reconstruction of plant type. In: Breeding for Seed Protein Improvement using Nuclear Techniques. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 125-131
- RAPOPORT, I.A., ZOZ, N.N., MAKAROVA, S.I. and SALNIKOVA, T.V. (1966). Supermutagens. Nauka, Moscow
- RAUT, R.N., JAIN, H.K. and PANWAR, R.S. (1971). Radiation-induced photo-insensitive mutants in cotton. Current Science 40, 383-384
- REDEI, G.P. (1974). Economy in mutation experiments. Z. Pflanzenz. 73, 87
- RÖBBELEN, G. (1957). Untersuchungen an strahleninduzierten Blattfarbmutanten von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungs-Lehre 88, 189-252
- RÖBBELEN, G. (1959). 15 Jahre Mutationsauslösung durch Chemikalien. Züchter 29, 92-95
- RÖBBELEN, G., ABDEL-HAFEZ, A.G., and REINHOLD, M. (1977). Use of mutants to study host/pathogen relations. In: Induced Mutations against Plant Diseases pp. 359-374. International Atomic Energy Agency, Vienna
- ROSSI, L. (1979). Mutation breeding of *durum* wheat. In: Induced Mutations for Crop Improvement in Africa. International Atomic Energy Agency. TEC-DOC-222, p. 97-114

- ROY, N.N. and TARR, A.W. (1987). Prospects for the development of rapeseed (*B. napus* L.) with improved linoleic and linolenic acid content. *Plant Breeding* **98**, 89-96
- RUDORF, W. (Edit.) (1959). *Dreissig Jahre Züchtungsforschung*. G. Fischer Verlag, Stuttgart
- RUTGER, J.N. (1983). Applications of induced and spontaneous mutation in rice breeding and genetics. *Advances in Agronomy* **36**, 383-410
- RUTGER, J.N., PETERSON, M.L., HU, C.H. and LEHMAN, W.F. (1976). Induction of useful short stature and early maturing mutants in two Japonica rice cultivars. *Crop Science* **16**, 631-635
- RYAN, S.A. (1986). Somaclonal variation: Current frontiers and future direction. *New Frontiers in Breeding Researches*. (Proc. of 5th SABRAO Congress) (Edit. B. Napompeth and S. Subhadrabandhu) p. 37-47. Fac. of Agriculture, Kasetsart Univ. Bangkok
- SACCARDO, F. and MONTI, L.M. (1984). Mutation breeding in higher plants by gamete irradiation technique. In: *Induced Mutations for Crop Improvement in Latin America*. TEC-DOC-305. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 225-234
- SANADA, T. (1986). Induced mutation breeding in fruit trees: Resistant mutant to black spot disease of Japanese pear. *Gamma Field Symposia No. 25*. Institute of Radiation Breeding, MAFF, Ohmiya, Japan, p. 87-106
- SATO, H. (1982). Since Reimei: Its use for rice breeding. In: *Breeding of Varieties by Use of Radiations*. Gamma Field Symposia No. 21. Institute of Radiation Breeding, MAFF, Ohmiya, Japan, p. 1-6
- SCARASCIA-MUGNOZZA, G.T. (1966). Mutazioni indotte e miglioramento genetico delle piante agrarie. *Genetica Agraria* **20**, 140-178
- SCHIEDER, O. (1976). Isolation of mutants with altered pigment after irradiating haploid protoplasts from *Datura innoxia* Mill. with x-rays. *Molecular and General Genetics* **149**, 251-254
- SCHOLZ, F. and LEHMANN Ch. (1958). Die Gaterslebener Mutanten der Saatgerste in Beziehung zur Formenmannigfaltigkeit der Art *Hordeum vulgare* L.s.l.I. *Die Kulturpflanze* **6**, 123-166
- SCHWANITZ, F. (1971). Die Entstehung der Kulturpflanzen als Modell für die Evolution der gesamten Pflanzenwelt. In: G. Heberer: *Die Evolution der Organismen II/2*. G. Fischer, Stuttgart, p. 175-310
- SCOWCROFT, W.R. (1984). Somaclonal variation - A "new" genetic resource. In: *Genetics: New Frontiers*. (Proceedings of the 15th International Congress of Genetics) Vol.IV Applied Genetics. (Edit. V.L. Chopra, B.C. Joshi, R.P. Sharma and H.C. Bansal). Oxford & IBH Publishing Company, New Delhi, p. 35-48
- SCOWCROFT, W.R., LARKIN, P.J. and BRETTEL, R.I.S. (1983). Genetic variation from tissue culture. In: *Use of Tissue Culture and Protoplasts in Plant Pathology*. (Edit. J.P. Helgeson and B.J. Deverall). Academic Press Australia, p. 139-161
- SEMAL, J. (Edit.) (1986). *Somaclonal Variations and Crop Improvement*. M. Nijkoff, Dordrecht
- SHAIKH, M.A.Q., AHMED, Z.U., MAJID, M.A., BHUTYA, A.D., KAUL, A.K. and MIA, M.M. (1980). Development of a high yielding chickpea mutant. *Mutation Breeding Newsletter No. 16*, 1-3
- SHAIKH, M.A.Q. and MIA, M.M. (1983). Genetic improvement of jute through nuclear techniques. Paper presented at FAO Expert Consultation on Jute and Mesta Improvement, Calcutta, India, 5-9 September 1983
- SHARP, W.R., REED, S.M. and EVANS, D.A. (1984). Production and application of haploid plants. In: *Crop Breeding - a Contemporary Basis*. Pergamon Press, Oxford, p. 347-381
- SHEPARD, J.F., BIDNEY, D. and SHAHIN, E. (1980). Potato protoplasts in crop improvement. *Science* **208**, 17-24
- SIGURBJÖRNSSON, B. (1976). The improvement of barley through induced mutation. *Barley Genetics III*, p. 84-95
- SIGURBJÖRNSSON, B. and MICKÉ, A. (1969). Progress in mutation breeding. In: *Induced Mutations in Plants*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 673-698
- SIGURBJÖRNSSON, B. and MICKÉ, A. (1974). Philosophy and accomplishments of mutation breeding. In: *Polyploidy and Induced Mutations in Plant Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 303-343

