UDC-nummer: 633.18:581.154:537.531

MEDEDELINGEN VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN, NEDERLAND 61 (1) 1–68 (1961)

INDUCTIE VAN MUTATIES BIJ RIJST DOOR RÖNTGENBESTRALING

(X-RAY INDUCED MUTATIONS IN RICE)

door/*by*

J. BEKENDAM

Laboratorium voor Tropische Landbouwplantenteelt der Landbouwhogeschool, Wageningen, Nederland

(Ontvangen/Received 4.10.'60)

Bibliotheek der Landbouw Hogeschool WAGENINGEN

INHOUD

HOOFDSTUK I. ALGEMENE INLEIDING . . . 2

HOOFDSTUK II. DOEL VAN HET ONDERZOEK . . . 4

HOOFDSTUK III. PLANTENMATERIAAL EN OPZET . . . 4
1. Plantenmateriaal . . . 4
2. Opzet van het onderzoek . . . 5
2-1. Inleiding . . . 5
2-2. X_1-generatie . . . 6
2-3. Bepaling chlorophylmutatie-frequentie in jonge X_2-planten . . . 10
2-4. Observatie van mutaties in het veld in de X_2- en volgende generaties . . . 11

HOOFDSTUK IV. DE RESULTATEN VAN DE RÖNTGENBESTRALING . . . 12
1. Inleiding . . . 12
2. X_1-generatie . . . 16
2-1. Kieming en groei . . . 16
2-2. Fertiliteit van de pluimen . . . 21
3. Relatie tussen chlorophylmutatie-frequentie in de X_2-generatie en enige waarnemingen in de X_1-generatie . . . 26
3-1. Chlorophylmutatie-frequentie . . . 26
3-2. Chlorophylmutatie-frequentie en aantal pluimen per X_1-plant . . . 31
3-3. Chlorophylmutatie-frequentie en fertiliteit van de X_1-pluimen . . . 34
3-4. Chimaer-karakter van de gemuteerde X_1-planten en X_1-pluimen . . . 37
3-5. Aard van de chlorophylmutaties . . . 41
4. Observatie van mutaties in het veld in de X_2- en volgende generaties . . . 42
4-1. Beschouwingen vooraf . . . 42
4-2. Mutaties van Holland . . . 44
4-3. Mutaties van Nickerie . . . 51

HOOFDSTUK V. ALGEMENE BESPREKING . . . 55

SAMENVATTING . . . 57

SUMMARY . . . 60

LITERATUUR . . . 63

2041 6363

HOOFDSTUK I

ALGEMENE INLEIDING

Plantenveredeling kunnen we in feite zien als door de mens gerichte microevolutie. Evenals aan de evolutie in het algemeen liggen aan de plantenveredeling de processen mutatie, hybridisatie en selectie ten grondslag. Van deze processen was het tot voor kort slechts bij twee mogelijk min of meer invloed op het verloop uit te oefenen, namelijk bij hybridisatie en selectie. Wat betreft het mutatieproces maakte men alleen gebruik van spontaan optredende variabiliteit. Toen het mogelijk bleek door bestraling en chemische mutagenen kunstmatig mutaties te induceren, werd de hoop levendig, dat men het mutatieproces in de toekomst meer en meer zou kunnen beheersen en in een voor de mens gunstige richting zou kunnen beïnvloeden. Voor een overzicht van de geschiedenis van het mutatie-onderzoek wordt verwezen naar PRAKKEN (1959). De resultaten van het mutatie-onderzoek van de laatste dertig jaren schijnen de conclusie te rechtvaardigen, dat alle genen, welke de wereldcollectie van onze cultuurgewassen karakteriseren, kunstmatig geïnduceerd kunnen worden. Niet alleen de resultaten van het onderzoek met objecten als *Drosophila*, *Hordeum* en *Antirrhinum*, wijzen in deze richting, doch ook de uitkomsten van het mutatie-onderzoek met andere organismen wijzen erop, dat alle spontane mutaties kunstmatig geïnduceerd kunnen worden (MULLER, 1955; GAUL, 1959).

Hoe hoopvol deze resultaten ook lijken, de mutatieveredeling staat in feite nog maar in de kinderschoenen. Het algemeen mutatie-onderzoek heeft namelijk nog niet die basis weten te leggen, waarop de ontwikkeling van een efficiënte mutatieveredeling mogelijk is. In de eerste plaats moet daartoe de frequentie van de mutaties min of meer beheerst kunnen worden, daar de frequentie van mutaties, welke van belang zijn voor de veredeling, over het algemeen nog te laag is. In de tweede plaats zal men ook zover moeten komen, dat men in staat is het mutatieproces te richten, immers, van een mutatieveredeling in de ware zin van het woord kunnen we pas spreken, wanneer we op elk gewenst tijdstip in staat zijn een bepaalde eigenschap op te wekken. Het onderzoek, dat zich thans met deze vraagstukken bezig houdt opent weliswaar perspectieven in deze richting, maar men is toch nog lang niet waar men wezen moet.

Wat betreft de mogelijkheid de mutatiegraad van de voor de plantenveredeling zo belangrijke factormutaties te verhogen, maar ook ten aanzien van de mogelijkheid de frequentieverdeling van mutaties te wijzigen, in het bijzonder wat betreft de verhouding tussen factormutaties en structurele chromosoommutaties, heeft men reeds belangrijke resultaten geboekt (GUSTAFSSON en NYBOM, 1949; EHRENBERG, 1954; EHRENBERG en NYBOM, 1954; DEMEREC, 1955; NYBOM, 1956; EHRENBERG *et al*, 1956; STONE, 1956; NILAN, 1956, 1959; GAUL, 1957b, 1959a, b; WESTERGAARD, 1957; GILES, 1958; KÖLMARK, 1958; NAKAO, 1958; HESLOT en FERRARY, 1958; HESLOT, 1959; EHRENBERG *et al*, 1959).

Wat betreft de mogelijkheid het mutatieproces te richten heeft men nog een lange weg van fundamenteel onderzoek voor de boeg. Wel heeft men ondermeer met bacteriën, phagen en virussen, enig inzicht gekregen in de wijze waarop dit probleem mogelijkerwijze in de toekomst tot een oplossing gebracht zal kunnen worden (GOODGAL, 1958; MUNDRY en GIERER, 1958; FREESE, 1958). Men mag verwachten, dat naarmate men de bouw en functie van het geen beter leert kennen, de kansen tot oplossing van dit probleem groter worden.

Maar er is meer. In de derde plaats zal de veredelaar zich verder moeten toeleggen op de ontwikkeling van „screening" methoden om in de populaties de gewenste mutaties te kunnen ontdekken.

Het niet volkomen beheersen van bovengenoemde processen is er de oorzaak van, dat het ontdekken van een bruikbare en gewenste mutatie over het algemeen nog zeer veel arbeid en grond vereist. Het is dan ook wel duidelijk, dat bij de huidige stand der ontwikkeling van de mutatieveredeling de plantenveredelaar zich in alle gevallen terdege dient af te vragen of de conventionele methoden niet sneller en efficiënter tot het beoogde doel leiden dan de toepassing van de mutatieveredeling. Dit houdt in, dat de veredelaar bijzonder goed op de hoogte moet blijven van al datgene wat het mutatie-onderzoek in het algemeen en de mutatieveredeling op een bepaald gebied hebben bereikt. Maar vooral ook hoe deze resultaten bereikt zijn. Dan pas zal de plantenveredelaar in staat zijn, op grond van de hem ten dienste staande middelen, af te wegen welke methode hem het best voorkomt. Behalve van factoren als outillage, arbeidskrachten en kwaliteit van de beschikbare genen-collectie, zal dit ook afhangen van de inhoud van de veredelingsopdracht. Daarom zal, voor het nastreven van een bepaald veredelingsdoel, de ene plantenveredelaar wel, de andere niet overgaan tot het gebruik van de methoden van de mutatieveredeling. De economisch belangrijke eigenschappen, welke kunstmatig geïnduceerd werden, zullen dan ook voorlopig niet uitsluitend via de mutatieveredeling nagestreefd worden. Tot de economisch belangrijke eigenschappen, welke herhaaldelijk werden verkregen, behoren ondermeer de volgende eigenschappen: vroegheid (tarwe, gerst, haver, lupine, rijst, sojabonen), stevige planten (tarwe, gerst, haver, rijst, sojabonen), verhoogde opbrengst (tarwe, gerst, haver, rijst, jute, sesam, aardnoten), grote korrel (tarwe, gerst, rijst), ziekte-resistentie (tarwe, gerst, rijst, aardnoten), verbeterde kwaliteit (zwarte bes, tabak), kleur-varianten (siergewassen, appels), zelf-fertiliteit (zoete kers): COOLHAAS (1952), KONZAK (1957), SMITH (1958), GUSTAFSSON en VON WETTSTEIN (1958), STUBBE (1958), OU en LIN (1958), LIN en LIN (1959), CHANG (1959), GAUL en MITTELSTENSCHEID (1960), HU et al (1960). Uiteraard ligt het voor de hand, dat men probeert de mutatieveredeling te betrekken bij die gevallen, waarvoor de conventionele methoden geen oplossing bieden, dan wel slechts een resultaat ten koste van veel geld en moeite opleveren. En het is dan ook juist in die gevallen, dat de mutatieveredeling heeft bewezen reeds thans onmisbaar te zijn geworden. Dat is bijvoorbeeld het geval, wanneer bepaalde structurele chromosoommutaties, als bijvoorbeeld translocaties en het verbreken van koppelingen tussen eigenschappen, het veredelingsprobleem tot een oplossing kunnen brengen. Het onderzoek van SEARS (1956) demonstreert dit wel zeer duidelijk. Het lukte SEARS door bestraling om de resistentie van *Aegilops umbellulata* tegen bladroest te incorporeren in het genencomplex van de gewone tarwe, *Triticum aestivum*. Men mag wel vaststellen, dat dit stuk „chromosome engineering" buiten de mogelijkheden lag van de conventionele plantenveredelingsmethodiek. Ook in de groep gewassen, welke vegetatief worden voortgeplant en een sterk heterozygoot genencomplex bezitten, ligt een aantrekkelijk arbeidsveld voor de mutatieveredeling. Siergewassen, vooral wanneer ze vegetatief worden voortgeplant, lenen zich bijzonder voor de mutatieveredeling. De kans, dat een verandering van een eigenschap ook tevens economische waarde heeft, is bij de siergewassen wel bijzonder hoog.

HOOFDSTUK II

DOEL VAN HET ONDERZOEK

Het doel van het onderzoek was tweeledig, namelijk:

1) de surinaamse rijstveredelaar te voorzien van selectie-materiaal door middel van door röntgenbestraling geïnduceerde mutaties;
2) wegen te zoeken om dit selectie-materiaal op een zo efficiënt mogelijke wijze te verkrijgen.

Het onderzoek werd uitgevoerd in Suriname, gedurende de periode oktober 1955 tot april 1959. Zowel het Gouvernement's Landbouwproefstation als de Stichting voor de Ontwikkeling van de Machinale Landbouw in Suriname waren bijzonder in het onderzoek geïnteresseerd. Ten tijde van de aanvang van het onderzoek had Suriname reeds de beschikking over hoogwaardige rijstrassen. Het probleem van de rijstveredelaar in Suriname was dan ook in de eerste plaats de verbetering van de bestaande hoogwaardige rassen. Deze gedachte was bepalend voor de keuze van de rassen, welke in het onderzoek werden betrokken.

Het Landbouwproefstation achtte het van belang het ras Holland te verbeteren. Het ras Holland is een goede producent met een mooie stevige „medium grain". Tevens is de groei in alle stadia van de vegetatieve ontwikkeling vigoureus, hetgeen dit ras zeer aantrekkelijk maakt voor de bevolkingsrijstverbouw. Een belangrijk bezwaar tegen dit ras is echter dat het sterk legert. Men hoopte dan ook, dat deze ongunstige eigenschap verbeterd zou kunnen worden door inductie van mutaties, welke een stevig stro tot gevolg konden hebben.

De Stichting voor de ontwikkeling van de Machinale Landbouw in Suriname zag gaarne het ras Nickerie verbeterd. Dit ras is een ras met stijf-stro en als zodanig bijzonder geschikt voor de mechanische rijstverbouw. Het is een goede producent met een mooie stevige „long grain." Het hoogwaardige ras Nickerie heeft echter het nadeel zeer gevoelig te zijn voor aantasting door *Cercospora*. Tevens bezit dit ras, evenals trouwens het ras Holland, geen gladde korrels, hetgeen de slijtage van de pellerij apparatuur verhoogt.

Behalve, dat men bijzonder geïnteresseerd was in het verkleinen, zo mogelijk elimineren van bovengenoemde ongunstige eigenschappen, stond men uiteraard ook open voor eventuele verbetering van andere eigenschappen van genoemde rassen. Voor een gedetailleerde omschrijving van de rassen Holland en Nickerie wordt verwezen naar hoofdstuk III-1.

HOOFDSTUK III

PLANTENMATERIAAL EN OPZET

III-1. PLANTENMATERIAAL

Nickerie. Over het ontstaan van Nickerie is niets met zekerheid bekend. In Suriname werd in 1940 in een veld, dat beplant was met het rijstras Rexoro (geïmporteerd uit de Ver. Staten van Amerika), een afwijkende plant gevonden. Deze plant viel in het bijzonder op door zijn stevig stro en mooie lange pluimen. Het zaad van de plant werd apart geoogst en vormde het basis-zaadmate-

riaal, waaruit tenslotte door lijnenselectie tot in de F18 het ras Nickerie werd verkregen.

Nickerie is een ras met zeer stevig stro. De stengels groeien recht op en zijn tamelijk kort (de lengte tot de hoogste knoop is ± 90–100 cm). In de stoel liggen de vrij dunne stengels compact tegen elkaar aan. Het ras heeft een goede uitstoeling en relatief weinig, tamelijk smal blad. Deze eigenschappen maken het ras bijzonder geschikt voor de mechanische rijstverbouw. Het ras verdraagt zeer goed hoge stikstofgiften. Nickerie heeft een mooie lange pluim (de lengte vanaf de hoogste knoop is ± 29 cm). De onbenaalde korrel is een stevige „long grain", waarvan het duizend-korrelgewicht ± 29 gram bedraagt. De bladschijf, evenals de kafjes van de korrel, zijn ruw behaard. De groeiduur van het ras is ± 140 dagen. Het ras is zeer gevoelig voor aantasting door *Cercospora*.

Holland. Holland bestond reeds in 1946 in de vorm van een niet geheel zuivere populatie. Over het ontstaan ervan is niets met zekerheid bekend. Na 1946 werd in Suriname uit deze populatie door middel van lijnenselectie de lijn 5023 geselecteerd. Deze bleek nog niet geheel zuiver. Uit de lijn 5023 werd tenslotte de zuivere lijn 5023/10 geselecteerd.

Holland 5023/10 heeft een lange, forse pluim (de lengte vanaf de hoogste knoop is ± 31 cm.) De stengels zijn vrij dik en lang (de lengte tot de hoogste knoop is ± 130–140 cm) en groeien recht op. De stengelvoet van Holland is veel minder compact gebouwd dan van Nickerie. Het ras heeft een goede uitstoeling en is zeer bladrijk. De bladschijf is tamelijk breed. Het ras legert gemakkelijk. De groeikracht in alle stadia van de vegetatieve groei is zeer krachtig. Deze laatste eigenschap tezamen met de uitstekende uitstoeling maken het ras aantrekkelijk voor de bevolking. Bovendien maakt Holland door zijn bladrijkheid reeds vroeg een sluitende aanplant, waardoor de onkruidgroei vroeg wordt onderdrukt. De onbenaalde korrel is een stevige, lange „medium grain", waarvan het duizend-korrelgewicht ± 25 gram bedraagt. De bladschijf en de kafjes van de korrel zijn ruw behaard. De groeiduur van het ras is ± 160–180 dagen. Het ras is weinig gevoelig voor aantasting door *Helminthosporium*, *Pericularia* en *Cercospora*.

III-2. Opzet van het onderzoek

III-2-1. *Inleiding.* In de X_1-pluimnakomelingschappen van Nickerie en Holland traden een groot aantal chlorophylmutaties op. Evenals in bestralingsonderzoek met gerst en andere gewassen, werden de chlorophylmutaties in het onderhavige onderzoek gebruikt als test-mutaties ter beantwoording van de vraag onder welke proefomstandigheden het grootste aantal, voor de selectionist zo belangrijke, factormutaties verkregen konden worden. Chlorophylmutaties splitsen over het algemeen monofactorieel en recessief uit (Hallquist, 1926; Morinaga, 1932; Kanna, 1935; Ramiah, 1935; Gustafsson, 1938, 1940; Moh en Smith, 1951). Het grote voordeel van chlorophylmutaties boven andersoortige mutaties om de factormutatie-frequentie te bepalen, ligt in het feit, dat men op een klein oppervlak, met naar verhouding geringe arbeidsinvestatie, het X_2-plantenmateriaal intensief op deze mutaties kan onderzoeken. Immers, aan jonge planten in het tweede tot derde bladstadium kunnen de chlorophylmutaties onderkend worden. Bovendien is één generatie voldoende. Andere mutaties, bijvoorbeeld die, welke van belang zijn voor de veredeling, kunnen veelal moeilijk aan één of enkele planten in één generatie met zekerheid beoordeeld wor-

den. Buitendien kan de vraag of we te doen hebben met één of enkele tegelijkertijd in één richting werkende mutaties niet in één generatie opgelost worden.

In samenhang met waarnemingen in de X_1-generatie, zoals het aantal pluimen per plant en de fertiliteit per pluim, diende de chlorophylmutatie-frequentie om een inzicht te verkrijgen in het gedrag van de geïnduceerde mutaties in de X_1-plant. Teneinde wegen te zoeken om factormutaties op een zo efficiënt mogelijke wijze te verkrijgen, moest een dergelijk inzicht als onontbeerlijk worden beschouwd.

Daarnaast werden mutaties in de X_2- tot X_5-generatie op het veld geobserveerd om een antwoord te verkrijgen op de vraag, welke typen mutaties kunstmatig geïnduceerd konden worden. Het plantenmateriaal, dat gebruikt werd om de chlorophylmutatie-frequentie te bepalen, kon om proef-technische redenen, behoudens uitzonderingen, niet gebruikt worden voor observatie van X_2-mutaties op het veld.

III-2-2. *X_1-generatie.* Nickerie. Van Nickerie werd elitezaad bestraald, dat afkomstig was van de oogst van september 1955. Opgezet werden twee series, zie tabel 1. De proef met serie 1 werd genomen naar aanleiding van een aantal eerder gevonden resultaten van een onderzoek, dat diende om de dodelijke invloed van de bestraling na te gaan. De uitkomsten werden gebruikt om de uitgebreide serie 2 op te zetten, de eigenlijke proefserie. Laatstgenoemde serie leverde in hoofdzaak het verder in dit onderzoek gebruikte materiaal, terwijl serie 1 vooral benut werd als bron van informatie voor de te volgen werkwijze bij serie 2. Tabel 1 geeft voor beide series de opzet betreffende dosering en het aantal herhalingen van elke dosis. Van alle herhalingen werden de zaden bestraald in een inktpot-dopje (merk LION), dat ± 125 korrels kon bevatten.

TABEL 1. Nickerie-series 1 en 2.
Dosering en aantal herhalingen per dosis.
Dosage and number of replicates per dose.

Serie *Series*	Dosis (r) *Dose (r)*	Aantal herhalingen per dosis *Number of replicates per dose*
1	0, 320.000, 640.000, 960.000, 1.280.000, 1.600.000	1 × 1 ×
2	0, 500, 1000, 2000, 5000, 10.000, 25.000, 50.000, 100.000, 150.000, 320.000, 640.000, 960.000, 1.280.000, 1.600.000, 1.920.000, 3.200.000	4 × 4 × 4 × 4 ×

Voor de bestraling werd gebruik gemaakt van de apparatuur van 's-Lands Hospitaal te Paramaribo. De technische bestralingsgegevens voor beide series zijn vermeld in tabel 2.

De temperatuur in het hospitaal werd nagenoeg constant gehouden (airconditioning). Het zaadmateriaal van elk van de series verbleef gedurende vier weken in het hospitaal. In de loop van deze periode werd de bestraling van de gehele serie voltooid. De bestraling van onderdelen van de serie was namelijk afhankelijk van de tijd, welke de röntgenoloog gedurende zijn normale dagelijkse werkzaamheden kon vrijmaken. Direct na voltooiing van de bestraling in het hospitaal werden de bestraalde zaadpartijen van de gehele serie tezelfder tijd ter kieming gezet in petrischalen. De petrischalen bevonden zich in de werk-

TABEL 2. Nickerie-series 1 en 2.
Bestralingsgegevens.
Irradiation data.