- SKOU, J.P. (1982). Callose formation responsible for the powdery mildew resistance in barley with genes in the *ml-o* locus. *Phytopathologische Zeitschrift* **104**, 90-95
- SKOU, J.P., JØRGENSEN, J.H. and LILHOLT, U. (1984). Comparative studies on callose formation in powdery mildew compatible and incompatible barley. *Phytopathologische Zeitschrift* **109**, 147-168
- SMARTT, J. and HYMOWITZ, T. (1985). Domestication and evolution of grain legumes. In: *Grain Legume Crops* (Edit. R.J. Summerfield and E.H. Roberts) p. 37-72. London: W. Collins
- SMITH, H.H. (1961). Mutagenic specificity and directed mutation. In: *Mutation and Plant Breeding*. NAS-NRC **891**, p. 413-436
- SMITH, H.H. (1971). Broadening the base of genetic variability in plants. *Journal of Heredity* **62**, 265-276
- SMITH, H.H. (1972). Comparative genetic effects of different physical mutagens in higher plants. In: *Induced Mutations and Plant Improvement*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 75-93
- SMITH, M. (1985). In vitro mutagenesis. *Ann. Rev. Genetics* **19**, 423-462
- SONNINO, A., ANCORA, G. and LOCARDI Ch. (1986). *In-vitro* mutation breeding of potato: The use of propagation by microcuttings. In: *Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement*. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 385-394
- STADLER, L.J. (1928a). Mutations in barley induced by x-rays and radium. *Science* **68**, 186-187
- STADLER, L.J. (1928b). Genetic effects of x-rays on maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **14**, 69-75
- STADLER, L.J. (1942). Some observations on gene variability and spontaneous mutation. *The Spragg Memorial Lectures on Plant Breeding*. 3rd Series, Michigan State College
- STOILOV, M. and DASKALOFF, S. (1976). Some results on the combined use of induced mutations and heterosis breeding. In: *Induced Mutations in Cross Breeding*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 176-188
- STUBBE, H. (1967). On the relationships between the spontaneous and experimentally induced form diversity and on some experiments on the evolution of cultivated plants. In: *Induced Mutations and their Utilization*. Akademie-Verlag, Berlin, p. 99-121
- SWAMINATHAN, M.S. (1972). Mutational reconstruction of crop ideotypes. In: *Induced Mutations and Plant Improvement*. International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 155-171
- SWAMINATHAN, M.S. and SHARMA, N.P. (1968). Alteration of the mutation spectrum in barley through treatments at different periods in the S phase of DNA synthesis. *Current Science* **37**, 685-686
- SWIECICKI, W.K. (1987). The influence of combined treatment of fast neutrons and NEU on the mutation spectrum in peas. *Plant Breeding* **98**, 262-265
- THOMAS, E., BRIGHT, S.W.J., FRANKLIN, J., LANCASTER, V., MIFLIN, B.J. and GIBSON, R. (1982). Variation amongst protoplast - derived potato plants (*Solanum tuberosum* c.v. Maris Bard). *Theoretical and Applied Genetics* **62**, 65-71
- THOMAS, E., KING, P.J. and POTRYKUS, I. (1979). Improvement of crop plants via single cells *in-vitro* - an assessment. *Z. Pflanzenz.* **82**, 1-30
- TORP, J. and JØRGENSEN, J.H. (1986). Modification of barley powdery mildew resistance gene *Ml-a12* by induced mutation. *Can. J. Genet. Cytol.* **28**, 725-731
- UKAI, Y. and YAMASHITA, A. (1974). Theoretical considerations on the problems of screening of mutants. I. Methods for selection of a mutant in the presence of chimerism in M_1 spikes. *Acta Radiobotanica et Genetica* (Japan) No. 3, p. 1-44
- VAN HARTEN, A.M., BOUTER, H. and BROERTJES, C. (1981). *In-vitro* adventitious bud technique for vegetative propagation and mutation breeding of potato (*Solanum tuberosum* L.) II. Significance for mutation breeding. *Euphytica* **30**, 1-8
- VELEMINSKY, J. and GICHNER, T. (Eds.) (1987). DNA damage and repair in higher plants and their relation to genetic damage. *Mutation Research* **181**, 1-214. Elsevier Science Publ. Amsterdam
- VIETMEYER, N.D. (1986). Lesser-known plants of potential use in agriculture and forestry. *Science* **232**, 1379-1384