Gegeven *Item*	Series 1 en 2
Buisspanning . . . . . . *Voltage of tube*	50 kV
Stroomsterkte . . . . . . *Current*	2 mA
Filterwaarde . . . . . . *Filtering*	0.08 Al
Afstand focus-bovenoppervlakte korrels . *Distance focus-upper surface of grains*	2 cm
Aantal lagen korrels . . . . . . *Number of layers of grains*	enige *some*
Aantal korrels per herhaling bestraald *Number of grains irradiated per replicate*	90-100

kamer op het Landbouwproefstation. De herhalingen van elke dosis werden gescheiden ter kieming gezet, evenals later de betreffende planten in de blikken (zie onder) en op het veld, gescheiden werden gehouden. Het bovenstaande impliceert, dat de bewaarperiode van de bestraalde korrels tot het ogenblik waarop ze ter kieming werden gelegd in de petrischalen, tussen de dosis (en herhalingen) van een serie varieerde. De bewaarperiode varieerde van minder dan een dag tot nagenoeg de periode gedurende welke de gehele serie in het hospitaal bewaard werd alvorens de bestraling voltooid was. Het vochtgehalte van de korrels in ons onderzoek tijdens de bestraling en daarna, tot het moment waarop ze ter kieming werden gelegd, varieerde van 14-16%. Dit is van belang, aangezien gebleken is, dat de duur van de bewaarperiode van bestraald zaad, mede in verband met het vochtgehalte van het zaad tijdens de bestraling, van invloed is op de resultaten van de bestraling(hoofdstuk IV-1). Vóór de bestraling werd het zaad bewaard in de werkkamer op het Landbouwproefstation, onder de daar heersende klimatologische omstandigheden. De korrels, welke werden uitgezocht voor bestraling, waren gaaf uitziende korrels, van gelijke grootte. De korrels van de serie 2 waren bovendien zogenaamde „zinkers" (korrels, welke in water zinken, in tegenstelling tot minder goed ontwikkelde korrels, welke blijven drijven). De kiemplantjes werden na een hoogte van 4–5 cm bereikt te hebben geplant in biscuit-blikken, gevuld met klei. Het plantverband in de blikken was 2.5 × 2.5 cm. Het planten van een serie nam enige dagen in beslag. Slechts in de vroege morgenuren werd geplant. Na 6–8 weken werden de overlevende planten uit de blikken overgebracht naar het veld.

De volgende bepalingen werden uitgevoerd (1) het kiemingspercentage, 2) het percentage planten, dat overgeplant werd uit de blikken op het veld, 3) het percentage zaaddragende planten, dat geoogst werd, 4) het aantal pluimen per plant ten tijde van de oogst, 5) de fertiliteit per pluim. In serie 1 werd bovendien, op verschillende tijdstippen voorafgaande aan het overplanten op het veld, het percentage overlevende planten in de blikken bepaald. In tabel 3 (X_1-generatie)

is voor elke dosis het aantal herhalingen aangegeven, waaraan bovengenoemde bepalingen werden uitgevoerd. Wanneer in de tabel b.v. 2–3 herhalingen zijn aangegeven, betekent dit, dat de bepalingen werden uitgevoerd aan twee herhalingen en aan een gedeelte van het plantenmateriaal van de derde herhaling.

TABEL 3. Nickerie-series 1 en 2.
Aantal herhalingen per dosis waarvan de verschillende gegevens werden verzameld in resp. de X_1- en X_2-generatie.
Number of replicates per dose of which the various data were determined in resp. the X_1- and X_2-generation.

I: kiemingspercentage van het bestraalde zaad *(germination percentage of the irradiated seeds)*
II: percentage X_1-planten overgeplant op het veld *(percentage of X_1-plants transplanted on the field)*
III: percentage X_1-planten geoogst *(percentage of mature X_1-plants harvested)*
IV: fertiliteit per X_1-pluim *(fertility per X_1-head)*
V: aantal pluimen per X_1-plant geoogst *(number of heads harvested per X_1-plant)*
VI: chlorophylmutatie-frequentie van jonge X_2-planten *(chlorophyllmutation-frequency in young X_2-plants)*
VII: mutaties op het veld in de X_2 *(mutations on the field in the X_2)*

Dosis (r) *Dose (r)*	X_1-generatie *X_1-generation*					X_2-generatie *X_2-generation*	
	I	II	III	IV	V	VI	VII
Serie 1							
Controle	1×	1×	1×	–	1×	–	–
320.000	1×	1×	1×	–	1×	–	–
640.000	1×	1×	1×	–	1×	–	–
960.000	1×	1×	1×	–	1×	–	–
1.280.000	1×	1×	1×	–	1×	–	–
1.600.000	1×	1×	1×	–	1×	–	–
Serie 2							
Controle	4×	4×	4×	2–3×	4×	2×	4×
500–10.000	4×	4×	4×	–	4×	–	–
25.000	4×	4×	4×	2–3×	4×	–	4×
50.000	4×	4×	4×	2×	4×	2×	4×
100.000*	4×	–	–	–	–	–	–
150.000	4×	4×	4×	4×	4×	2×	4×
320.000	4×	4×	4×	2–4×	4×	2×	4×
640.000*	4×	–	–	–	–	–	–
960.000	4×	4×	4×	–	4×	–	–
1.280.000	4×	4×	4×	–	4×	–	–
1.600.000	4×	–	–	–	–	–	–
1.920.000	4×	4×	4×	–	4×	–	–
3.200.000	4×	4×	4×	–	4×	–	–

* Tijdens het transport van de planten naar het veld zijn de planten door elkaar geraakt.
* *During transport of the plants to the field the plants have become mixed.*

De pluimfertiliteit werd berekend als het percentage gezette korrels van het totaal aantal bloemaanlegsels van een pluim. Om te voorkomen dat contaminatie met vreemd stuifmeel tijdens de bloei van de X_1-planten zou plaatshebben, werd of 1) de X_1-generatie op een geïsoleerd stuk terrein verbouwd, of 2) de plantdata van ander materiaal, dat zich tevens op hetzelfde terrein bevond, zodanig gekozen, dat gelijktijdige bloei met de X_1-planten van Nickerie niet voorkwam.

Holland. Van Holland werd elitezaad bestraald, dat afkomstig was van de oogst van september 1956. Opgezet werden twee series, namelijk de series 3 en 4. Tabel 4 geeft voor beide series de uitvoering van de proef aan wat betreft dosering en het aantal herhalingen van elke dosis. Tabel 5 geeft voor de series een overzicht van de technische bestralingsgegevens. Van alle herhalingen werden de zaden bestraald in een petrischaal zonder deksel.

TABEL 4. Holland-series 3 en 4.
Dosering en aantal herhalingen per dosis.
Dosage and number of replicates per dose.

Serie *Series*	Dosis (r) *Dose (r)*	Aantal herhalingen per dosis *Number of replicates per dose*
3	0, 10.000, 20.000, 40.000, 50.000	2 ×
	60.000, 70.000, 80.000	3 ×
4	10.000, 15.000, 20.000, 25.000, 30.000,	3 ×
	35.000, 40.000, 50.000, 60.000, 70.000,	3 ×
	80.000	3 ×

TABEL 5. Holland-series 3 en 4.
Bestralingsgegevens.
Irradiation data.

Gegeven *Item*	Serie 3	Serie 4
Buisspanning . . . . . *Voltage of tube*	50 kV	210 kV
Stroomsterkte . . . . . *Current*	2 mA	10 mA
Filterwaarde . . . . . *Filtering*	0.53 Al	2.00 Al
Afstand focus-bovenoppervlakte korrels . . . . . *Distance focus-upper surface of grains*	4 cm	20 cm
Aantal lagen korrels . . . . . *Number of layers of grains*	één *one*	één *one*
Aantal korrels per herhaling bestraald . . . . . *Number of grains irradiated per replicate*	90–100	90–100

De korrels van de serie 3 en 4 werden tegelijkertijd aan de röntgenoloog ter hand gesteld. De bestraling van beide series werd in 4 weken voltooid. Gedurende deze periode werd het zaad van de series in het hospitaal bewaard. De serie 4 was in eerste instantie samengesteld uit de doses 10.000 r. 20.000 r, 30.000 r, 40.000 r tot en met 80.000 r. Pas later werden aan serie 4 de doses 15.000 r, 25.000 r en 35.000 r toegevoegd (zie onder). De bestraalde korrels van de series werden, in tegenstelling tot die van Nickerie, alle in betonnen bakken uitgezaaid. Het plantverband was 2.5 × 2.5 cm. De bakken waren met klei gevuld. Van de series 3 en 4 werden de herhalingen van een dosis gescheiden uitgezaaid, evenals later de betreffende planten bij het overplanten uit de betonnen

bakken op het veld, gescheiden werden gehouden. De uitzaai van de korrels van de series 3 en 4 vond plaats in enkele uren. Ten aanzien van de bewaring van het zaad in de werkkamer op het proefstation, de temperatuursomstandigheden in het hospitaal en het vochtgehalte van het zaad tijdens de bestraling tot het ogenblik van uitzaai, geldt hetzelfde als wat te dien aanzien gezegd is over de series 1 en 2 van Nickerie. Eén tot twee weken na de uitzaai van de series 3 en 4 werden van alle doses van de serie 3 één of meer herhalingen gedeeltelijk door insectenvraat vernield. Deze herhalingen werden in hun geheel verwijderd en opnieuw werden 90–100 korrels ter vervanging bestraald. Besloten werd tevens serie 4 uit te breiden met de doses 15.000 r, 25.000 r en 35.000 r. Zeven weken na de oorspronkelijke uitzaai van de korrel-partijen van serie 3 en 4 werden de korrels van de opnieuw bestraalde herhalingen en van de toegevoegde doses van serie 4 uitgezaaid. Gedurende vier weken bevonden bovengenoemde korrel-partijen zich in het hospitaal, alvorens ze bestraald waren. Wat betreft de bewaring vóór de bestraling, het vochtgehalte van de zaden en de uitzaai in de betonnen bakken, geldt hetzelfde als wat te dien aanzien gezegd is over de oorspronkelijk bestraalde korrels van serie 3 en 4. De zaden van de series 3 en 4, welke ter bestraling werden uitgezocht, waren gaaf uitziende korrels van gelijke grootte („zinkers"). Uit de betonnen bakken werden de planten 6–8 weken na de uitzaai overgeplant op het veld. Helaas vond ten tweede male insectenvraat plaats. Hierdoor werden één of meerdere herhalingen van enige doses van de serie 3 en 4 gedeeltelijk vernield. De overgebleven, gezonde planten werden ditmaal niet uitgetrokken en vormen een deel van het onderzoekmateriaal.
De volgende bepalingen worden gedaan: 1) het percentage overlevende planten op verschillende tijdstippen in de betonnen bakken, alvorens de planten werden overgeplant op het veld, 2) het percentage overlevende zaaddragende planten ten tijde van de oogst, 3) de fertiliteit per pluim. Tabel 6 (X_1-generatie) geeft voor elke dosis het aantal herhalingen aan, waaraan bovengenoemde bepalingen werden uitgevoerd. De term 1 × rest, enz., in de tabel geeft aan, dat van de betreffende herhalingen slechts een gedeelte van het plantenmateriaal gebruikt kon worden wegens insectenvraat.

Ten aanzien van de fertiliteitsberekening van de X_1-pluimen en het voorkomen van contaminatie met vreemd stuifmeel tijdens de bloei van de X_1-planten, geldt hetzelfde als te dien aanzien voor Nickerie is gezegd.

III-2-3. *Bepaling chlorophylmutatie-frequentie in jonge X_2-planten.* Van de in tabel 3 (X_2-generatie) en 6 (X_2-generatie) in hoofdstuk III-2-2 aangegeven gehele- en „rest"-nummers werden van de geoogste X_1-planten alle pluimen afzonderlijk in de X_2-generatie op chlorophylmutaties onderzocht. Bij Nickerie werden hiertoe, indien mogelijk in verband met de fertiliteit van de pluimen, 20 korrels per pluim uitgezaaid. Bij Holland daarentegen werden maximaal per pluim 50 korrels uitgezaaid, uitgezonderd van 2-4 pluimen per X_1-plant. De korrels waren, zowel bij Nickerie als Holland, een willekeurig monster uit de totale korrelopbrengst van een pluim. Van de bovengenoemde 2-4 pluimen per X_1-plant van de series 3 en 4 van Holland, werden alle korrels per pluim uitgezaaid. In tegenstelling met het X_2-plantenmateriaal van alle andere pluimen van Nickerie en Holland, dat betrokken was bij het chlorophylmutatie-onderzoek, dienden deze planten tevens als materiaal voor de observatie van mutaties op het veld. De korrels werden uitgezaaid in betonnen bakken, welk met klei gevuld waren. De bakken bevonden zich buiten en waren niet afgedekt.

TABEL 6. Holland-series 3 en 4.
Aantal herhalingen per dosis waarvan de verschillende gegevens werden verzameld in resp. de X_1- en X_2-generatie.
Number of replicates per dose of which the various data were determined in the X_1- and X_2-generation.

I: percentage overlevende X_1-planten overgeplant op het veld *(percentage of X_1-plants transplanted on the field)*
II: percentage X_1-planten geoogst *(percentage of mature X_1-plants harvested)*
III: fertiliteit per X_1-pluim *(fertility per X_1-head)*
IV: chlorophylmutatie-frequentie van jonge X_2-planten *(chlorophyllmutation-frequency in young X_2-plants)*
V: mutaties op het veld in de X_2 *(mutations on the field in the X_2)*.

Dosis (r) *Dose (r)*	X_1-generatie *X_1-generation*			X_2-generatie *X_2-generation*	
	I	II	III	IV	V
Serie 3					
Controle	1×	1×	1× + 1× rest	1× + 1× rest	1× + 1× rest
10.000	1×	1×	1× + 1× rest	1× + 1× rest	1× + 1× rest
20.000	–	–	2× rest	2× rest	2× rest
40.000	1×	1×	1× + 1× rest	1× + 1× rest	1× + 1× rest
50.000	1×	1×	1× + 1× rest	–	1× + 1× rest
60.000	2×	2×	2× + 1× rest	2× + 1× rest	2× + 1× rest
70.000	2×	2×	2× + 1× rest	–	2× + 1× rest
80.000	1×	1×	1× + 2× rest	1× + 2× rest	1× + 2× rest
Serie 4					
10.000	3×	3×	3×	3×	3×
15.000	–	–	3× rest	–	3× rest
20.000	3×	3×	3×	3×	3×
25.000	–	–	3× rest	–	3× rest
30.000	3×	3×	3×	3×	3×
35.000			3× rest		3× rest
40.000					
50.000					
60.000	geen planten opgekomen *(no plants emerged)*				
70.000					
80.000					

III-2-4. *Observatie van mutaties in het veld in de X_2-en volgende generaties.* Nickerie (X_2- tot X_5-generatie). De X_2-generatie van Nickerie bestond uit de plantnakomelingschappen van de X_1-planten der verschillende doses en van de controle planten in de X_1-generatie (zie tabel 3, hoofdstuk III-2-2). Per X_1- en controle plant werden maximaal 12 korrels uitgezaaid, welke afkomstig waren van even zoveel willekeurig gekozen pluimen. Van vrijwel alle waargenomen X_2-mutanten, ook van de fertiliteitsmutanten, werd een nakomelingschap verbouwd. Bovendien werd in de X_1-plantnakomelingschappen, welke één of meerdere mutanten bevatten, één niet gemuteerde plant geselecteerd, waarvan een nakomelingschap in de X_3-generatie werd opgezet. In de X_4- en X_5-generatie werden alleen nakomelingschappen verbouwd van resp. X_3 en X_4-mutanten, welke van belang leken te zijn voor de veredeling. In de X_3- tot X_5-generatie werd van één plant van de meeste controle nummers in resp. de X_2- tot X_4-generatie een nakomelingschap verbouwd. De plantnakomelingschappen bestonden

in de X_3- en X_4-generatie uit 18 planten. Over het algemeen bestonden de plantnakomelingschappen in de X_5-generatie eveneens uit 18 planten. Soms echter werd hiervan afgeweken. De nakomelingschappen van enige X_4-mutanten (b.v. mutanten, welke resistent waren tegen *Cercospora*) bestonden uit 54 planten. De planten werden in rijen van maximaal 9 planten geplant. Het plantverband was 30 × 30 cm. De afstand tussen de rijen van twee verschillende nakomelingschappen was eveneens 30 cm.

Holland, X_2- tot X_4-generatie. De X_2-generatie van Holland bestond uit de pluimnakomelingschappen van 2–4 willekeurig gekozen pluimen van de X_1-planten der verschillende doses en van de controle planten in de X_1-generatie (zie tabel 6, hoofdstuk III-2-2). Niet van alle waargenomen X_2-mutanten werd een nakomelingschap verbouwd. De controle in de X_3-generatie bestond uit de plantnakomelingschappen van 1–2 planten van de controle nummers in de X_2-generatie. In de X_4-generatie werden voornamelijk nakomelingschappen verbouwd van mutanten, welke van belang leken te zijn voor de rijstveredeling. Van vele in de X_3-generatie verbouwde controle nummers werd van één plant een nakomelingschap verbouwd. Het aantal planten van de pluimnakomelingschappen in de X_2-generatie bedroeg maximaal 18 planten. Het aantal planten van de plantnakomelingschappen in de X_3- en X_4-generatie bedroeg 18 planten, uitgezonderd de plantnakomelingschappen van enkele X_3-mutanten (b.v. vroeg bloeiende mutanten), welke uit 54 planten bestonden. Ten aanzien van plantafstand geldt voor Holland hetzelfde als voor Nickerie.

Zowel voor Nickerie als Holland werden alle X_2-mutanten en alle planten van de plantnakomelingschappen in de opeenvolgende generaties individueel beschreven. Pluimfertiliteit, pluimlengte, pluimschakeling, hoogte van de planten enz., werden geschat op basis van 100 controle planten in de betreffende generaties. Van enige grootkorrelige mutanten van Nickerie en Holland, alsmede van een aantal controle planten, werd het honderd-korrelgewicht bepaald in 3–4 herhalingen. Het honderd-korrelgewicht werd teruggebracht op een vochtgehalte van de korrels van 15%. In de X_3- en volgende generaties van Nickerie en Holland werd de selectionist van het Landbouwproefstation en van de Stichting voor de Ontwikkeling van de Machinale Landbouw in Suriname bij de selectie van mutaties op het veld betrokken.

HOOFDSTUK IV

DE RESULTATEN VAN DE RÖNTGENBESTRALING

IV-1. Inleiding

De invloed van röntgenbestraling werd in de X_1-generatie bepaald aan: 1) het kiemingspercentage van het zaad, 2) het percentage planten, dat overgeplant werd op het veld, 3) het percentage zaaddragende planten, dat geoogst werd, 4) de fertiliteit van de pluimen. In de X_2-generatie werden de gevolgen ondermeer nagegaan met betrekking tot: 5) de frequentie van de chlorophylmutaties van jonge kiemplanten. Uit onderzoek met gerst, één der meest gebruikte planten in het radiobiologisch onderzoek, is gebleken, dat vele uitwendige factoren zowel vóór, tijdens als na de röntgenbestraling van invloed kunnen zijn op de uitkomsten van bovengenoemde bepalingen (Nybom *et al*, 1952; Ehrenberg, 1954; Konzak, 1957; Nilan, 1956,1959).

Voor de interpretatie van de resultaten in ons onderzoek moest dan ook wel in het oog worden gehouden in hoeverre de proefopzet voldoende uniform was geweest. Belangrijk was of de proefopzet binnen de series voldoende uniform was geweest om zondermeer de bestralingsresultaten van de verschillende doses van een serie onderling te vergelijken. Daar de proefopzet van de series van beide rassen te zeer verschilden (zie tabel 2 en 5, hoofdstuk III-2-2), kunnen de bestralingsresultaten van de series ten opzichte van elkaar moeilijk vergeleken worden. Voorzover de resultaten toch onderling zijn vergeleken is dan ook de uiterste voorzichtigheid in acht genomen.

Nagegaan zal worden in hoeverre de bekende, modificerend werkende factoren invloed gehad kunnen hebben op de bestralingsresultaten binnen de series.

1. *Het vochtgehalte van het zaad tijdens de bestraling.* Uit onderzoek bij gerst is gebleken, dat het vochtgehalte van het zaad tijdens de bestraling een belangrijke invloed uitoefent op de resultaten van de bestraling (CALDECOTT, 1944; 1955 a,b,c; KONZAK, 1954, 1955; NILAN, 1959). Ondermeer bleek, dat de frequentie van structurele chromosoommutaties (bepaald in worteltoppen) en de mate van groeiremming van de jonge kiemplanten gelijk bleven bij een vochtgehalte van de zaden van 8–16%. Zowel een lager vochtgehalte van de zaden (8–4%) als een hoger vochtgehalte (16–20%) had een toename van de frequentie van structurele chromosoommutaties en de mate van groeiremming van de jonge kiemplanten tot gevolg. Tevens bleek, dat bij een gelijk percentage overlevende planten, het aantal mutaties groter was bij de zaden met een vochtgehalte van 16%, dan bij een vochtgehalte van de zaden van 4%.