- WANG LINQING (1986). Development and achievements in mutation breeding of plants in China. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutation and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985, p. 7-14
- WANG, L., FAN, Q., SHI, J. and WANG, Z. (1986). Studies on improving efficiency for inducing mutation of wheat hybrid by irradiation. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutation and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985 p. 39-44
- WASAKA, K. (1979). Variation in the plants differentiated from the tissue culture of pineapple. Japanese Journal of Breeding 29, 13-22
- WILCOX, J.R., CAVIUS, J.F. and NIELSEN, N.C. (1984). Genetic alteration of soybean oil composition by a chemical mutagen. J. Oil Chem. Soc. 61, 97-100
- YAMAGUCHI, H (1983). Importance of induced mutants as the genetic resources. In: Induced Mutants as Genetic Resources. Gamma Field Symposia No. 22. Institute of Radiation Breeding, Ohmiya, Japan, p. 73-79
- YOBOUE, P.C.N. (1986). Variation de l'expression génétique dans une descendance androgénétique de riz (*Oryza sativa* L.) à haut niveau d'homozygotie. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 357-361
- YONEZAWA, K. and YAMAGATA, H. (1977). On the optimum mutation rate and optimum dose for practical mutation breeding. Euphytica 26, 413-426
- ZAGORSKA, N., ABADJIEVA, M., CHALUKOVA, M., ACHKOVA, Z. and NIKOVA, V. (1986). Somaclonal variation in tobacco and tomato plants regenerated from tissue cultures. In: Nuclear Techniques and In-Vitro Culture for Plant Improvement. (Proceedings of a symposium, Vienna 1985). International Atomic Energy Agency, Vienna, p. 349-356
- ZHEN, Y., SUN, G., ZHANG, Y. and SHANG, Z. (1986). Breeding disease resistant new strains of wheat by using radiation and distant hybridization. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutation and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985, p. 28-33
- ZHENG, Q., ZHU, Y. and CHEN, W. (1986a). Induced mutations in anther culture of wheat. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutation and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985, p. 179-184
- ZHENG, X., ZENG, X., HU, D., CHEN, X. and YANG, G. (1986b). A study on mutant breeding of *Hevea* by using irradiated pollen. In: Proc. International Symposium on Plant Breeding by Inducing Mutation and In-Vitro Biotechniques, Beijing (China) 16-20 October 1985, p. 167-169

Mutation Breeding Review
 Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques
 in Food and Agriculture

International Atomic Energy Agency
 Vienna International Centre
 P.O. Box 100
 A-1400 Vienna, Austria

Printed by the IAEA in Vienna
 February 1993