2. *Bewaarperiode en vochtgehalte van het zaad ten tijde van de bestraling.* Reeds TASCHER (1929) toonde een bewaareffect aan. Hij vond bij gerst, dat gedurende de twaalf weken, dat X-bestraald zaad bewaard werd, het kiemingspercentage meer afnam naarmate de duur van het bewaren langer werd. STADLER (1931) toonde bij gerst aan, dat het percentage geïnduceerde mutaties niet veranderde, wanneer hij X-bestraald zaad gedurende enige weken bewaarde bij een temperatuur variërend van 5–38°C. EHRENBERG (1954) vond bij gerst, dat X-bestraald zaad na twee weken bewaren een vermindering van groei van de planten te zien gaf. GUSTAFSSON (1937) constateerde een toename van structurele chromosoommutaties als gevolg van het bewaren van bestraald zaad. Vooral van belang is het onderzoek van amerikaanse onderzoekers (NILAN, 1955, 1958; ADAMS *et al*, 1955; CALDECOTT *et al*, 1957; ADAMS en NILAN, 1958; CURTIS *et al*, 1958; SIRE en NILAN, 1959; NILAN *et al*, 1960). CURTIS *et al* toonden aan, dat er vrijwel geen verschil in gevoeligheid voor bestraling bestond tussen bestraald zaad van gerst met een vochtgehalte van respectievelijk 4, 8, 12, 16, 20 en 24%, mits het bestraalde zaad direct na afloop van de gamma bestraling in zuurstofvrij water te kiemen werd gelegd. Bewaarde men echter de zaden, dan ontwikkelde zich een bewaareffect (groeiremming der planten). Dit bewaareffect bleek de som van twee componenten te zijn. De ene component oefende haar werking vrijwel binnen vier uren uit, de andere component werkte langzamer en vertoonde zijn uitwerking over een maand en langer. Het vochtgehalte van de zaden had grote invloed op de grootte van het effect. Bij zaden met een vochtgehalte kleiner dan 10% was het effect van eerstgenoemde component zeer groot, voor zaden met een vochtgehalte groter dan 10% werkte deze component niet of vrijwel niet. De andere component reageerde niet op het vochtgehalte van de zaden. Het

effect van de langzaam werkende component was echter aanmerkelijk kleiner dan van de snelwerkende component en als zodanig minder belangrijk. ADAMS en NILAN vonden in hun onderzoek bij gerst, dat X-bestraald zaad (± 8% vochtgehalte), na een bewaarperiode van vier tot acht weken, een toename van structurele chromosoommutaties te zien gaf, alsmede een vermindering van het kiemingspercentage, van de groeikracht en van het percentage planten dat geoogst kon worden. Het aantal en de frequentieverdeling van de geïnduceerde chlorophylmutaties bleek daarentegen niet te veranderen. Verder bleek uit het onderzoek van de amerikaanse onderzoekers, dat het bewaareffect toenam, wanneer bestraalde zaden bewaard werden in een zuurstof-atmosfeer. Bij bewaring in een stikstof-atmosfeer nam het bewaareffect daarentegen af. Ook bleek, dat bij zaden, welke bewaard waren in een zuurstof- of stikstof-atmosfeer, het effect van de zuurstof en de stikstof slechts aangetoond kon worden bij zaden met een vochtgehalte van ongeveer 4–8% ten tijde van de bestraling, maar niet bij zaden met een vochtgehalte van 13–20%.

In het eigen onderzoek varieerde het vochtgehalte van het bestraalde zaad van 14–16%. De bewaarperiode van het bestraalde zaad varieerde van minder dan één dag tot vier weken. Op grond van bovenstaande literatuurgegevens mag aangenomen worden, dat de variatie in het vochtgehalte van de zaden tijdens de bestraling van 14–16%, vrijwel geen invloed heeft gehad op de bestralingsresultaten. Eveneens mag op grond van de behandelde literatuur aangenomen worden, dat de invloed van het verschil in bewaarperiode tussen onderdelen van de series op de bestralingsresultaten zeer gering is geweest bij een vochtgehalte van de zaden tijdens de bestraling van 14–16%.

3. *De temperatuur vóór, tijdens en na de bestraling.* Wat betreft de temperatuursomstandigheden is de opzet van de series 1 en 2 van Nickerie uniform geweest. Tot het moment waarop de zaden ter kieming werden gezet, zijn de temperatuursomstandigheden dezelfde geweest. Wat betreft de series 3 en 4 van Holland is dit niet altijd het geval geweest. Immers, van alle doses van de serie 3 moesten één of meerdere herhalingen tengevolge van insectenvraat geheel opnieuw bestraald worden. Tevens werd toen besloten de serie 4 uit te breiden met de doses 15.000 r, 25.000 r en 35.000 r. Zeven weken na de oorspronkelijke uitzaai van het zaad van beide series, werden de zaden van de opnieuw bestraalde herhalingen en van de toegevoegde doses uitgezaaid. Ook deze partijen zaad bevonden zich gedurende vier weken in het hospitaal om bestraald te worden. De temperatuursomstandigheden aldaar waren nagenoeg gelijk aan die waaronder de oorspronkelijk bestraalde partijen zaad van Holland in het hospitaal waren bestraald. Het temperatuurstraject waarbinnen de temperatuur in de werkkamer van het Landbouwproefstation fluctueerde, veranderde gedurende de zeven weken vrijwel niet. De maximum en minimum temperaturen verschilden ten hoogste 2–3°C met de overeenkomstige temperaturen van de laatste dagen, welke voorafgingen aan de uitzaai van de oorspronkelijke series. De resulterende temperatuursverschillen tussen de onderdelen van de series 3 en 4 zijn waarschijnlijk te gering geweest om enige invloed van betekenis gehad te hebben op de bestralingsresultaten. De onderzoekingen, welke de modificerende invloed van de temperatuur vóór en na de bestraling als onderwerp hebben, houden zich in het algemeen bezig met de invloed van temperatuursverschillen, welke slechts gedurende korte tijd worden toegepast. Deze perioden strekken zich vrijwel nooit uit over enige dagen of langer, maar zijn veel korter en wor-

den in uren uitgedrukt. Bovendien zijn de betreffende temperatuursverschillen in deze proeven belangrijk groter dan 2–3°C. Voorzover niet de modificerende invloed van extreem hoge of lage temperaturen wordt nagegaan, is dit verschil in het algemeen groter dan 10°C (CALDECOTT en SMITH, 1952; NILAN, 1956, 1959). TASCHER (1929) bewaarde zaad van gerst gedurende zeven weken na de bestraling bij respectievelijk 6°C, 22°C en 38°C. Het bleek, dat het zaad, dat bij 6°C bewaard was, het hoogste percentage zaaddragende planten opleverde. STADLER (1931) vond geen significante verschillen in de grootte van de mutatiegraad van X–bestraald zaad van gerst, dat gedurende enige weken bewaard werd bij temperaturen welke varieerden van 5–38°C.

4. *Grootte van het zaad.* De kleine, hoewel geheel gaaf uitziende en goed kiemende zaden van een ras (gerst, tarwe), verliezen eerder hun vitaliteit tengevolge van bestraling dan de grotere zaden (GUSTAFSSON, 1947). In ons onderzoek kan de grootte van de zaden geen modificerende invloed hebben uitgeoefend. Voor de series van Nickerie en Holland werden ter bestraling gaaf uitziende korrels van overeenkomstige grootte uitgezocht. De korrels van de series 2, 3 en 4 waren „zinkers",

5. *Ionisatie-dichtheid en distributie van ionisaties.* Aan de modificerende invloed van de ionisatie-dichtheid en distributie van ionisaties (en exitaties) zou hier in feite geen aandacht besteed zijn, indien ook inderdaad de bestralingsresultaten van de series onderling niet met elkaar vergeleken zouden zijn. Dit is echter bij uitzondering wel het geval in hoofdstuk IV-2-2, waar de bestralingsresultaten van serie 3 en 4 met elkaar vergeleken werden in verband met de gemiddelde fertiliteit per X_1-plant van de diverse doses.

Röntgenstralen verwekken in het absorberende plantenweefsel ionisaties (een electron wordt uit de buitenste baan van een molecule gestoten) en exitaties (het overgaan van een electron in een molecuul naar een hoger energieniveau), welke fysisch-chemische veranderingen in het weefsel veroorzaken. Deze veranderingen kunnen ondermeer factor- en chromosoommutaties en „extra chromosomale" beschadiging van de cel tot gevolg hebben. De onderlinge verhouding van deze, door bestraling veroorzaakte gevolgen in het plantenweefsel, zijn in hoge mate afhankelijk van de distributie van de ionisaties in het absorberende weefsel en de ionisatie-dichtheid (HOLLAENDER, 1954; BACQ en ALEXANDER, 1955; LEA, 1956).

Het energiespectrum, dat uitgezonden wordt bij een spanning van de röntgenbuis van 50 kV is van geheel andere samenstelling dan het energiespectrum, dat wordt uitgezonden bij een spanning van 210 kV. Onder de heersende omstandigheden van de proefopzet, leidde het spanningsverschil tot verschillen in de distributie en dichtheid van de ionisaties in het celweefsel van het rijstembryo en deze tot verschillen in bestralingsresultaten.

6. *Andere modificerende factoren.* Andere modificerend werkende factoren als zuurstofdruk in de celweefsels tijdens en na de bestraling, het delingsstadium van de bestraalde celkern, polyploidie, rassenverschillen, enz., spelen binnen de opzet van dit onderzoek geen rol. Immers, de bestralingsresultaten van de series van Nickerie enerzijds en van Holland anderzijds worden onderling niet met elkaar vergeleken en wat betreft de series van elk van de rassen afzonderlijk is de proefopzet, ook binnen de betreffende series, ten aanzien van deze factoren uniform geweest.

IV-2. X_1-GENERATIE

IV-2-1. *Kieming en groei.* Bij Nickerie (serie 2) was de kieming eerst bij de doses, welke gelijk of hoger waren dan 320.000 r duidelijk vertraagd. Bij de lagere doses, vertoonde de kieming vrijwel geen of geen verschil met de onbestraalde controle. Bij Holland waren, zes tot acht weken na de uitzaai, de X_1-planten van de hogere doses duidelijk in hun ontwikkeling geremd. Niet of vrijwel niet geremd in ontwikkeling waren de planten van de doses 10.000 r, 20.000 r, 30.000 r (serie 3) en 10.000 r (serie 4). De planten van de doses 40.000 r, 50.000 r (serie 3) en 20.000 r (serie 4) waren geremd in hun groei, terwijl de planten van de doses 60.000 r, 70.000 r, 80.000 r (serie 3) en 30.000 r (serie 4) zeer sterk geremd waren.

Naar het gedrag van het bestraalde zaad bij de kiemproeven van Nickerie (serie 2) kon de volgende indeling gemaakt worden.

I. Zaden, waarvan het coleoptiel werd doorbroken en het eerste groene blaadje zich ontwikkelde. Het wortelstelsel ontwikkelde zich min of meer normaal.

II. Zaden, waarvan het coleoptiel zich ontwikkelde, maar niet doorbroken

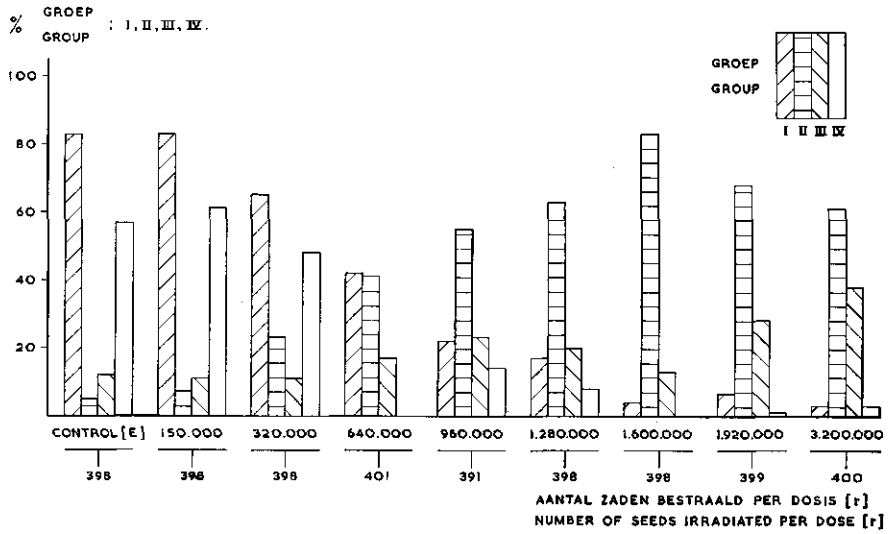


DIAGRAM 1. Nickerie-serie 2.
Percentages groep I, II, III en IV.
Percentages of group I, II, III and IV.

I: zaden, waarvan het coleoptiel werd doorbroken en het eerste groene blaadje zich ontwikkelde *(seeds that germinated, coleoptile and first green leaf developed);*

II: zaden, waarvan het coleoptiel zich ontwikkelde, maar niet doorbroken werd door het eerste groene blaadje *(seeds that germinated, only coleoptile developed);*

III: zaden, welke in het geheel niet kiemden *(seeds that did not germinate at all);*

IV: percentages overlevende X_1-planten ten tijde van de oogst *(percentages of surviving X_1-plants at harvesting time).*

werd door het eerste groene blaadje. Het wortelstelsel ontwikkelde zich niet of zeer zwak. De kiemplantjes waren niet levenskrachtig.

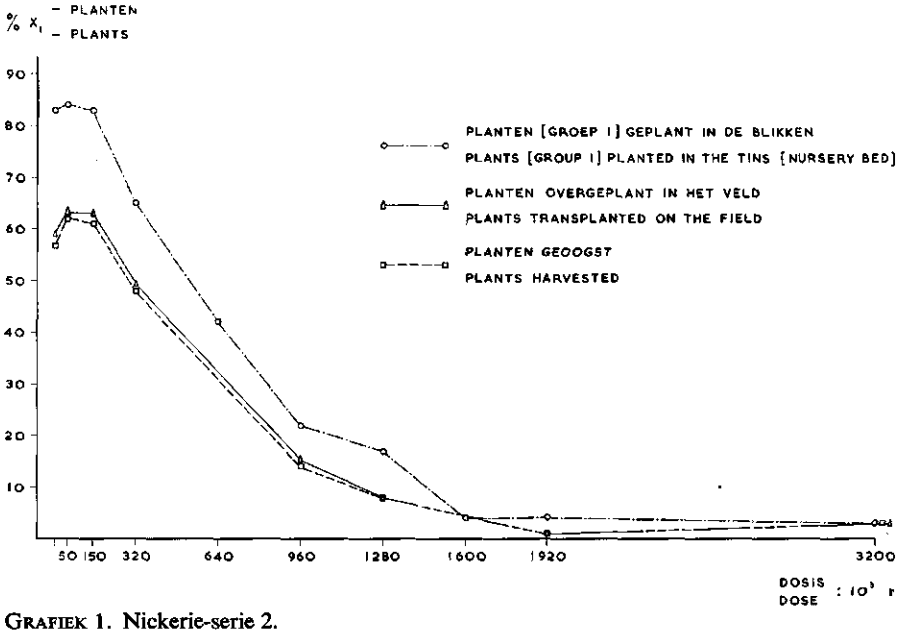
III. Zaden, welke in het geheel niet kiemden.

Blokdiagram 1 geeft hiervan een duidelijk beeld. Dit diagram geeft de percentages zaden en planten naar bovenstaande indeling aan voor de controle en de doses 150.000 r tot en met 3.200.000 r. De percentages zijn berekend naar het totaal van het aantal ter kieming uitgelegde zaden van de betreffende doses. Het blokdiagram toont een voortdurende afname binnen groep I. De percentages van groep II nemen eerst toe bij hoger wordende doseringen, om tenslotte bij de hoogste doseringen weer af te nemen en plaats te maken voor groep III. De doses 500 r tot en met 150.000 r gaven nagenoeg dezelfde percentages voor de verschillende groepen te zien, reden waarom alleen de dosis 150.000 r in het diagram werd opgenomen. In blokdiagram 1 zijn tevens de percentages planten opgenomen, welke tenslotte geoogst werden (groep IV). Vergelijken we deze percentages met de percentages zaden, welke kiemden (groep I en II), dan is het duidelijk, dat voor de dosis 320.000 r en hoger, de kiemproef geen aanwijzing geeft voor het uiteindelijk percentage planten, dat geoogst werd. De zaden van groep II, alhoewel ze kiemden, droegen immers niet bij tot dit percentage. Maar ook van de kiemplanten van groep I (de enige groep planten, die uit de petrischalen in de blikken werd geplant) ging nog een deel dood in de blikken. Tabel 7 geeft hiervan een duidelijk beeld. De percentages, welke

TABEL 7. Nickerie-serie 2.
Percentage overgebleven X_1-planten van groep I.
Percentage of survived X_1-plants of group I.

I: in de petrischalen ten tijde van het overplanten in blikken *(in the Petri dishes at planting time in the tins)*
II: in de blikken ten tijde van het overplanten op het veld *(in the tins at transplanting time on the field)*
III: ten tijde van de oogst *(at harvesting time)*
IV: aantal zaden ter kieming gelegd in de petrischalen = 100% *(number of seeds put to germination in the Petri dishes = 100%.)*

Dosis (r) *Dose (r)*	I	II	III	IV
Serie 2				
Controle	83.2	58.8	57.3	398
500	81.4	63.6	62.6	398
1.000	81.9	61.5	61.0	397
2.000	78.0	57.3	56.8	396
5.000	82.3	59.9	57.8	396
10.000	80.4	63.0	60.5	397
25.000	85.6	69.4	67.6	395
50.000	84.2	63.0	62.2	405
100.000	83.3	–	–	395
150.000	82.9	63.3	60.6	398
320.000	65.1	49.3	47.7	398
640.000	42.4	–	–	401
960.000	22.0	15.1	14.3	391
1.280.000	17.1	8.0	8.0	398
1.600.000	4.0	–	–	398
1.920.000	4.0	1.0	0.8	399
3.200.000	2.5	2.5	2.5	400



GRAFIEK 1. Nickerie-serie 2.
Verband tussen percentages X_1-planten resp. geplant in de blikken, overgeplant op het veld en geoogst (groep I) en dosis.
Relationship between percentages of X_1-plants resp. planted in the tins, transplanted on the field and harvested (group I) and dose.

in deze tabel zijn aangegeven, zijn berekend naar het totaal aantal ter kieming uitgelegde bestraalde zaden van de betreffende doses. Het verschil tussen de percentages planten, welke in de blikken werden geplant (groep I) en die welke tenslotte als zaaddragende planten werden geoogst (groep IV), beloopt van ± 25–8 % voor de doses tot en met 1.280.000 r (controle ± 26 %) en is minder dan 8 % voor de doses groter dan 1.280.000 r. In feite kunnen de planten van groep I nog weer onderverdeeld worden in zich normaal ontwikkelende planten, al of niet geremd, en planten, welke een zeer sterke groeiremming te zien gaven en vóór het overplanten uit de blikken op het veld doodgingen. Uit tabel 7 blijkt tevens, dat het aantal planten, dat overgeplant werd op het veld, vrijwel gelijk was aan het aantal geoogste planten. De gegevens van tabel 7 zijn grafisch weergegeven in grafiek 1.

Ten aanzien van het verloop van de sterfte in de blikken bij Nickerie (serie 1) en in de betonnen bakken bij Holland (serie 3 en 4) geven respectievelijk tabel 8 en 9 een beeld. De percentages, welke in deze tabellen zijn opgenomen, zijn berekend naar het totaal aantal ter kieming uitgelegde zaden van de betreffende doses. Evenals dat bij serie 2 het geval was, werden van de serie 1 van Nickerie slechts de planten van groep I uit de petrieschalen in de blikken geplant. Het blijkt, dat bij Holland en Nickerie, de grootste sterfte van de planten optrad vóór de eerste telling, welke plaats vond na respectievelijk 17 en 16 dagen. Maximaal 27 dagen na het uitplanten in de blikken was de sterfte van de planten van Nickerie op controle niveau gekomen. Bij Holland was dit het geval maximaal 38 dagen na de uitzaai van het bestraalde zaad in de betonnen bakken.

TABEL 8. Nickerie-serie 1.
Percentage overgebleven X_1-planten van groep I
Percentage of survived X_1-plants of group I

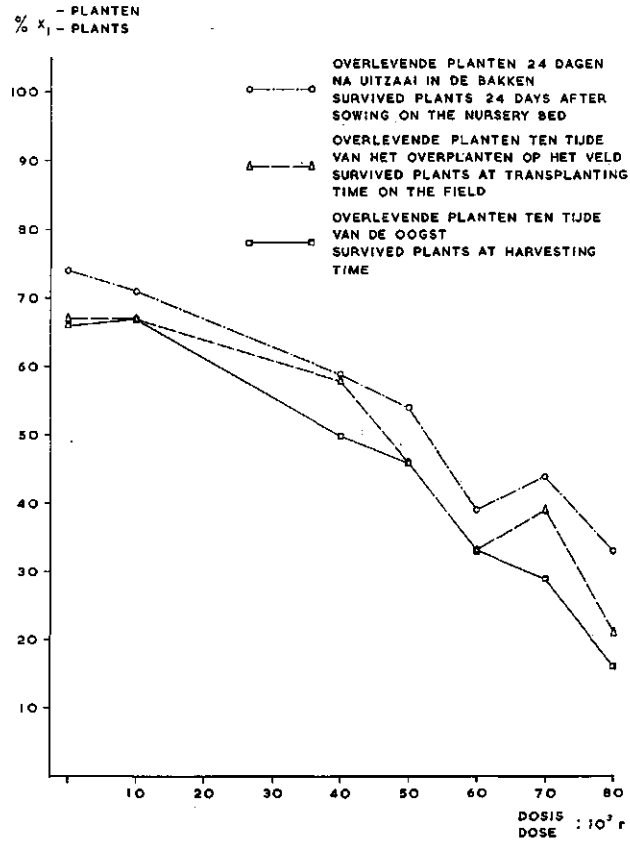
I. in de petrischalen ten tijde van het planten in blikken *(in the Petri dishes at planting time in the tins)*
II. resp, 16, 27 en 38 dagen na het planten in de blikken, ten tijde van het overplanten op het veld (na 57 dagen) en ten tijde van de oogst *(resp. 16, 27 and 38 days after planting in the tins, at transplanting time on the field (after 57 days) and at harvesting time)*
III. aantal kiemende zaden waarnaar percentages zijn berekend *(number of germinating seeds on which percentages are based)*

Dosis (r) *Dose (r)*	I	II					III
		dagen *(days)*				oogst *harvest*	
		16	27	38	57		
Serie 1							
Controle	75.3	69.9	68.8	68.8	66.7	61.3	93
320.000	54.2	47.9	41.5	39.4	37.2	34.0	94
640.000	24.4	23.2	21.1	18.2	17.2	17.2	99
960.000	24.4	24.2	21.1	17.2	17.2	15.2	99
1.280.000	13.0	13.0	12.0	12.0	10.0	10.0	100
1.600.000	10.0	10.0	8.0	5.0	5.0	5.0	100

TABEL 9. Holland-series 3 en 4.
Percentages overgebleven X_1-planten
Percentage of survived X_1-plants

I. resp. 17, 24 en 38 dagen na de uitzaai in de bakken, ten tijde van het overplanten op het veld (na 58 dagen) en ten tijde van de oogst *(resp. 17, 24 and 38 days after sowing on the nursery bed, at transplanting time (after 58 days) and at harvesting time)*
II. aantal zaden uitgezaaid in de bakken waarnaar percentages zijn berekend *(number of seeds sown on the nursery bed on which percentages are based)*

Dosis (r) *Dose (r)*	I					II
	dagen *(days)*				oogst *harvest*	
	17	24	38	58		
Serie 3						
Controle	–	74.4	72.2	66.7	65.6	90
10.000	–	71.1	67.8	66.7	66.7	90
40.000	61.1	58.9	57.8	57.8	50.0	90
50.000	–	54.4	45.6	45.6	45.6	90
60.000	46.6	39.1	33.9	33.3	32.8	174
70.000	52.0	44.1	39.6	39.0	29.4	177
80.000	35.6	33.3	20.7	20.7	16.1	87
Serie 4						
Controle	–	74.4	72.2	66.7	65.6	90
10.000	72.6	71.8	70.0	65.9	65.9	270
20.000	–	58.3	51.7	47.2	47.2	271
30.000	56.3	50.4	34.0	29.9	26.1	268
40.000	geen planten opgekomen *(no plants emerged)*					268

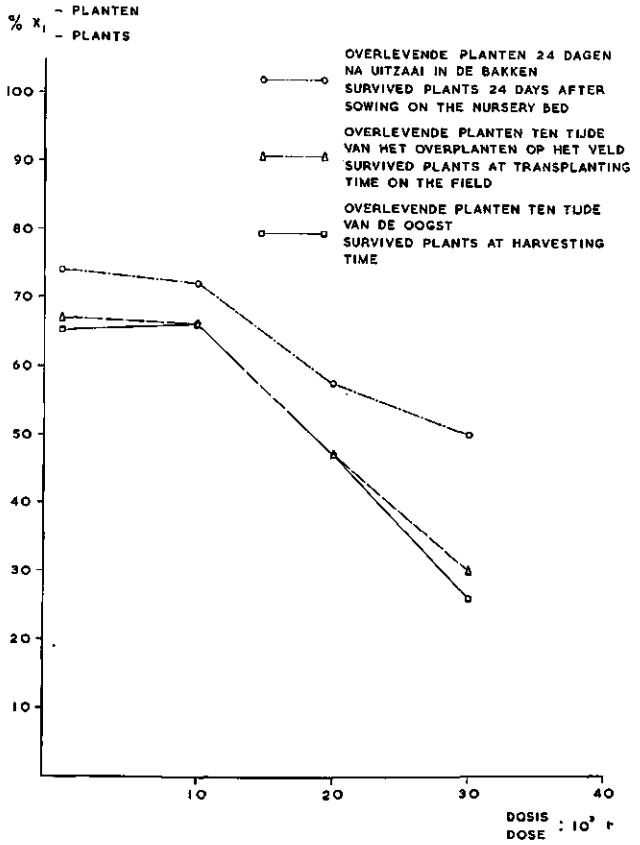


GRAFIEK 2. Holland-serie 3.
Verband tussen percentages overlevende X_1-planten resp. 24 dagen na de uitzaai in de bakken, ten tijde van het overplanten op het veld en ten tijde van de oogst en dosis.
Relationship between percentages of surviving X_1-plants resp. 24 days after sowing on the nursery bed, at transplanting time and at harvesting time and dose.

Bij Holland was dan ook het aantal planten, dat overgeplant werd op het veld, evenals dat bij Nickerie het geval was, vrijwel gelijk aan het aantal planten, dat geoogst werd. De grafieken 2 en 3 geven het bovenstaande nog eens weer voor respectievelijk de series 3 en 4 van Holland.

In overeenstemming met de proeven van FREISLEBEN en LEIN (1943) bij gerst werd eveneens in ons onderzoek gevonden, dat kiemproeven alleen geen duidelijk beeld geven van het te verwachten aantal overlevende planten ten tijde van de oogst. In overeenstemming met de resultaten van ons onderzoek bleek hen, dat pas vier weken na de uitzaai een enigszins juiste indruk verkregen kon worden van het aantal te verwachten overlevende planten bij de oogst. De ervaring bij Nickerie opgedaan, dat zelfs bij zeer hoge en vrijwel lethale doses, nog zeer veel zaden kiemden, werd bij gerst eveneens door FREISLEBEN en LEIN en WERTZ (1940) gedeeld.

Aan de gevolgen van de bestraling, zoals sterfte en groeiremming, liggen de



GRAFIEK 3. Holland-serie 4.
Verband tussen percentages overlevende X_1-planten resp. 24 dagen na de uitzaai in de bakken, ten tijde van het overplanten op het veld en ten tijde van de oogst en dosis.
Relationship between percentages of surviving X_1-plants resp. 24 days after sowing on the nursery bed, at transplanting time and at harvesting time and dose.

door de bestraling veroorzaakte „extra chromosomale" en genetische beschadiging van de cel ten grondslag. In dit verband wordt de genetische beschadiging vooral veroorzaakt door die structurele chromosoommutaties, welke tot zodanig verlies van genetisch materiaal leiden, dat de gemuteerde celkernen degenereren (GELIN 1941, 1953; GAUL 1956). In veel mindere mate zullen dit genmutaties zijn, daar deze vrijwel nooit homozygoot in het diploide weefsel van het embryo worden geïnduceerd. Voor de vervanging van gedegenereerde cellen dragen, behalve niet gemuteerde cellen, ook levenskrachtige, gemuteerde cellen zorg. Bij Nickerie kan men pas ongeveer 27 dagen na het planten in de blikken en bij Holland ongeveer 38 dagen na de uitzaai in de betonnen bakken het uiteindelijke resultaat van dit regeneratieproces vaststellen.

IV-2-2. *Fertiliteit van de pluimen.* Tijdens de ontwikkeling van de X_1-planten hebben alleen die structurele chromosoommutaties en genmutaties zich kun-

nen handhaven, welke het delen van de betreffende gemuteerde cellen niet onmogelijk maakten. Het zijn voornamelijk deze chromosoommutaties, in veel mindere mate de genmutaties, welke aanleiding geven tot een abnormaal verlopende reductiedeling, met als gevolg eliminatie van gameten en zygoten en daardoor verminderde fertiliteit van de X_1-pluimen (GAUL 1956, 1958).

In tabel 10 zijn enige fertiliteitsgegevens vermeld met betrekking tot Nickerie (serie 2) en Holland (series 3 en 4). Behalve de gemiddelde fertiliteit van de X_1-pluimen per dosis, is het percentage X_1-pluimen in de verschillende fertiliteitsklassen 0–20% tot en met 80–100% vermeld. De percentages zijn berekend naar het totaal aantal X_1-pluimen van de afzonderlijke doses, waarvan de fertiliteit werd bepaald.

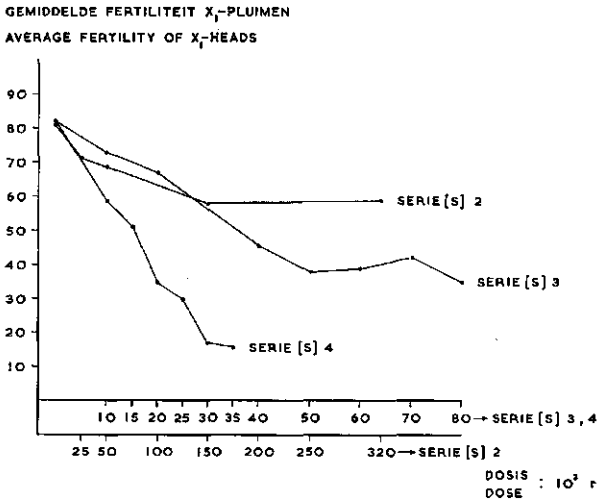
TABEL 10. Nickerie-serie 2, Holland-series 3 en 4.
Fertiliteitsgegevens.
Fertility data.

I: percentage X_1-pluimen in de verschillende fertiliteitsklassen *(percentage of X_1-heads in the various classes of fertility)*
II: gemiddelde fertiliteit van de X_1-pluimen *(average fertility of the X_1-heads)*
III: aantal X_1-pluimen waarvan de fertiliteit werd bepaald = 100% *(number of X_1-heads of which the fertility was determined = 100%)*

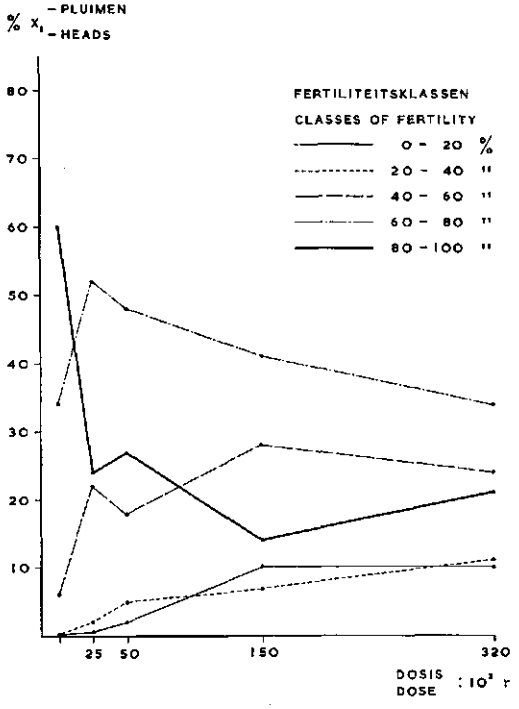
Dosis (r) *Dose (r)*	I						II	III
	Fertiliteitsklassen *Classes of fertility*							
	steriel *sterile*	0–20%	20–40%	40–60%	60–80%	80–100%		
Serie 2								
Controle	–	–	0.3	5.5	33.8	60.4	81.3	1394
25.000	0.2	0.2	2.3	21.5	51.8	24.0	71.2	1755
50.000	0.4	1.4	5.4	18.0	47.7	27.1	69.4	1530
150.000	7.4	2.4	7.0	28.3	41.3	13.6	58.2	2049
320.000	4.6	5.7	11.0	23.7	34.1	20.9	59.4	1834
Serie 3								
Controle	0.1	0.5	1.1	4.2	27.4	66.7	82.2	966
10.000	2.8	1.3	4.7	14.4	29.8	47.0	73.0	638
20.000	1.0	3.3	12.7	18.3	23.1	41.6	67.3	798
40.000	8.1	17.5	18.9	16.1	19.3	20.1	45.6	708
50.000	12.7	28.8	18.8	13.9	14.6	11.2	38.4	410
60.000	13.3	25.6	18.8	16.4	11.8	14.1	38.5	723
70.000	4.4	22.4	25.1	18.8	12.7	16.6	42.0	542
80.000	16.8	24.2	18.1	17.4	10.3	13.2	35.1	310
Serie 4								
Controle	0.1	0.5	1.1	4.2	27.4	66.7	82.2	966
10.000	–	5.2	14.7	24.2	26.7	29.2	59.3	1247
15.000	5.0	12.5	18.2	20.5	19.4	29.4	50.8	759
20.000	8.5	27.9	26.5	14.6	12.8	9.7	34.9	852
25.000	16.1	27.2	26.1	13.7	10.8	6.1	29.5	415
30.000	13.2	54.2	20.8	9.3	2.1	0.4	17.2	559
35.000	45.7	19.6	10.9	6.5	15.2	2.1	15.9	46

Het verband tussen dosis en gemiddelde fertiliteit van de X_1-pluimen is voor de 50 kV-series 2 en 3 en voor de 210 kV-serie 4 weergegeven in grafiek 4. Voor de 50 kV-series 2 en 3 neemt de fertiliteit in het lagere doseringstraject af bij

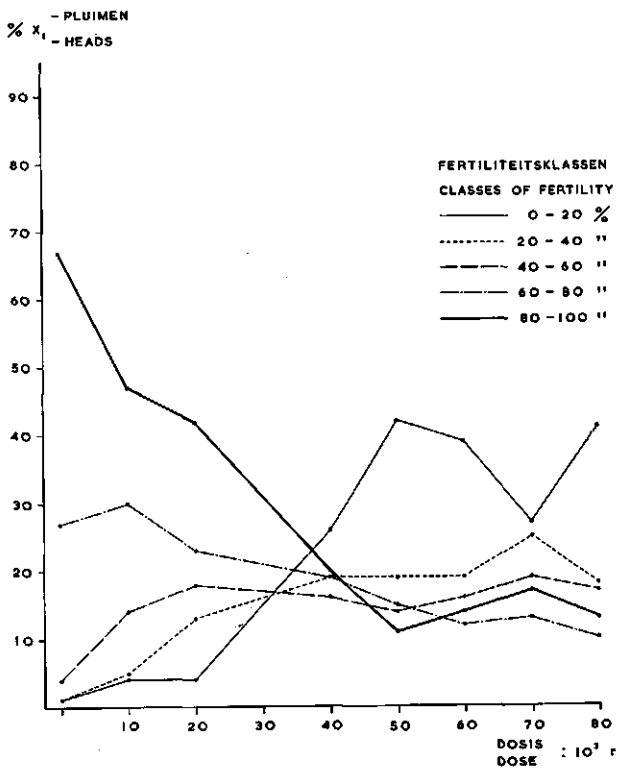
GRAFIEK 4.
Nickerie-serie 2,
Holland-series 3 en 4.
Verband tussen de gemiddelde fertiliteit per X_1-pluim en dosis.
Relationship between the average fertility of X_1-heads and dose.



toenemende dosis tot resp. 150.000 r en 50.000 r, waarna, bij de hogere doses de fertiliteit vrijwel niet verder afneemt. Deze afname van de gemiddelde fertiliteit van de X_1-pluimen in het lagere doseringstraject is voor de 50 kV-serie 3 lineair van karakter. Wat betreft de 210 kV-serie 4 is het niet onwaarschijnlijk, dat het verband tussen dosis en fertiliteit in principe hetzelfde is als voor de 50 kV-serie 3. Tot de dosis 30.000 r is het verband lineair voor de 210 kV-serie 4, daarboven schijnt dit niet meer het geval te zijn. Aan de juistheid van de conclusie, dat sprake is van een afwijking van het lineair verband bij doses hoger dan 30.000 r, kan getwijfeld worden. Immers, deze conclusie is gebaseerd op de fertiliteitsgegevens van de slechts negen overlevende X_1-planten (met in totaal 46 pluimen) van de enige dosis 35.000 r.



GRAFIEK 5. Nickerie-serie 2.
Verband tussen de percentages X_1-pluimen in de verschillende fertiliteitsklassen en dosis.
Relationship between the percentages of X_1-heads in the various classes of fertility and dose.



GRAFIEK 6.
Holland-serie 3.
Verband tussen de percentages X_1-pluimen in de verschillende fertiliteitsklassen en dosis.
Relationship between the percentages of X_1-heads in the various classes of fertility and dose.

Het verband tussen dosis en het percentage X_1-pluimen in de verschillende fertiliteitsklassen is voor de 50 kV-series 2 en 3 en voor de 210 kV-serie 4 grafisch weergegeven in resp. de grafieken 5, 6 en 7. Vooral voor de 50 kV-series 2 en 3 is duidelijk, dat alle curven (fertiliteitsklassen) in de hogere doseringstrajecten een verzadigingseffect vertonen. Het is niet onwaarschijnlijk, dat hetzelfde het geval is voor alle curven van de 210 kV-serie 4. Dit is echter niet geheel zeker, daar ook hier weer de conclusie gebaseerd moet worden op de enige dosis 35.000 r (zie boven).

Eenzelfde verband tussen dosis en gemiddelde fertiliteit van de X_1-pluimen als voor de 50 kV-serie 3 werd gevonden, werd aangetoond door MACKEY (1951) en FREISLEBEN en LEIN (1943) bij gerst. Daarentegen vonden MATSUO *et al* (1958) en YAMAGUCHI (1957) bij rijst en YAMAGUCHI (1957) bij gerst een uitsluitend lineair verband. Echter, de grootte van de gegeven doses en tevens de grootte van de percentages overlevende zaaddragende X_1-planten, alsmede de spanning van de röntgenbuis in de betreffende onderzoekingen doen vermoeden, dat in deze proeven slechts het lineair verband werd aangetoond, dat in ons onderzoek bij de 50 kV-serie 3 en in het onderzoek van MACKEY en FREISLEBEN en LEIN, bestond tussen fertiliteit en dosis bij de lagere doses. De dosering in bedoelde onderzoekingen van MATSUO en YAMAGUCHI gingen hoogstwaarschijnlijk niet hoog genoeg om het niet-lineaire karakter bij de hogere doses aan te tonen.

Dat het verband tussen dosis en fertiliteit tenslotte niet meer lineair is en een

In tabel 11 is een overzicht gegeven voor Nickerie (serie 2) en Holland (series 3 en 4) van de waargenomen chlorophylmutaties, onderverdeeld naar bovengenoemde klassificatie. Tigrina, maculatum en alboviridis mutaties, alsmede enige andere moeilijk te klassificeren chlorophylmutaties, werden tezamen gebracht onder „overige" mutaties. Hun aantal is klein.

TABEL 11. Nickerie-serie 2, Holland-series 3 en 4.
Aantal gemuteerde X_1-pluimen, onderverdeeld naar type chlorophylmutatie.
Number of mutated X_1-heads subdivided according to the various types of chlorophyll-mutations.

Dosis (r) *Dose (r)*	Albina	Viridis	Xantha	Striata	Overige *Others*
Serie 2					
Controle	–	–	–	–	–
50.000	8	5	1	–	–
150.000	19	6	2	9	3
320.000*	26	18	–	1	–
Serie 3					
Controle	5	4	2	–	–
10.000	8	2	1	–	2
20.000	12	15	1	5	2
40.000	18	6	7	6	1
60.000*	33	25	5	3	1
80.000	7	9	–	–	7
Serie 4					
Controle	1	3	–	–	–
10.000*	32	17	3	3	2
20.000	23	10	2	7	2
30.000*	13	10	–	1	2

* Enige X_1-pluimen splitsten 2 typen chlorophylmutaties uit. Deze X_1-pluimen werden als 2 gemuteerde pluimen geteld.
* *Some X_1-heads segregated 2 different types of chlorophyllmutations. These X_1-heads were counted as 2 mutated heads.*

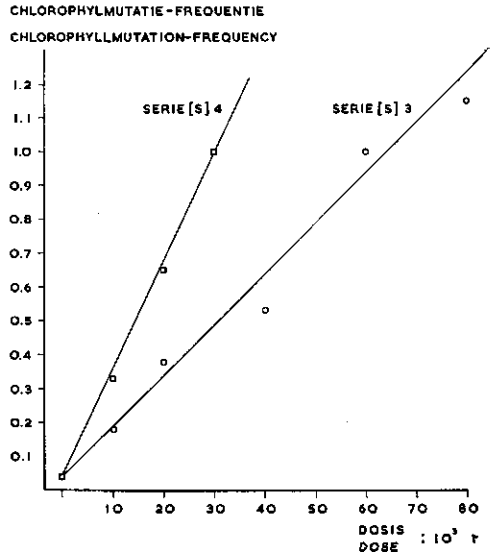
Tabel 12 geeft een overzicht voor Nickerie (serie 2) en Holland (series 3 en 4) van de aantallen X_1-planten en X_1-pluimen, welke in de X_2-generatie chlorophylmutaties uitsplitsen en wel resp. per 100 X_1-plant- en per 100 X_1-pluimnakomelingschappen. Tevens geeft tabel 12 de aantallen gemuteerde X_2-planten per 100 uitgelegde korrels in de X_2-generatie aan. Over de aard van het verband tussen de chlorophylmutatie-frequentie en dosis geven de grafieken 8,9 en 10 voor de series 3 en 4 een beeld. Over de aard van dit verband voor de serie 2 geven de grafieken 11, 12 en 13 een beeld.

Wanneer we de chlorophylmutatie-frequentie uitdrukken per 100 uitgelegde korrels in de X_2, dan blijkt het verband tussen chlorophylmutatie-frequentie en dosis voor de series 3 en 4 lineair te zijn (grafiek 8). Uitgedrukt per 100 X_1-pluim- en per 100 X_1-plantnakomelingschappen blijkt het verband tussen chlorophylmutatie-frequentie en dosis voor deze series in het lagere doseringstraject lineair te zijn (grafiek 9 en 10). We mogen aannemen, dat dit ook het geval is voor de serie 4, wanneer de chlorophylmutatie-frequentie wordt uitgedrukt per 100 X_1-plantnakomelingschappen. Dit blijkt echter niet uit grafiek 10. Maar, op grond van het feit, dat de serie 4 hetzelfde verband te zien geeft

TABEL 12. Nickerie-serie 2, Holland-series 3 en 4.
Chlorophylmutatie-frequentie uitgedrukt per 100 X_1-plant- en per 100 X_1-pluimnakomelingschappen en per 100 korrels uitgelegd in de X_2-generatie.
Chlorophyllmutation-frequency expressed per 100 X_1-plant- and per 100 X_1-head pedigrees and per 100 grains sown in the X_2-generation.

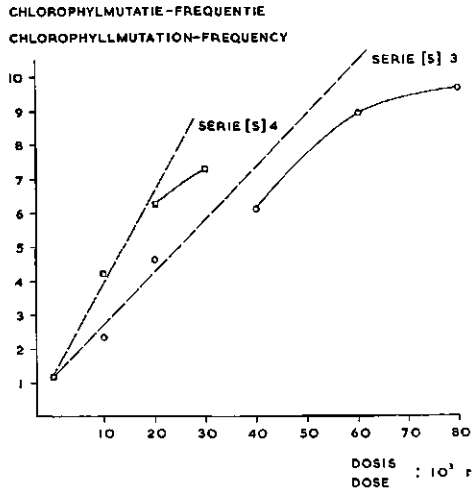
I: aantal X_1-plantnakomelingschappen *(number of X_1-plant pedigrees)*
II: aantal gemuteerde planten per 100 X_1-plantnakomelingschappen *(number of mutated plants per 100 X_1-plant pedigrees)*
III: aantal X_1-pluimnakomelingschappen *(number of X_1-head pedigrees)*
IV: aantal gemuteerde pluimen per 100 X_1-pluimnakomelingschappen *(number of mutated heads per 100 X_1-head pedigrees)*
V: aantal korrels uitgelegd in de X_2 *(number of grains sown in the X_2)*
VI: aantal gemuteerde planten per 100 korrels uitgelegd in de X_2 *(number of mutated plants per 100 kernels sown in the X_2)*

Dosis (r) *Dose (r)*	I	II	III	IV	V	VI
Serie 2						
Controle	111	–	1.115	–	22.248	–
50.000	114	6.140	1.526	0.917	29.841	0.103
150.000	109	15.577	1.111	3.510	20.522	0.477
320.000	97	17.525	1.141	3.856	20.820	0.566
Serie 3						
Controle	100	1.100	901	1.220	46.604	0.036
10.000	93	8.433	577	2.253	30.804	0.178
20.000	84	25.000	766	4.569	35.683	0.383
40.000	95	23.258	627	6.060	26.036	0.533
60.000	78	26.923	573	8.900	21.116	1.023
80.000	32	18.750	240	9.583	7.846	1.147
Serie 4						
Controle	100	1.100	901	1.220	46.604	0.036
10.000	177	17.514	1.225	4.244	60.617	0.326
20.000	123	17.886	702	6.267	21.657	0.646
30.000	46	13.043	341	7.331	5.025	0.995
35.000						



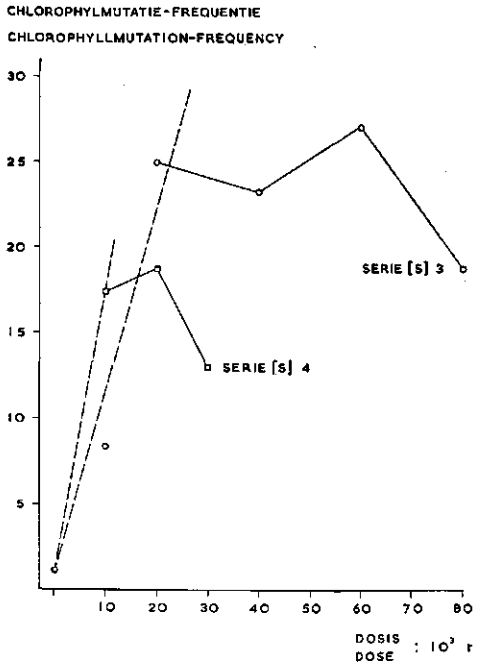
GRAFIEK 8. Holland-series 3 en 4.
Verband tussen chlorophylmutatie-frequentie (per 100 korrels uitgelegd in de X_2) en dosis.
Relationship between chlorophyllmutation-frequency (per 100 kernels sown in the X_2) and dose.

GRAFIEK 9. Holland-series 3 en 4.
Verband tussen chlorophylmutatie-frequentie (per 100 X_1-pluimnakomelingschappen) en dosis.
Relationship between chlorophyllmutation-frequency (per 100 X_1-head pedigrees) and dose.



tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie als de serie 3, wanneer de mutatie-frequentie wordt uitgedrukt per 100 X_1-pluimnakomelingschappen en per 100 korrels uitgezaaid in de X_2, mogen we hiertoe besluiten. In het hogere doseringstraject is het verband niet meer lineair voor de series 3 en 4.

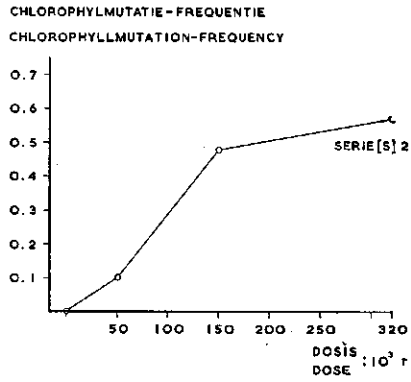
De resultaten van het mutatie-onderzoek geven over het algemeen een lineair verband te zien tussen factormutaties en dosis. Een lineair verband werd door GAUL (1957) bij gerst gevonden, als ook door HOLLAENDER (1954) bij *Drosophila*, door LINDEGREN en LINDEGREN (1941) en SAMSOMA *et al* (1954) bij *Neurospora* en door NOETHLING en STUBBE (1936) bij *Antirrhinum*. Dat ondermeer bij gerst en rijst FREISLEBEN en LEIN (1943), GUSTAFSSON (1947), MACKEY (1951), EHRENBERG *et al* (1953), CALDECOTT *et al* (1954), EHRENBERG (1955) en MATSUO *et al* (1958), geen lineair verband tussen chlorophylmutatie-frequentie en dosis vonden, althans niet bij de hogere doses, vindt zijn oorzaak, aldus GAUL (1957a), in het feit, dat deze onderzoekers de mutatie-frequentie niet uitdrukten per 100 uitgelegde korrels in de X_2, maar per 100 X_1-plant- en per 100 X_1-pluimnakomelingschappen. Tengevolge hiervan kunnen er volgens GAUL eventueel drie oorzaken genoemd worden, welke verantwoordelijk kunnen zijn voor de afwijking van het lineair verband in de betreffende hogere doseringstrajecten. Zoals nader in hoofdstuk IV-3-3 uiteengezet zal



GRAFIEK 10. Holland-series 3 en 4.
Verband tussen chlorophylmutatie-frequentie (per 100 X_1-plantnakomelingschappen) en dosis.
Relationship between chlorophyllmutation-frequency (per 100 X_1-plant pedigrees) and dose.

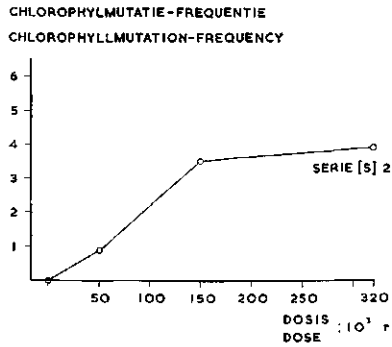
worden, is in het onderhavige onderzoek slechts één van deze drie oorzaken van wezenlijk belang, namelijk deze, dat men een aantal gemuteerde X_1-pluimen niet als zodanig vermag te onderkennen in de categorie pluimen, welke een zo lage fertiliteit bezitten, dat het aantal korrels per pluim zeer gering is. We vinden dan ook voor de series 3 en 4 van Holland een afwijking van het lineair verband tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie (uitgedrukt per 100 X_1-pluim- en per 100 X_1-plantnakomelingschappen) bij de hogere doses. Pas bij deze hogere doses is het percentage X_1-pluimen met bovenbedoelde lage fertiliteit zodanig toegenomen dat het onderschatten van het aantal gemuteerde X_1-pluimen in deze lage fertiliteitsklasse merkbaar wordt.

Bezien we thans het verband tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie voor de serie 2 van Nickerie. Drukken we de chlorophylmutatie-frequentie uit per 100 korrels uitgelegd in de X_2-generatie, dan zien we dat het verband lineair van karakter is tot de dosis 150.000 r, daarboven is dit niet meer het geval (grafiek 11). Dit is niet in overeenstemming met hetgeen gevonden werd ten aanzien van het karakter van dit verband voor de series 3 en 4 van Holland. Voor deze series was het verband tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie lineair over het gehele doseringstraject. Wat kan de reden van dit verschil zijn tussen enerzijds de serie 2 en anderzijds de series 3 en 4. Hoogstwaarschijnlijk is de chlorophylmutatie-frequentie voor de dosis 320.000 r te laag uitgevallen als gevolg van het feit, dat ongeveer een derde van het X_2-zaadmateriaal van deze dosis tijdens de kieming te lijden heeft gehad van droogte (tengevolge van het tijdelijk lek raken van 2 plantbakken). De hierdoor veroorzaakte minder goede opkomst van het zaad, moet, bij het aantal van maximaal 20 korrels, welke per X_1-pluimnakomelingschap werden uitgelegd, geleid hebben tot het vinden van een te laag aantal chlorophylmutaties. Echter, niettegenstaande bovengenoemde gang van zaken geven de grafieken 12 en 13 toch principieel de juiste aard aan van het verband tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie, waar deze laatste is uitgedrukt per 100 X_1-pluim- en per 100 X_1-plantnakomelingschappen. Deze grafieken tonen aan, dat er tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie een lineair verband bestaat tot de dosis 150.000 r, daarboven is dit verband niet meer lineair van karakter. De afwijking van het lineair verband boven de dosis 150.000 r moet inderdaad voor beide uitdrukkingswijzen van de chlorophylmutatie-frequentie juist geacht worden. Immers in tabel 15 (hoofdstuk IV-3-3) wordt aangetoond, dat voor de dosis 320.000 r het aantal gemuteerde X_1-pluimen in de laagfertiele fertiliteitsklasse 0–20% wordt onderschat.

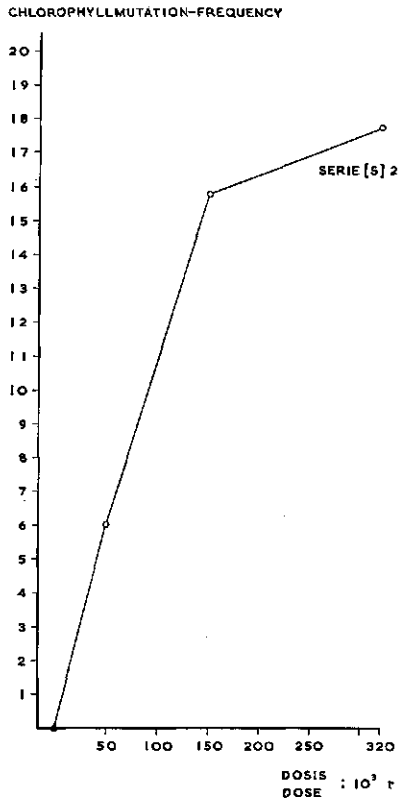


GRAFIEK 11. Nickerie-serie 2.
Verband tussen chlorophylmutatie-frequentie (per 100 korrels uitgelegd in de X_2) en dosis.
Relationship between chlorophyllmutation-frequency (per 100 kernels sown in the X_2) and dose.

GRAFIEK 12. Nickerie-serie 2.
Verband tussen chlorophylmutatie-frequentie (per 100 X_1-pluimnakomelingschappen) en dosis.
Relationship between chlorophyllmutation-frequency (per 100 X_1-head pedigrees) and dose.



De spontane chlorophylmutatie-frequentie (controle) werd voor Nickerie op nul gesteld. Dit, niettegenstaande het feit, dat een mutatie-frequentie van 0.900, 0.538 en 0.076 werd gevonden, resp. uitgedrukt per 100 X_1-plant- en per 100 X_1-pluimnakomelingschappen en per 100 korrels uitgelegd in de X_2-generatie. We mogen echter aannemen, dat het hier geen spontane mutaties betreffen, welke in het embryo werden geïnduceerd. Immers, de mutaties waren afkomstig van slechts één plant, waarvan van de in totaal zes aanwezige pluimen alle zes dezelfde phenotypische viridis chlorophylmutatie uitsplitsten. Klaarblijkelijk is deze plant oorspronkelijk voortgekomen uit een zygoot, welks heterozygotie voor de chlorophylmutatie niet ontstond door mutatie in de zygoot, maar via eicel of pollenkorrel bij de bevruchting. De kans, dat de mutatie in de zygoot spontaan geïnduceerd werd, is zo klein (geen enkele gemuteerde plant in ons onderzoek vertoonde dit verschijnsel), dat we deze mogelijkheid buiten beschouwing mogen laten.



IV-3-2. *Chlorophylmutatie-frequentie en aantal pluimen per X_1-plant.* Van Nickerie werd het aantal pluimen tijdens de oogst van alle X_1-planten opgenomen. De mutatiegraad van de X_1-planten met respectie-

GRAFIEK 13. Nickerie-serie 2.
Verband tussen chlorophylmutatie-frequentie (per 100 X_1-plantnakomelingschappen) en dosis.
Relationship between chlorophyllmutation-frequency (per 100 X_1-plant pedigrees) and dose.

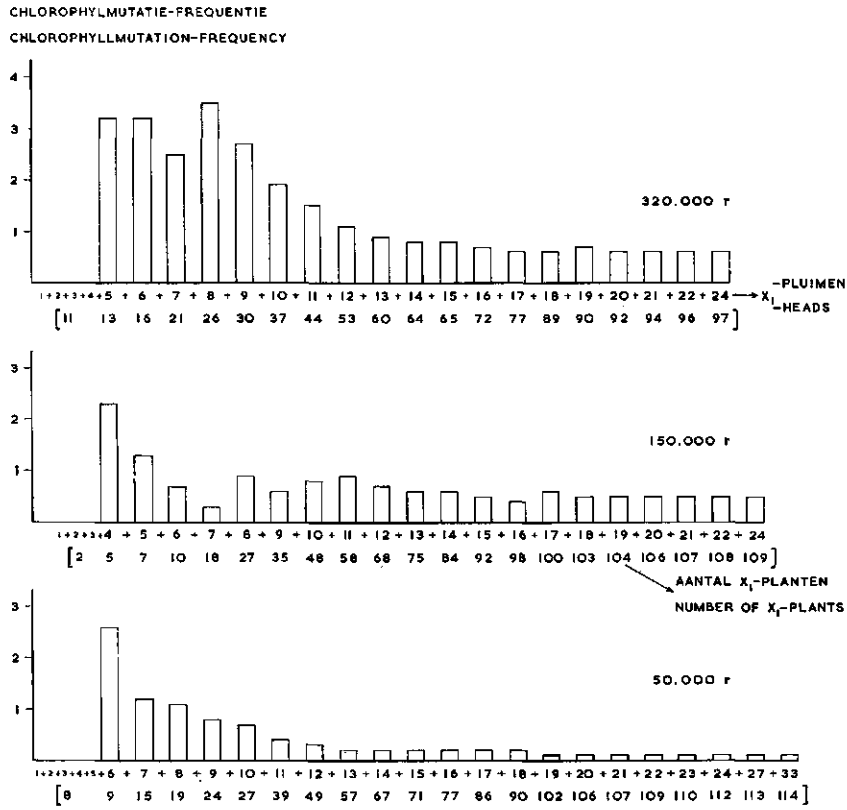


DIAGRAM 2. Nickerie-serie 2.
Chlorophylmutatie-frequentie (per 100 korrels uitgelegd in de X_2) van X_1-planten met 1, 1 + 2, 1 + 2 + 3, 1 + 2 + 3 + 4, enz., pluimen.
Chlorophyllmutation-frequency (per 100 kernels sown in the X_2) of X_1-plants with 1, 1 + 2, 1 + 2 + 3, 1 + 2 + 3 + 4, etc., heads.

velijk 1, 1 + 2, 1 + 2 + 3, 1 + 2 + 3 + 4, enz., pluimen werd bepaald per 100 korrels uitgelegd in de X_2. In blokdiagram 2 zijn deze gegevens weergegeven. De tussen haakjes geplaatste getallen onder de X-as geven het aantal X_1-planten aan, waarvan de betreffende mutatie-frequentie is bepaald.

Opvallend is, dat de mutatiegraad bij Nickerie het hoogste is bij de planten met een gering aantal pluimen. Een verklaring van dit verschijnsel is, mede met behulp van de onderzoek-resultaten van enige japanse onderzoekers bij rijst, mogelijk. Deze verklaring vindt steun in de overeenkomstige gevolgtrekkingen van GAUL (1956) naar aanleiding van de resultaten van zijn mutatie-onderzoek bij gerst.

Op grond van hun onderzoekingen bij rijst met röntgen- en neutronbestraling, alsmede met behulp van de isotoop P^{32}, kwamen NISHJMURA en KURAKAMI (1952), MATSUO *et al* (1958) en TORIYAMA en FUTSUHARA (1958) tot de conclusie, dat de hoofdstengel en de eerst gevormde primaire stengels onafhankelijk van elkaar muteren. Volgens NISHJMURA en KURAKAMI is dit het geval voor de vijf eerst gevormde primaire stengels. Bovengenoemde onderzoekers vonden eveneens,

dat de geïnduceerde mutaties in de secondaire stengels dezelfde mutaties te zien gaven als de primaire stengels waaruit ze ontstaan. TORIYAMA en FUTSUHARA stelden tevens vast, dat de frequentie van de zichtbare mutaties in de eerst gevormde primaire stengels hoger was dan in de later gevormde primaire stengels

Dit alles wijst op een zeker patroon in de reacties, welke slechts te verklaren zijn, wanneer we teruggaan tot het embryo tijdens de bestraling en de verdere ontwikkeling daarvan tot volwassen plant volgen. In het embryo van rijp zaad van rijst zijn het coleoptiel en drie bladprimordia te onderscheiden. In de oksels van deze bladprimordia, aan de jonge hoofdvegetatiekegel, zijn nog geen knoppen of weefselgroepen te onderscheiden, welke duiden op de aanleg hiervan. Uit de okselknoppen van deze en later nog aan te leggen bladprimodia van de hoofdvegetatiekegel ontstaan de primaire zijstengels. Bij voldoende uitstoeling ontstaan uit de knoppen in de bladoksels van de bladeren van de primaire stengel, secondaire stengels. Uit de okselknoppen van de bladeren van laatstgenoemde zijstengels ontstaan weer de tertiaire zijstengels, enz. Een okselknop ontstaat uit een groep meristematische cellen in het dermatogeen en peribleem van het groeipunt, ter hoogte van een nieuw gevormd bladprimordium. De ontwikkeling van de jonge secundaire, tertiaire vegetatiepunten, enz., is volkomen analoog aan die van de primaire vegetatiepunten (KUILMAN, 1940; KERLING 1950; WORMER, 1953). Evenals bij andere granen (GAUL, 1959b) is het niet onmogelijk, dat ook bij rijst (rijp embryo) reeds in het peribleem van de jonge primaire vegetatiekegel de initiaalcellen gedifferentieerd aanwezig zijn, welke tenslotte het generatieve weefsel van de hoofdpluim en de pluimen van de eerst gevormde primaire zijstengels zullen opbouwen. Door bestraling van het rijst embryo kunnen één of meer van deze initiaalcellen gemuteerd worden. Bij de vorming van het generatieve pluimweefsel bestaat dan intercellulaire concurrentie tussen gemuteerde en niet gemuteerde initiaalcellen. Als gevolg hiervan kunnen de betreffende pluimen gedeeltelijk gemuteerd zijn. Bij de vraag, welk gedeelte van de pluimen gemuteerd zal zijn, speelt, behalve het aantal gemuteerde initiaalcellen, de vitaliteit van de gemuteerde cellen een grote rol. Zoals boven reeds vermeld werd, vonden NISHJMARA en KURAKAMI, dat de vijf eerst gevormde primaire zijstengels van de plant onafhankelijk van elkaar muteren. De later gevormde primaire zijstengels doen dit niet meer. Dit impliceert, dat de initiaalcellen in het peribleem van het hoofdvegetatiepunt nog gevormd en gedifferentieerd moeten worden. Ten opzichte van de groep primaire zijstengels, welke onafhankelijk van elkaar muteren, is hierdoor voor de later aangelegde primaire zijstengels het gebied van intercellulaire concurrentie tussen gemuteerde en niet gemuteerde cellen, welke betrokken zijn bij de ontwikkeling van het generatieve pluimweefsel, sterk toegenomen. In zekere zin is het dus zo, dat de intercellulaire concurrentie des te groter zal zijn naarmate de primaire stengels later zijn aangelegd. Bedoelde intercellulaire concurrentie vindt uiteraard ook plaats bij de vorming van het generatieve weefsel van de pluimen van de secundaire, tertiare, enz., stengels. Voor deze groep stengels zal de intercellulaire concurrentie toenemen naarmate de stengels van hoger orde zijn. In het algemeen dus zal de mutatiegraad lager zijn naarmate de stengels later gevormd zijn of van hoger orde zijn.

Alhoewel uit blokdiagram 2 blijkt, dat in het algemeen de mutatie-frequentie van de X_1-planten met een gering aantal pluimen het hoogst is, zou het aanbevelenswaardig zijn nog eens in detail mutatie-proeven uit te voeren op basis van aantal pluimen per X_1-plant. Dat men hierbij de oorsprong van de zijstengels

(primaire, secondaire stengels, enz.) behoort te bepalen, spreekt nu vanzelf. In ons onderzoek werd dit niet gedaan.

IV-3-3. *Chlorophylmutatie-frequentie en fertiliteit van de X_1-pluimen.* Het verband tussen chlorophylmutatie-frequentie en fertiliteit van de X_1-pluimen is voor Nickerie (series 2) en Holland (series 3 en 4) weergegeven in tabel 13 en 14. Het betreft hier een samenvatting van alle doses van de afzonderlijke series van beide rassen.

TABEL 13. Nickerie-serie 2, Holland-series 3 en 4.
Chlorophylmutatie-frequentie (per 100 X_1-pluimnakomelingschappen) in de verschillende fertiliteitsklassen.
Chlorophyllmutation-frequency (per 100 X_1-head pedigrees) in the various classes of fertility.

Series	Fertiliteitsklassen *Classes of fertility*				
	0–20%	20–40%	40–60%	60–80%	80–100%
Serie 2					
1) Aantal X_1-pluimnakomelingschappen . . . . . *Number of X_1-head pedigrees*	153	331	820	1589	885
2) Aantal gemuteerde X_1-pluimen *Number of mutated X_1-heads*	2	11	25	39	21
3) Chlorophylmutatie-frequentie *Chlorophyllmutation-frequency*	1.307	3.323	3.048	2.455	2.384
Serie 3					
1)	333	435	503	611	901
2)	10	33	37	45	51
3)	3.003	7.586	7.355	7.364	5.660
Serie 4					
1)	427	465	476	451	449
2)	13	30	36	28	20
3)	3.044	6.451	7.563	6.208	4.454

Bezien we tabel 13, waarin de mutatie-frequentie is uitgedrukt per 100 X_1-pluimnakomelingschappen, dan blijkt, dat de mutatie-frequentie het laagste is in de fertiliteitsklassen 0–20% en 60-100% (serie 2) en 0–20% en 80–100% (series 3 en 4). Dit is principieel in overeenstemming met de onderzoek-resultaten van GUSTAFSSON (1940, 1941), FREISLEBEN en LEIN (1943), NYBOM *et al* (1953) en MACKEY (1951, 1954). Deze onderzoekers vonden zowel een afname van de chlorophylmutatie-frequentie (per 100 X_1-pluimnakomelingschappen) in de sterk steriele als in de hoogfertiele fertiliteitsklassen. Wanneer we in ons onderzoek de chlorophylmutatie-frequentie uitdrukken per 100 korrels uitgelegd in de X_2 (tabel 14), dan zien we eveneens dat de mutatie-frequentie het laagste is in de laagfertiele en hoogfertiele fertiliteitsklassen.

De afname van de mutatie-frequentie in de hoogfertiele fertiliteitsklassen is te verklaren door het mechanisme van intercellulaire concurrentie (zie hoofdstuk IV-3-2). Het resultaat van deze intercellulaire concurrentie zal zich juist en alleen manifesteren in de hoogfertiele fertiliteitsklassen en uiteraard leiden

TABEL 14. Nickerie-serie 2, Holland-series 3 en 4.
Chlorophylmutatie-frequentie (per 100 korrels uitgelegd in de X_2-generatie) in de verschillende fertiliteitsklassen.
Chlorophyllmutation-frequency (per 100 grains sown in the X_2-generation) in the various classes of fertility.

Series	Fertiliteitsklassen *Classes of fertility*					
	0–20%	20–30%	30–40%	40–60%	60–80%	80–100%
Serie 2						
1) Aantal korrels uitgelegd in de X_2 . . . . . *Number of grains sown in the X_2*	1.234	1.532	3.545	15.587	31.588	17.697
2) Aantal gemuteerde X_2-planten *Number of mutated X_2-plants*	4	7	23	63	86	64
3) Chlorophylmutatie-frequentie *Chlorophyllmutation-frequency*	0.324	0.456	0.648	0.404	0.272	0.361
Serie 3						
1)	4.827	4.989	8.266	21.779	32.053	49.571
2)	24	26	64	120	180	224
3)	0.497	0.521	0.774	0.550	0.561	0.452
Serie 4						
1)	3.981	5.584	7.318	21.149	23.759	25.508
2)	20	56	36	104	113	59
3)	0.502	1.002	0.491	0.491	0.479	0.231

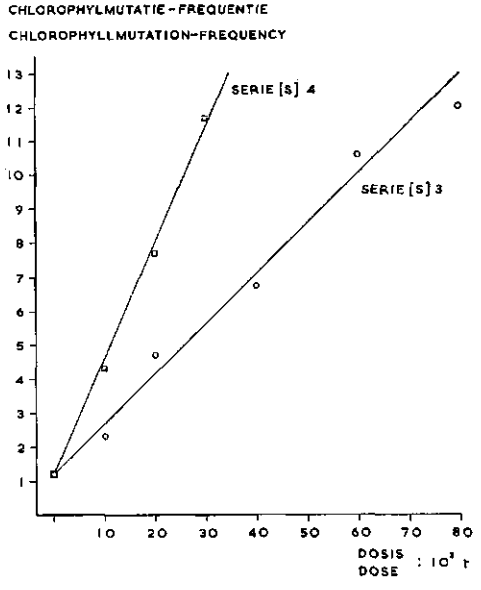
tot een verlaging van de chlorophylmutatie-frequentie in deze klassen. Bovengenoemde aanname verklaart niet alleen de afname van de mutatie-frequentie, wanneer deze wordt uitgedrukt per 100 X_1-pluimnakomelingschappen, maar verklaart ook de afname, wanneer de mutatie-frequentie wordt uitgedrukt per 100 korrels uitgelegd in de X_2-generatie. Dat de intercellulaire concurrentie in ons onderzoek van belang is, blijkt uit het gemiddeld aantal pluimen per X_1-plant voor de verschillende doses van Nickerie (serie 2) en Holland (series 3 en 4), welk aantal resp. varieerde van 13.7–11.8, 9.7–7.5 en 10.1–7.0.

De afname van de mutatie-frequentie in de laagfertiele fertiliteitsklasse 0–20%, wanneer de mutatie-frequentie wordt uitgedrukt per 100 X_1-pluimnakomelingschappen, is te verklaren door het feit, dat men een aantal van de gemuteerde X_1-pluimen in deze laagfertiele fertiliteitsklasse niet vermag te onderkennen. Dit blijkt duidelijk uit tabel 15, waarin voor de fertiliteitsklasse 0–20% en 20–100% de mutatie-frequentie op basis van X_1-pluimnakomelingschappen is weergegeven voor de verschillende doses van de series 2, 3 en 4. De mutatie-frequentie in de fertiliteitsklasse 0–20% is niet alleen aanmerkelijk lager dan in de fertiliteitsklasse 20–100%, maar ook is voor alle doses, ook voor de hogere doses, het verband tussen chlorophylmutatie- frequentie en dosis lineair voor de series 3 en 4 in de fertiliteitsklasse 20–100% (grafiek 14). De andere door GAUL (1959b,c) genoemde oorzaken, welke tevens aanleiding zouden kunnen zijn voor het niet meer lineair zijn van het verband tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie bij de hogere doses, hebben blijkbaar in ons onderzoek geen invloed uitgeoefend. Althans, dit is zeker het geval voor de series 3 en 4 van Holland. Volgens GAUL is voor de afwijking van het lineair verband bij veel mutatie-onderzoek met gerst mede oorzaak geweest het feit, dat in deze onderzoekingen

TABEL 15. Nickerie-serie 2, Holland-series 3 en 4.
Chlorophylmutatie-frequentie (per 100 X_1-pluimnakomelingschappen) in de fertiliteitsklassen 0–20% en 20–100%.
Chlorophyllmutation-frequency (per 100 X_1-head pedigrees) in the classes of fertility 0–20% and 20–100%.

Dosis (r) *Dose (r)*	Fertiliteitsklassen *Classes of fertility*	
	0–20%	20–100%
Serie 2		
50.000	4.76	0.86
150.000	–	3.62
320.000	1.29	4.04
Serie 3		
10.000	–	2.28
20.000	–	4.72
40.000	2.04	6.01
60.000	4.08	10.56
80.000	1.75	12.02
Serie 4		
10.000	1.96	4.34
20.000	2.22	7.66
30.000	4.08	11.72

de uitstoeling van de X_1-planten van de hogere doses aanmerkelijk groter was dan die van de lagere doses. Een gevolg van het feit, dat van de hogere doses veel meer X_1-planten op het veld stierven tengevolge van de bestraling dan van de lagere doses. De overlevende X_1-planten van de hogere doses kregen hierdoor meer ruimte ter beschikking voor uitstoeling dan de X_1-planten van de lagere doses. Ten opzichte van de lagere doses zal daarom voor de hoogfertiele X_1-pluimen van de hogere doses de chlorophylmutatie-frequentie aanmerkelijk lager zijn geweest als gevolg van de reeds eerder besproken intercellulaire concurrentie. Weliswaar bestaat er in ons onderzoek ver-



GRAFIEK 14. Holland-series 3 en 4.
Verband tussen chlorophylmutatie-frequentie (uitgedrukt per 100 X_1-pluimnakomelingschappen) in de fertiliteitsklasse 20–100%.
Relationship between chlorophyllmutation-frequency (expressed per 100 X_1-head pedigrees) in the class of fertility 20–100%.

schil in uitstoeling tussen de doses, maar deze verschillen zijn blijkbaar niet zo extreem geweest als bij bedoelde onderzoekingen met gerst, dat ze invloed hebben kunnen uitoefenen in bovenbedoelde zin. Dat is ook wel begrijpelijk, wanneer we ons realiseren, dat in ons onderzoek vrijwel alle X_1-planten, welke na 6–8 weken op het veld werden overgeplant, als zaaddragende planten geoogst konden worden (hoofdstuk IV-2-1).

Een mogelijk andere oorzaak, welke door GAUL voor gerst geopperd wordt, is het vermoeden, dat bij de hogere doses meer van de reeds in het embryo van het zaad gedifferentieerde initiaalcellen (welke het generatieve weefsel van de pluimen zullen vormen) gedood worden. Enerzijds zou hierdoor de gemuteerde generatieve sector van de hoofdpluim en de pluimen van de eerst gevormde primaire stengels bij de hogere doses groter zijn dan bij de lagere doses, anderzijds echter zou dit leiden tot een vermindering van de chlorophylmutatie-frequentie bij de hogere doses als gevolg van het feit, dat de waarschijnlijkheid vermindert, dat een X_1-pluim een mutatie bevat. In ons onderzoek bestaat hiervoor geen aanwijzing.

De afname van de mutatie-frequentie in de laagfertiele fertiliteitsklasse 0–20 %, wanneer de mutatie-frequentie wordt uitgedrukt per 100 korrels uitgelegd in de X_2, schijnt verrassend. Echter, juist in de laagfertiele fertiliteitsklassen is de kans groter, dat een factormutatie tegelijkertijd met een structurele chromosoommutatie wordt geëlimineerd.

GAUL (1958) vond, dat de chlorophylmutatie-frequentie (uitgedrukt per 100 korrels uitgelegd in de X_2) onafhankelijk is van de fertiliteit van de X_1-pluimen, indien hij series analyseerde, welke een gering aantal pluimen per X_1-plant bezaten en aldus de eerder genoemde intercellulaire concurrentie tot een minimum was beperkt. In ons onderzoek met Nickerie (serie 2) bleek, dat de chlorophylmutatie-frequentie van de X_1-planten met minder dan resp. 9, 8, 7 en 6 pluimen per plant in de fertiliteitsklasse 80–100 % niet minder was dan de overeenkomstige chlorophylmutatie-frequentie (uitgedrukt per 100 korrels uitgelegd in de X_2-generatie) in de klasse 0–80 % (zie tabel 16).

TABEL 16. Nickerie-serie 2.
Chlorophylmutatie-frequentie (uitgedrukt per 100 korrels uitgelegd in de X_2) van de X_1-planten met minder dan resp. 9, 8, 7 en 6 pluimen per plant in de fertiliteitsklassen 0–80% en 80–100%.
Chlorophyllmutation-frequency (expressed per 100 grains sown in the X_2) of the X_1-plants with less than resp. 9, 8, 7 and 6 heads per plant in the classes of fertility 0–80% and 80–100%.

Aantal pluimen per X_1-plant *Number of heads per X_1-plant*	Fertiliteitsklassen: *Classes of fertility:*	
	0–80%	80–100%
< 9	1.70	2.21
< 8	1.81	2.27
< 7	1.46	2.04
< 6	1.46	1.57

IV-3-4. *Het chimaere-karakter van de gemuteerde X_1-planten en X_1-pluimen.* Vergelijken we de chlorophylmutatie-frequentie, uitgedrukt per 100 X_1-planten per 100 X_1-pluimnakomelingschappen, met elkaar en nemen we in aanmerking, dat het gemiddelde aantal pluimen per X_1-plant van de afzonderlijke

doses van de series 2, 3 en 4 resp. variëert van 13.7–11.8, van 9.7–7.5 en van 10.1–7.0, dan wijst het verschil tussen beide op het chimaere-karakter van de gemuteerde X_1-planten. Zoals blijkt uit tabel 17 kan de gemuteerde sector van een X_1-plant meerdere pluimen omvatten. Uit tabel 17 lezen we, dat het percentage gemuteerde X_1-planten, waarvan twee of meer pluimen een overeenkomstige chlorophylmutatie bevatten, voor de series 2,3 en 4 gemiddeld resp. bedraagt 7.18%, 9.90% en 8.09%. Tussen de doses van de afzonderlijke series blijken er belangrijke verschillen te bestaan. Naarmate de dosering hoger wordt neemt het percentage toe, echter, bij de hoogste dosis van de series 2,3 en 4 neemt het percentage weer af. Dit moet in ons onderzoek een gevolg zijn van het onderschatten van het aantal gemuteerde pluimen in de laagfertiele fertiliteitsklasse 0–20% (hoofdstuk IV–3–3).

TABEL 17. Nickerie-serie 2, Holland-series 3 en 4.
Gegevens betreffende gemuteerde X_1-planten, waarvan twee of meer pluimen een zelfde type chlorophylmutatie uitsplitsten.
Data concerning mutated X_1-plants of which two or more heads segregated the same type of chlorophyllmutation.

I: aantal X_1-planten, waarvan twee of meer pluimen (zie onderverdeling 2, 3, 4, ... 8) een zelfde type chlorophylmutatie uitsplitsten *(number of X_1-plants of which two or more heads (see subdivision 2, 3, 4, ... 8) segregated the same type of chlorophyllmutation)*

II en III: percentage X_1-planten, waarvan 2–8 pluimen een zelfde type chlorophylmutatie uitsplitsten, resp. per dosis en voor alle doses tezamen van de afzonderlijke series *(percentage of X_1-plants of which 2–8 heads segregated the same type of chlorophyllmutation, resp. per dose and per series)*

Dosis (r) *Dose (r)*	I							II	III
	2	3	4	5	6	7	8		
Serie 2									
50.000	1	1		1				2.63	7.18
150.000	8	1			1		1	10.09	
320.000	4	3		1	1	1	1	9.17	
Serie 3									
10.000	2			1				3.61	9.90
20.000	4	3	1					9.52	
40.000	6	1	1		1			9.47	
60.000	5	4		3	3			19.23	
80.000				1		1	1	9.37	
Serie 4									
10.000	10	2	1		1			7.90	8.09
20.000	8	1	1				1	8.94	
30.000			1	1				6.52	

Chlorophylmutaties zijn recessief en splitsen gewoonlijk monofactorieel uit. Men zou dan ook verwachten, dat in de X_2-generatie 25% chlorophylmutaties zouden uitsplitsen. Echter, in het algemeen werd in het mutatie-onderzoek bij granen in de X_2-generatie een tekort aan chlorophylmutaties gevonden: zo ook in het onderhavige onderzoek bij rijst. Hiervoor is het chimaere-karakter van de gemuteerde X_1-pluimen en het verlies van chlorophylmutaties tengevolge van eliminatie van gameten en zygoten, voornamelijk verantwoordelijk. Tabel 18

illustreert dit tekort aan chlorophylmutaties in ons onderzoek duidelijk. Behoudens in de fertiliteitsklasse 0–20% (serie 4) blijven de percentages chlorophylmutaties, uitgedrukt ten opzichte van het totaal aantal uitgelegde korrels van de gemuteerde pluimen in de betreffende fertiliteitsklassen, beneden het te verwachten percentage van 25%. Tabel 18 geeft voor de series van Nickerie (serie 2) en Holland (series 3 en 4) het uitsplitsingspercentage van de chlorophylmutaties in de aangegeven fertiliteitsklassen. Voor de fertiliteitsklasse 80–100% geeft de tabel tevens dit uitsplitsingspercentage voor de afzonderlijke doses van de series.

TABEL 18. Nickerie-serie 2, Holland-series 3 en 4.
I. Uitsplitsingspercentages van de chlorophylmutaties in de verschillende fertiliteitsklassen.
Segregation percentages of the chlorophyllmutations in the various classes of fertility.
II. Gemiddeld percentage gemuteerd generatief weefsel van de gemuteerde X_1-pluimen.
Average percentage of mutated generative tissue of the mutated X_1-heads.

Dosis (r) *Dose (r)*	I Fertiliteitsklassen *Classes of fertility*					II
	0–20%	20–40%	40–60%	60–80%	80–100%	
Serie 2*						
50.000					25.53	(100.—)
150.000					22.98	(100.—)
320.000					18.07	90.35
Totaal	17.39	18.86	20.72	16.99	20.57	(100.—)
Serie 3*						
10.000					14.67	73.35
20.000					10.16	50.80
40.000					16.29	81.45
60.000					11.11	55.55
80.000					13.84	69.20
Totaal	15.18	12.48	13.12	13.41	12.60	63.00
Serie 4*						
10.000					9.80	49.00
20.000					14.86	74.30
30.000						
Totaal	27.39	18.54	10.87	12.75	11.43	57.15

* Uitsplitsingspercentage van de chlorophylmutaties voor de controle van Nickerie en Holland bedroeg resp. 20,00% en 5,67%.
Segregation percentage of the chlorophyllmutations for the control of Nickerie and Holland was resp. 20,00% and 5,67%.

In de X_1-pluimen kan, behalve bovengenoemde oorzaken, nog een andere oorzaak de splitsingsverhouding van de chlorophylmutaties verstoren. De gemuteerde pluimen, namelijk die met een zeer gering aantal gezette korrels, zullen een teveel aan chlorophylmutaties te zien geven. Veronderstellen we bijvoorbeeld, dat van een gemuteerde pluim met slechts drie korrels, één korrel is gemuteerd, dan komen we reeds tot een uitsplitsingspercentage van 33.3% chlorophylmutaties. Dit percentage is aanmerkelijk hoger dan 25%. Uit tabel

18 blijkt de invloed van deze factor duidelijk in de fertiliteitsklassen 0–20% en 0–40% van resp. de series 3 en 4. In de overige fertiliteitsklassen van deze series, alsmede in de fertiliteitsklassen van de serie 2, komt deze factor niet tot uiting. Dit is gezien het gemiddelde aantal bloemen per pluim van Nickerie en Holland resp. 117 en 158, begrijpelijk. Tabel 19 geeft nog eens voor de series 3 en 4 de uitsplitsingspercentages van de chlorophylmutaties in de gemuteerde X_1-pluimen met minder dan acht korrels.

TABEL 19. Holland-series 3 en 4.
Uitsplitsingspercentage van chlorophylmutaties in de gemuteerde X_1-pluimen met minder dan acht korrels.
Percentage of segregating chlorophyllmutations in the mutated X_1-heads with less than eight grains.

Dosis (r) *Dose (r)*	Uitsplitsingspercentage *Percentage of segregation*
Serie 3	
10.000	–
20.000	–
40.000	21.43
60.000	47.05
80.000	25.00
Serie 4	
10.000	20.13
20.000	38.23
30.000	37.50

MOH en SMITH (1951) onderzochten bij gerst (en ten dele bij tarwe) 650 heterozygote X_2- en 5653 hetorozygote X_3-plantnakomelingschappen, resp. met 397 en 581 onafhankelijk van elkaar ontstane chlorophylmutaties. Zij vonden in dit materiaal, dat gemiddeld 20% chlorophylmutaties uitsplitsten. Een tekort dus nog van 5%. Daar bij het tot standkomen van dit uitsplitsingspercentage het chimaere-karakter van de X_1-pluimen geen rol speelde, is dit tekort te wijten aan eliminatie van gameten en zygoten. Nemen we aan, dat de, door MOH en SMITH gevonden gemiddelde waarde van 20% uitsplitsende chlorophylmutaties in de X_3- en X_4-generaties, ook geldt voor rijst, dan zal, wanneer in ons onderzoek het percentage uitsplitsende chlorophylmutaties van de gemuteerde X_1-pluimen met een fertiliteit van 80–100% kleiner is dan de door MOH en SMITH gevonden waarde van 20%, dit verschil alleen veroorzaakt kunnen zijn door het chimaere-karakter van de gemuteerde X_1-pluimen. Het percentage gemuteerd generatief weefsel van de gemuteerde X_1-pluimen volgt dan uit de formule:

$$\frac{\text{uitsplitsingspercentage chorophylmutaties (klasse 80–100\%)}}{20} \times 100.$$

Tabel 18 geeft voor de fertiliteitsklasse 80–100% het gemiddeld percentage gemuteerd generatief weefsel van de gemuteerde X_1-pluimen. Voor alle doses tezamen van de serie 3 en 4 blijkt, dat resp. 63.00% en 57.15% van het generatief weefsel is gemuteerd. Voor de serie 2 is het gemiddeld percentage hoger en wel 100%. Bezien we het percentage gemuteerd generatief weefsel voor de afzonderlijke doses (tabel 18), dan blijkt, dat bij Holland 49–81% van het genera-

tieve weefsel van de gemuteerde X_1-pluimen is gemuteerd. Bij Nickerie is 90–100% gemuteerd. Dat bij Nickerie (50.000 r en 150.000 r) de percentages uitsplitsende chlorophylmutaties hoger liggen dan 20% is, bij de toch altijd nog bescheiden omvang van het onderzochte materiaal, op statistische gronden te verklaren.

IV-3-5. *Aard van de chlorophylmutaties.* Tabel 20 geeft een indeling van de gemuteerde X_1-pluimen naar het type van de uitsplitsende chlorophylmutatie en de fertiliteitsklasse. Toetsen we de gemiddelde fertiliteit van de verschillende

TABEL 20. Nickerie-serie 2, Holland-series 3 en 4.
Aantal gemuteerde X_1-pluimen onderverdeeld naar type chlorophylmutatie en fertiliteitsklasse.
Number of mutated X_1-heads subdivided according to type of chlorophyllmutation and class of fertility.

Type mutatie *Type of mutation*	Fertiliteitsklassen *Classes of fertility*					Totaal aantal *Total number*
	0–20 %	20–40 %	40–60 %	60–80 %	80–100 %	
Nickerie-serie 2: 50.000, 150.000, 320.000 r.						
Albina	2	8	13	17	13	53
Viridis	–	1	5	16	7	29
Xantha	–	–	–	2	1	3
Striata	–	–	6	4	–	10
Overige *(others)*	–	2	1	–	–	3
Holland-serie 3: 10.000, 20.000, 40.000, 60.000, 80.000 r.						
Albina	3	16	19	18	22	78
Viridis	6	9	8	21	13	57
Xantha	–	–	2	3	9	14
Striata	1	4	4	2	3	14
Overige *(others)*	–	4	4	1	4	13
Holland-serie 4: 10.000, 20.000, 30.000 r.						
Albina	5	21	17	11	14	68
Viridis	6	5	9	14	3	37
Xantha	1	–	3	–	1	5
Striata	1	–	6	2	2	11
Overige *(others)*	–	4	1	1	–	6

Alle chlorophylmutaties vergeleken:
All chlorophyllmutations compared:
Serie 2 $s^2 = 402.2$ $\chi^2 = 10.91^+$, $0.05 > P > 0.025$
Serie 3 $s^2 = 621.4$ $\chi^2 = 10.23^+$, $0.05 > P > 0.025$
Serie 4 $s^2 = 600.0$ $\chi^2 = 1.98$, $0.80 > P > 0.70$
Albina en viridis mutaties vergeleken:
Albina and viridis mutations compared:
Serie 2 $\chi^2 = 3.23$, $0.10 > P > 0.05$
Serie 3 $\chi^2 = 0.08$, $0.80 > P > 0.70$
Serie 4 $\chi^2 = 0.02$, $0.90 > P > 0.80$

$$\chi^2 = \frac{\Sigma n_i (x_i - \bar{x})^2}{\sigma^2}$$

typen chlorophylmutaties in de verschillende fertiliteitsklassen op hun gelijk zijn, dan blijkt het volgende.

1) De distributie van alle typen chlorophylmutaties voor de series 2 en 3 is afhankelijk (zwak significant) van de fertiliteit van de gemuteerde X_1-pluimen. Daarentegen is de distributie van alle typen chlorophylmutaties voor de serie 4 niet merkbaar afhankelijk van de fertiliteit van de X_1-pluimen.

2) Voor alle series (2, 3 en 4) is de distributie van de albina en viridis typen niet merkbaar afhankelijk van de fertiliteit van de gemuteerde X_1-pluimen.

MUNTZING (1942), FREISLEBEN en LEIN (1943), MACKEY (1951) en GAUL (1958) vonden eveneens in hun onderzoek bij gerst, dat de verschillende chlorophylmutaties een, van de fertiliteit onafhankelijke verdeling over de fertiliteitsklassen vertoonden. GUSTAFSSON (1940) echter meende, dat de viridis mutaties vooral gevonden werden in de nakomelingschap van sterk steriele X_1-pluimen, terwijl de xantha mutaties meer aangetroffen werden in de nakomelingschap van zwak steriele X_1- pluimen. GUSTAFSSON (1946, 1947) bevestigde dit nog eens voor de xantha mutaties. YAMAGUCHI (1957) vond bij rijst, dat het aantal viridis mutaties groter was in de nakomelingschap van X_1-pluimen met een fertiliteit van 0–80% dan met een fertiliteit van 80–100%.

Dat in ons onderzoek de distributie van de viridis en albina typen niet merkbaar afhankelijk is van de fertiliteit van de gemuteerde X_1-pluimen, wijst erop, dat deze mutaties niet specifiek gecorreleerd zijn met structurele chromosoommutaties. Zou dit wel het geval zijn geweest, dan hadden we in de laagfertiele klassen een toename van deze mutaties mogen verwachten.

Voor alle typen chlorophylmutaties is de distributie voor de series 2 en 3 afhankelijk van de fertiliteit van de gemuteerde X_1-pluimen. Deze afhankelijkheid is echter zwak significant. Wanneer we bovendien in aanmerking nemen, dat niet alle gemuteerde X_1-pluimen onafhankelijk van elkaar gemuteerd zijn, maar soms tot dezelfde gemuteerde sector in een X_1-plant behoord hebben, is het niet onwaarschijnlijk, dat in feite, ook voor de series 2 en 3, de distributie van alle typen chlorophylmutaties onafhankelijk is van de fertiliteit van de gemuteerde X_1-pluimen. Wat betreft serie 3 is dit temeer waarschijnlijk, daar voor deze serie een lineair verband gevonden werd tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie (uitgedrukt per 100 korrels uitgelegd in de X_2), hetgeen er op wijst, dat voor het tot standkomen van deze mutaties slechts één ionisatie noodzakelijk is geweest. Waren meerdere ionisaties verantwoordelijk geweest voor het tot standkomen van de chlorophylmutaties, dan zouden we geen lineair verband tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie hebben gevonden (LEA, 1956).

IV-4. OBSERVATIE VAN MUTATIES IN HET VELD IN DE X_2- EN VOLGENDE GENERATIES

IV-4-1. *Beschouwingen vooraf.* Evenals dit in soortgelijke onderzoekingen het geval was (SCHOLZ, 1957), bleek, dat vele X_2-mutanten in dit onderzoek voor meer dan één kenmerk waren gemuteerd. Bovendien bleken vele X_2-mutanten, ook die X_2-mutanten welke voor één kenmerk gemuteerd waren, in de X_2- en X_3-plantnakomelingschappen nog voor andere eigenschappen mutaties op te leveren. De X_2- en volgende plantnakomelingschappen splitsten vaak uit voor verschillende combinaties van een aantal gemuteerde eigenschappen. De vraag in hoeverre voor deze combinaties pleiotropie, dan wel enige, tezelfder-

tijd gemuteerde genen in het genencomplex (al dan niet gekoppeld) verantwoordelijk zijn, kan niet beantwoord worden. De mutanten werden niet genetisch onderzocht. In de meeste gevallen zou het ook niet mogelijk geweest zijn om bij benadering een genetisch inzicht te verkrijgen door een nakomelingschap van een X_2-mutant in de X_3-, eventueel X_4- en X_5-generatie te analyseren. Ten eerste was daarvoor het aantal planten per nakomelingschap te klein. Ten tweede werden vrijwel nooit van alle, al of niet gemuteerde planten van een nakomelingschap, weer een plantnakomelingschap opgezet. Hierbij komt nog, dat van vele X_2-mutanten slechts een X_2- nakomelingschap werd verbouwd, omdat zij vanuit het oogpunt van veredeling te weinig interessant waren om tot de verbouw van een X_3- en X_4-nakomelingschap over te gaan. Ten derde moet rekening gehouden worden met de mogelijkheid van kruisbestuiving. Vooral de niet fertiele pluimen lopen de kans hieraan onderhevig te zijn geweest. Wegens gebrek aan terrein werden zowel de X_1-pluim- of X_1-plantnakomelingschappen, alsmede de X_2- en volgende plantnakomelingschappen van elk van de rassen Nickerie en Holland op dezelfde rijen afstand van elkaar geplant als de rijen binnen de nakomelingschappen (30 cm). Maar ook in de X_1-generatie heeft kruisbestuiving tussen de planten kunnen plaatsvinden. De X_1-planten van de verschillende doses van een ras stonden in een plantverband van 30 × 30 cm. De pluimen werden niet beschermd tegen contaminatie met stuifmeel van de andere X_1-planten. Wel werd er zorg voor gedragen, dat tussen de planten van beide onderzochte rassen geen kruisbestuiving kon voorkomen. Hiertoe werd het materiaal van de rassen op van elkaar voldoend geïsoleerde velden geplant of werden de plantdata zodanig gekozen, dat de bloei niet samenviel. Dit geldt eveneens voor het plantenmateriaal van andere rassen dan Nickerie en Holland.

Zoveel mogelijk werd bij de bestudering van de mutaties gestreefd naar een indeling volgens die gemuteerde eigenschappen, welke zonder twijfel van belang geacht konden worden voor de veredeling (b.v. korrelgrootte, vroege bloei, enz.). Het komt nogal eens voor, dat onder een bepaalde eigenschap, ook andere gemuteerde eigenschappen worden genoemd, welke van belang zijn voor de selectie en veredeling. Eensdeels, omdat deze mutaties tevens samengingen met het betreffende hoofdkenmerk van de mutant, anderzijds, omdat deze mutaties eerst in de nakomelingschap van de betreffende mutanten uitsplitsten.

Overigens is het wel zeker, dat behalve de genoemde mutaties, andere mutaties zijn geïnduceerd. Deze mutaties werden niet gevonden, eensdeels, omdat ze niet gezocht werden (b.v. mutaties van de bloemdelen), anderzijds, omdat ze zich aan het oog onttrokken of slechts via uitgebreide metingen enz. zouden kunnen worden aangetoond. Daarvoor kon een landbouwkundig gericht onderzoek als dit te weinig in detail treden.

Vele van de door RAMIAH (1953) opgesomde spontane en door bestraling geïnduceerde mutaties bij rijst werden aangetroffen. Tevens werden mutaties gevonden, welke door RAMIAH niet worden genoemd. Hiertoe behoren ondermeer vrijwel alle mutaties, welke van belang zijn voor de veredeling, zoals grote (forse) korrel, vroegheid, onbehaarde korrelkafjes, stijf-stro, ziekteresistentie. Deze categorie mutaties werden echter wel genoemd in onderzoek van recenter datum door BEACHELL (1957), OU en LIN (1958), WEN-TSAI CHANG (1959), CHANG (1959) en LIN en LIN (1959), HU *et al* (1960). Mutaties als in het onderhavige onderzoek werden gevonden, werden eveneens bij mutatie-onderzoek met andere granen aangetroffen.

Tenslotte mag worden opgemerkt, dat geen van de hieronder te bespreken

mutaties van resp. Holland en Nickerie werden aangetroffen in het betreffende controle plantenmateriaal in de X_1- en volgende generaties.

IV-4-2. *Mutaties van Holland.* In tabel 21 is een overzicht gegeven van de aantallen pluimnakomelingschappen in de X_2-generatie en plantnakomelinschappen in de X_3- en X_4-generatie, waarin de hieronder te bespreken mutaties werden waargenomen.

TABEL 21. Holland-series 3 en 4.
Aantal pluimnakomelingschappen in de X_2-generatie en aantal plantnakomelingschappen in de X_3- en X_4-generatie ter observatie van mutaties op het veld.
Number of head pedigrees in the X_2-generation and number of plant pedigrees in the X_3- and X_4-generation for observing mutations on the field.

Dosis (r) *Dose (r)*	Generatie *(Generation)*		
	X_2	X_3	X_4
Serie 3			
Controle	178	217	135
10.000	169		
20.000	177		
40.000	231		
50.000	141		
60.000	195		
70.000	153		
80.000	73		
		468	122
Serie 4			
10.000	371		
15.000	242		
20.000	309		
25.000	136		
30.000	145		
35.000	7		

Mutatiegroep: korrelgrootte (waaronder ook enige stevige- en onbehaarde mutanten). De in de X_2-generatie gevonden mutanten voor korrelgrootte kunnen als volgt ingedeeld worden.

1) Grootkorrelige mutanten, waarbij eveneens andere eigenschappen verandering hadden ondergaan. Hiervan uitgesloten worden de grootkorrelige mutanten, die ook voor groeiduur gemuteerd waren. Deze mutanten zullen onder „vroege bloei" worden behandeld.
2) Grootkorrelige mutanten zonder meer.
3) Kleinkorrelige mutanten, waarvan andere eigenschappen eveneens verandering hadden ondergaan. Hiervan uitgesloten worden de kleinkorrelige mutanten, die ook voor groeiduur gemuteerd waren. Deze mutanten zullen onder „vroege bloei" worden behandeld.
4) Kleinkorrelige mutanten zonder meer.

1) Grootkorrelige mutaten, waarvan eveneens andere eigenschappen verandering hadden ondergaan. Behalve voor korrelgrootte bleken deze mutanten tevens voor één of meer van de volgende eigenschappen gemuteerd te zijn: hoogte (kleiner, resp. $\frac{1}{2} \times$ normaal, $\frac{3}{4} \times$ normaal), stengelvoet (compacter), stand van de stengels (iets gespreid), bladschijfbreedte

(smaller), bladschijfkleur (donkergroen, blauwgroen), stengeldikte (dunner), fertiliteit (semi-fertiel, meer of minder steriel), korrelvorm (slanker en veelal langer, eventueel gekromd, evenals de lemma, breder, plat), benaalding (zwak), pluimlengte (korter), pluimschakeling (minder dicht). Van 18 van deze mutanten werd een X_2-plantnakomelingschap verbouwd. Behalve, dat in de nakomelingschappen de betreffende X_2-mutaties weer optraden (waaronder grootkorreligheid), werd bovendien het voor het eerst optreden van de volgende veranderde eigenschappen waargenomen: hoogte (kleiner $\frac{1}{2} - \frac{3}{4} \times$ normaal), uitstoeling (zeer slecht, zeer goed), stengelvoet (losser), plantstevigheid (slapper), bladschijfbreedte (breder), bladschijfkleur (lichtgroen), bladschijfrand (naar binnen omgevouwen), pluimschakeling (dichter). Tevens werden de volgende veranderde eigenschappen in onderstaande X_2-plantnakomelingschappen waargenomen:

a) X_2-plantnakomelingschap, waarvan uit een totaal van 18 planten 16 planten stijf-stro bezaten. Van deze planten was de hoogte normaal, de stengelvoeten waren enigszins los, de stand van de stengels iets gespreid. De bladschijfkleur van deze planten was donkergroen, de korrels waren aanzienlijk breder, en groter dan normaal. De pluimlengte was korter, de pluimschakeling dichter. Alle planten van de nakomelingschap waren fertiel.

b) X_2-plantnakomelingschap, bestaande uit 2 planten waarvan de bladschijf en de korrelkafjes onbehaard waren. De stengelvoet van deze plant was compacter, de hoogte $\frac{3}{4} \times$ normaal. Beide planten hadden een aanzienlijk grote en forse korrel en waren fertiel.

c) X_2-plantnakomelingschap met in totaal 17 planten, waarvan bij één plant de bladschijf en korrelkafjes onbehaard waren. De bladschijf van deze plant was smal, overigens was de habitus normaal. De korrels waren zwak benaald en iets groter dan normaal.

2) Grootkorrelige mutaten zonder meer. Deze mutanten waren in de X_2-generatie slechts merkbaar gemuteerd voor korrelgrootte en eventueel voor fertiliteit (semi-fertiel en meer of minder steriel). Van 6 van deze mutanten werd een X_2-plantnakomelingschap verbouwd. Slechts 2 van deze plantnakomelingschappen bleken alléén voor korrelgrootte gemuteerd te zijn, van de overige 4 nakomelingschappen hadden tevens de volgende eigenschappen verandering ondergaan: hoogte (kleiner, resp. $\frac{3}{4} \times$ normaal, $1 - \frac{3}{4} \times$ normaal), stengelvoet (compacter, losser), plantstevigheid (slapper), stand van de stengels (iets gespreid), uitstoeling (slecht, zeer goed), bladschijfbreedte (smaller, breder), bladschijfkleur (lichtgroen), bladschijfstand (gespreid en tophelft hangend), stengeldikte (dunner), benaalding (zwak), korrelvorm (slanker en veelal langer).

3) Kleinkorrelige mutaten waarvan eveneens andere eigenschappen veranderingen hadden ondergaan. Behalve voor grootte van de korrel bleken deze mutanten tevens voor enige van de volgende eigenschappen gemuteerd te zijn: hoogte (kleiner, resp. $\frac{1}{2} \times$ normaal, $\frac{1}{2} - \frac{3}{4} \times$ normaal), stengelvoet (compacter), uitstoeling (zeer slecht, zeer goed), groeiduur (vroegafstervend, slechts een enkele pluim werd gevormd en rijpte af), bladschijfbreedte (smaller), stengeldikte (dunner), fertiliteit (semi-fertiel, meer of minder steriel), korrelvorm (slanker en veelal langer, eventueel gekromd, evenals de lemma en de palea al of niet volledig ontwikkeld), benaalding (zwak), pluimlengte (korter), pluimschakeling (minder dicht). Van 8 van deze mutanten werd een X_2-plantnakomelingschap verbouwd. Bovengenoemde gemuteerde eigen-

schappen werden weer aangetroffen in de X_2-plantnakomelingschappen, echter, met uitzondering van de volgende eigenschappen: vroeg afstervende planten, slanke en lange korrels, welke enigszins gekromd waren, evenals de lemma en de palea al of niet volledig ontwikkeld, zwakke benaalding en ijle pluimschakeling. Bovendien werden de volgende veranderde eigenschappen voor het eerst waargenomen: hoogte (kleiner, $1 - \frac{3}{4} \times$ normaal), stengelvoet (losser), stand van de stengels (iets gespreid), bladschijfkleur (donkergroen), bladschijfrand (naar binnen gevouwen), bladschijftoppen (verwelken, alvorens de plant afrijpt).

4) Kleinkorrelige mutanten zonder meer. Deze mutanten waren in de X_2-generatie slechts zichtbaar gemuteerd voor korrelgrootte en eventueel voor fertiliteit (semi-fertiel, meer of minder steriel). Van 4 van deze mutanten werd een X_2-plantnakomelingschap verbouwd. Twee hiervan waren alleen voor kleinkorreligheid gemuteerd, overigens kwamen de planten in habitus overeen met het moederras. In de andere 2 plantnakomelingschappen traden bovendien voor het eerst de volgende veranderde eigenschappen op: hoogte (kleiner, resp. $\frac{1}{2} - \frac{3}{4} \times$ normaal, $\frac{3}{4} \times$ normaal), stengelvoet (compacter), stand van de stengels (iets gespreid), uitstoeling (zeer goed).

Mutatiegroep: vroege bloei (waaronder ook enige grootkorrelige-, onbehaarde- en stijf-stro mutanten). In de X_2-generatie werden vroeg bloeiende planten opgemerkt. De planten konden in twee groepen worden ingedeeld, nl. groep I, waarvan de bloei aanving in de periode 21 september tot 1 oktober 1957; groep II, waarvan de bloei aanving in de periode 1 oktober tot 15 oktober. De niet vroeg bloeiende planten (ook de planten van de 178 controle pluimnakomelingschappen) vingen met de bloei eerst aan na 22 oktober. Omstreeks 14 november stonden deze planten in volle bloei.

Van een aantal van de vroeg bloeiende planten werd een X_2-plantnakomelingschap verbouwd. De nakomelingschap van 31 vroeg bloeiende planten uit groep I en 55 vroeg bloeiende planten uit groep II werd in de X_3-generatie geobserveerd. De resultaten wat betreft vroege bloei in de X_3-generatie zijn in tabel 22 vermeld. Van de 217 controle lijnen in de X_3-generatie, ving de bloei van 2 planten uit 2 lijnen, met in totaal 36 planten, aan op 11 mei 1958. Uit 2 andere lijnen, met eveneens in totaal 36 planten, ving de bloei van 10 planten aan op 21 mei. De overige controle lijnen vingen eerst aan te bloeien op 5 juni en waren omstreeks 17 juni in volle bloei.

TABEL 22. Holland-series 3 en 4.
Vroege bloei. Aantal X_2-plantnakomelingschappen, waarvan de vroegst bloeiende planten met de bloei aanvingen in één der ondervermelde perioden.
Early flowering. Number of X_2-plant pedigrees of which the earliest flowering plants started to flower in one of the under-mentioned periods

Groep *(group)* I – X_2			*Groep (group)* II – X_2		
11/4–19/4	19/4–11/5	11/5–21/5	11/4–19/4	19/4–11/5	11/5–21/5 1958
14	17	–	2	41	12

Uit de bloei van de controle planten in de X_3-generatie blijkt, dat we binnen het ras Holland met een spreiding van de bloei van meer dan een maand moeten rekening houden. Deze spreiding moet ook in rekening gebracht worden bij het

beoordelen van de vroeg bloeiende mutanten, dus eveneens bij de interpretatie van de gegevens van tabel 22. Weliswaar wijzen de gegevens van tabel 22 op het bestaan van vroeg bloeiende mutanten, echter, ten aanzien van de mogelijk verschillende typen vroege bloeiers bestaat geen aanwijzing. Teneinde na te gaan, of er werkelijk van vroege bloei sprake was, werden alsnog 28 plantnakomelingschappen verbouwd van vroeg bloeiende X_3-mutanten, welke met de bloei waren aangevangen in de perioden 11/4 - 19/4, 19/4 - 11/5, 1958. Daarnaast werd een controle opgezet. Deze bestond uit de nakomelingschap van de vroegst bloeiende controle planten in de X_3-generatie. Op 24 december 1958 werd de ontwikkeling van de 28 X_3-nakomelingschappen met die van de contiole planten vergeleken. In tabel 23 zijn de percentages planten van beide groepen, naar ontwikkelingsstadium van de planten, weergegeven.

TABEL 23. Holland-series 3 en 4.
Ontwikkelingsstadium van de planten in de plantnakomelingschappen van vroegbloeiende mutanten en controle planten uit de X_3-generatie.
Developmental stage of the plants in the plant pedigrees of early flowering mutants and plants of the control out of the X_3-generation.
I: niet in bloei *(not yet flowering)*
II: pas in bloei *(flowering started)*
III: in volle bloei *(flowering abundantly)*
IV: korrels gezet en afrijpende *(grains unripe (green) and ripening (yellow))*
V: korrels afgerijpt *(grains ripened)*
VI: totaal aantal planten *(total number of plants)*

Nakomelingschap *Pedigrees*	Percentage planten *(percentage of plants)*					VI
	I	II	III	IV	V	
Van vroege X_3-mutanten *Of early X_3-mutants*	4.64	8.33	13.33	64.81	8.89	540
Van vroegste controle planten (X_3) *Of earliest control plants (X_3)*	45.27	38.85	15.54	0.34	–	449

Alhoewel het dus zeer wel mogelijk is, gezien de spreiding van de bloei over tenminste een maand, dat een aantal vroegbloeiende planten in de X_2 geen vroege mutanten zijn geweest, wijst tabel 22 en vooral tabel 23 op het bestaan van vroege mutanten.

De vroeg bloeiende planten in de X_2-generatie kunnen naar korrelgrootte als volgt ingedeeld worden.

1) korrels van normale grootte;
2) korrels groter dan normaal;
3) korrels kleiner dan normaal.

1) Korrels van normale grootte. De vroeg bloeiende planten met een normale korrelgrootte weken in de X_2-generatie, uitgezonderd eventueel voor hoogte (klein, $\frac{3}{4} \times$ normaal) en fertiliteit (semi-fertiel, meer of minder steriel), niet van het moederras af. Van 4 van deze mutanten werd een X_2-plantnakomelingschap verbouwd. Van deze X_2-nakomelingschappen bezaten alle planten een normale korrelgrootte. In de nakomelingschappen werden, behalve vroege bloei,

nog de volgende veranderde eigenschappen voor het eerst waargenomen: hoogte (kleiner, resp. $\frac{1}{2}$ – $\frac{3}{4}$ × normaal, 1 – $\frac{3}{4}$ × normaal), stengelvoet (compacter, losser), stand van de stengels (iets gespreid), bladschijfkleur (lichtgroen, donkergroen), bladschijfbreedte (smaller, breder), benaalding (zwak), pluimlengte (korter en pluimschakeling dichter).

2) Korrels groter dan normaal. De vroeg bloeiende planten, waarvan de korrels groter waren dan normaal. Deze groep mutanten kan nog onderverdeeld worden in *a*) mutanten, die, behalve voor korrelgrootte, vroegheid en eventueel hoogte en fertiliteit, ook voor andere kenmerken gemuteerd waren, *b*) mutanten die alleen voor korrelgrootte, vroegheid en eventueel hoogte en fertiliteit gemuteerd waren.

a) Behalve voor korrelgrootte, vroegheid en eventueel hoogte (kleiner, resp. $\frac{1}{2}$ – $\frac{3}{4}$ × normaal, $\frac{3}{4}$ × normaal) en fertiliteit (semi-fertiel, meer of minder steriel) bleken deze mutanten bovendien gemuteerd te zijn voor één of enige van de volgende eigenschappen: stengelvoet (compacter), bladschijfbreedte (smaller), beharing bladschijf en korrelkafjes (onbehaard). Van 6 van deze mutanten werd een plantnakomelingschap verbouwd. Behalve, dat in de X_2-plantnakomelingschappen bovengenoemde gemuteerde eigenschappen optraden, werd bovendien voor het eerst optreden van de volgende veranderde eigenschappen waargenomen: stand van de stengels (iets gespreid), bladschijfbreedte (breder), bladschijfkleur (lichtgroen, donkergroen), benaalding (zwak). Interessant voor de selectie en veredeling is wellicht de X_2-mutant, die gemuteerd was voor beharing van de bladschijf en korrelkafjes. Alle planten van de X_2-plantnakomelingschap waren phenotypisch gelijk aan elkaar. De hoogte was $\frac{1}{2}$ – $\frac{3}{4}$ × normaal, de stengelvoet compacter. De planten hadden aanzienlijk groere korrels, waarvan de kafjes onbehaard waren. Dit laatste was ook het geval voor de bladschijf. Alle planten waren fertiel.

b) Van 68 mutanten, welke alleen voor korrelgrootte, vroegheid en eventueel hoogte (kleiner, resp. $\frac{1}{2}$ × normaal, $\frac{1}{2}$ – $\frac{3}{4}$ × normaal, 1 – $\frac{3}{4}$ × normaal) en fertiliteit (semifertiel, min of meer steriel) gemuteerd waren, werd een nakomelingschap verbouwd. Behalve, dat in de X_2-plantnakomelingschappen bovengenoemde gemuteerde eigenschappen optraden, werd bovendien voor het eerst het optreden van de volgende veranderde eigenschappen waargenomen: stengelvoet (compacter, losser), stand van de stengels (iets gespreid), bladschijfbreedte (smaller, breder), bladschijfkleur (lichtgroen, donkergroen, blauwgroen), bladschijfrand (meer of minder naar binnen gevouwen), bladschijfstand (bovenste helft sterk gebogen hangend), bladschijf (stug en dik), stengeldikte (dunner), korrelvorm (slank en veelal langer, eventueel gekromd, evenals de lemma en de palea al of niet volledig ontwikkeld, plat, breder), benaalding (zwak), pluimlengte (korter, langer), pluimschakeling (minder dicht, dichter), aanvang bloei (later).

Uit de nakomelingschap van de 68 X_2-mutanten werden 30 grootkorrelige, fertiele mutanten gekozen. Van deze mutanten en van 49 controle planten werden de honderd-korrelgewichten in 3–4 herhalingen bepaald (zie tabel 24). Voor de controle planten bedroeg het gemiddelde honderd-korrelgewicht 2,5 gram; het maximum en minimum honderd-korrelgewicht was resp. 2.9 en 1.9 gram.

3) Korrels kleiner dan normaal De vroeg bloeiende planten, waarvan de korrel kleiner was dan normaal hadden alle losse stengelvoeten. Van 8 van deze mutanten werd een plantnakomelingschap verbouwd. Deze plantnakome-

TABEL 24. Holland-series 3 en 4.
Honderd-korrelgewicht (in grammen) van X_3-mutanten.
Weight of hundred grains (in grams) of X_3-mutants.

Mutanten *Mutants*	Herhalingen *(Replicates)*			
	1	2	3	4
1	3.7	3.3	3.4	3.4
2	3.4	3.2	3.3	3.3
3	3.3	3.4	3.4	3.4
4	3.7	3.7	3.6	3.6
5	3.4	3.5	3.5	–
6	3.3	3.3	3.2	3.3
7	3.3	3.4	3.3	3.4
8	3.7	3.7	3.5	3.4
9	3.7	3.7	3.6	3.6
10	3.7	3.7	3.8	3.7
11	3.7	3.7	3.8	–
12	3.3	3.4	3.3	3.4
13	3.3	3.3	3.4	3.3
14	3.5	3.5	3.5	3.4
15	3.6	3.7	3.7	3.6
16	3.3	3.4	3.2	3.2
17	3.4	3.4	3.4	3.4
18	3.3	3.3	3.4	3.3
19	3.2	3.2	3.2	3.3
20	3.3	3.3	3.2	3.2
21	3.2	3.2	3.3	3.3
22	3.5	3.4	3.4	3.5
23	3.3	3.4	3.3	3.4
24	3.5	3.5	3.5	3.4
25	3.4	3.4	3.3	3.4
26	3.6	3.6	3.5	3.5
27	3.5	3.5	3.5	3.5
28	3.4	3.5	3.5	3.5
29	3.5	3.7	3.7	3.6
30	3.4	3.6	3.4	3.4
Controle	2.9 (max.) tot 1.9 (min.); zie bijlage 1 *(see appendix 1)*.			

lingschappen waren voor kleinkorreligheid en losse stengelvoeten gemuteerd, tevens hadden de volgende eigenschappen verandering ondergaan: hoogte (kleiner, $\frac{3}{4}$ × normaal, iets hoger), stengelvoet (compacter), stand van de stengels (iets gespreid), bladschijfbreedte (smaller, breder), bladschijfkleur (lichtgroen, donkergroen), bladschijfrand (naar binnen gevouwen), fertiliteit (semifertiel, meer of minder steriel), benaalding (zwak).

Mutatiegroep: planthoogte. In de X_2-generatie kwamen veel mutanten voor, die, behalve voor planthoogte (kleiner dan normaal), ook voor andere eigenschappen gemuteerd waren. Eveneens splitsten in de X_2- en X_3-nakomelingschappen van X_2-mutanten, welke een normale hoogte hadden, één of enige planten uit waarvan de hoogte kleiner was dan normaal. Echter, in de X_2-generatie kwamen ook mutanten voor, die allen voor planthoogte gemuteerd waren. Van 4 van deze mutanten werd een plantnakomelingschap verbouwd. Deze nakomelingschappen bleken slechts voor planthoogte gemuteerd te zijn ($\frac{3}{4}$ × normaal), uitgezonderd één nakomelingschap, welke tevens voor bladkleur uit-

splitste (donkergroen en normaal groen). Tenslotte kwamen in de X_2-generatie dwergplanten voor, waarvan sommige voor de bloei stierven.

Overigens werden in de X_2-generatie en in de X_2-plantnakomelingschappen van enige mutanten nog de volgende veranderde eigenschappen aangetroffen.

1) In de X_2-generatie kwamen enige planten voor, die reeds in het vegetatieve stadium afstierven. Deze planten waren alle gekenmerkt door zeer smalle bladschijven en dunne stengels. De hoogte was kleiner dan normaal ($\frac{1}{2} - \frac{3}{4} \times$ normaal, $\frac{3}{4} \times$ normaal). De uitstoeling varieerde van slecht tot goed.

2) In de X_2-generatie werden enige planten aangetroffen, waarvan de stengels volledig over de grond lagen (ageotropisme).

3) Eén mutant werd in de X_2-generatie aangetroffen, waarvan bij de afgerijpte plant de kleur van de korrelkafjes, alsmede van het stro, typisch geelbruin waren. De X_2-nakomelingschap bestond uit 12 planten, die allen dat kenmerk vertoonden. Alle planten waren fertiel.

4) In de nakomelingschappen van 2 X_2-mutanten trad een verwelking op van de bladtoppen over een zone van 15 – 20 cm, alvorens de korrels afgerijpt waren. Beide, X_2-mutanten en X_2-plantnakomelingschappen, waren gemuteerd voor smalle bladschijf en dunne stengel. Van één der mutanten was de stengelvoet bovendien los gebouwd.

5) In de X_2-generatie werden mutanten aangetroffen (eveneens in de betreffende plantnakomelingschappen hiervan), welke gemuteerd waren voor twee of meer van de volgende eigenschappen: hoogte (kleiner, iets hoger), stengelvoet (losser, compacter), stand van de stengels (iets gespreid), uitstoeling (slecht, zeer goed), kleur bladschijf (lichtgroen, donkergroen, blauwgroen), bladschijfbreedte (smaller, breder), bladschijfrand (meer of minder naar binnen omgevouwen), stengeldikte (dunner, vaak gecombineerd met smalle bladschijf), korrelvorm (slanker en langer, eventueel gekromd, evenals de lemma en de palea al of niet volledig ontwikkeld, plat, breder), benaalding (zwak, sterk), fertiliteit (semi-fertiel, meer of minder steriel), pluimschakeling (minder dicht), pluimlengte (korter), bloei (later).

Tenslotte werden in de X_3-generatie mutanten geselecteerd, welke van belang waren voor de selectionist. Van deze mutanten werd een plantnakomelingschap verbouwd om het gedrag ervan nog eens na te gaan. Tot de mutanten behoorden onbehaarde mutanten (korrelkafjes en bladschijf), alsmede stijf-stro-, vroege-, grootkorrelige- en vroege grootkorrelige mutanten. Tevens werden in de X_3-generatie 40 planten geselecteerd, welke steviger waren dan de planten van het moederras en niet legerden. Deze planten waren kleiner dan normaal, de stengelvoeten waren normaal gebouwd of compacter, terwijl de stengeldikte normaal was of dunner. Zes planten hadden een normale korrelgrootte, de overige hadden allen korrels, welke groter waren dan normaal. Van de 40 plantnakomelingschappen waren in 16 plantnakomelingschappen alle planten steviger dan het moederras; 14 plantnakomelingschappen splitsten uit voor planten, welke steviger waren en planten, welke legerden. Van de overige 10 plantnakomelingschappen waren alle planten slap en legerden. Of het steviger zijn van de planten een gevolg was van stijf-stro dan wel alleen van een veranderde habitus, was in de meeste gevallen moeilijk uit te maken. De stevige planten hadden allen een hoogte, welke kleiner was dan normaal ($\frac{1}{2} - \frac{3}{4} \times$), terwijl in de meeste gevallen de stengels van de planten dunner waren en de stengelvoeten compacter.

Slechts van 3 plantnakomelingschappen bleken de planten uitgesproken stijf-stro mutanten te zijn. De planten van één van deze nakomelingschappen vielen op door hun uitzonderlijke grote uitstoeling. De hoogte van de stijf-stro mutanten varieerden van $\frac{1}{2} - \frac{3}{4} \times$ normaal. De stengelvoet van de mutanten was compact als van Holland of compacter, terwijl de stand van de stengels iets gespreid was. De stengeldikte was normaal of dunner. Zowel van de stevige mutanten, als van de stijf-stro mutanten was de groei even krachtig als van het moederras. De korrelgrootte in de plantnakomelingschappen kwam overeen met de grootte van de korrels van de betreffende X_3-mutant waarvan ze afstamden.

In de plantnakomelingschappen van bovengenoemde categorieën X_3-mutanten werden zeer mooie mutanten aangetroffen met een habitus als van Holland of een verbeterde habitus (b.v. kleiner en compacter). Niet alle plantnakomelingschappen waren reeds homogeen, maar splitsten ondermeer nog uit voor verschillende habitus-typen.

IV-4-3. *Mutaties van Nickerie.* In tabel 25 is een overzicht gegeven van de aantallen plantnakomelingschappen in de X_2-, X_3-, X_4 en X_5 generatie, waarin de hieronder te noemen mutaties werden waargenomen.

TABEL 25. Nickerie-serie 2.
Aantal plantnakomelingschappen in de X_2-, X_3,-, X_4- en X_5-generatie ter observatie van mutaties op het veld.
Number of plant pedigrees in the X_2-, X_3-, X_4- and X_5-generation for observing mutations on the field.

Dosis (r) *Dose (r)*	Generatie *(Generation)*			
	X_2	X_3	X_4	X_5
Serie 2				
Controle	227	215	215	209
25.000	261	378	376	81
50.000	242			
150.000	212			
320.000	179			

Mutatiegroep: resistentie tegen *Cercospora* (waaronder ook enige onbehaarde mutanten). De mutanten, welke resistentie tegen *Cercospora* vertoonden, kwamen voort uit een groep chlorophylmutanten, die gekarakteriseerd waren door een lichter groene kleur. De resistente mutanten werden voor het eerste in de X_3-generatie aangetroffen. Behalve voor kleur en eventueel resistentie tegen *Cercospora* waren de chlorophylmutanten tevens gemuteerd voor één of meer van de volgende eigenschappen: hoogte (groter, tot $1\frac{1}{4} \times$ normaal), stengelvoet (minder compact tot losgebouwd), stand van de stengels (iets gespreid), bladschijfbreedte (breder), stengeldikte (dikker), korrelvorm (slanker en soms langer, eventueel gekromd, evenals de lemma, breder), korrelgrootte (groter en forser, kleiner), pluimlengte (korter en pluimschakeling dichter, langer). De mutanten met een dikkere stengel en losgebouwde stengelvoet legerden. Slechts één mutant werd aangetroffen, waarvan de hoogte kleiner was dan normaal ($\frac{3}{4} \times$). Van deze mutant waren de stengels bovendien dunner en de korrels langer en slanker. In 5 X_2-plantnakomelingschappen werden nagenoeg 13 mutanten aangetroffen, waarvan zowel de bladschijf als de kafjes van de korrels onbehaard waren. Daarnaast werden in twee van deze nakomelingschappen enige planten

aangetroffen, welke weliswaar behaard waren, echter, in mindere mate dan het moederras. Van de 13 gladde mutanten bezaten 4 mutanten een normale groene kleur, terwijl de habitus vrijwel gelijk was aan het moederras. Eén dezer mutanten had een korrel, welke langer en slanker, tevens iets gekromd was. De hoogte van deze mutant was iets groter dan normaal. De overige 9 mutanten waren lichtgroen van kleur. Van deze mutanten hadden 6 mutanten een habitus, welke vrij aardig met die van Nickerie overeenkwam, al was bij 3 van hen de hoogte iets groter dan normaal. Van laatstgenoemden waren de korrels tevens iets langer en slanker. Drie mutanten weken in habitus van Nickerie af. De stengelvoet van deze mutanten was minder compact, de stand van de stengels iets gespreid. De hoogte van 2 van deze mutanten was groter dan normaal.

Mutatiegroep: korrelgrootte (waaronder ook enige stijf-stro mutanten). In de X_2-generatie werden mutanten aangetroffen, waarvan de korrel groter dan wel kleiner was dan normaal. Van 29 mutanten was de korrel groter dan normaal, van 30 mutanten kleiner dan normaal. Van de 29 mutanten, met een korrel groter dan normaal bleken 24 mutanten tevens voor één of enige van de volgende eigenschappen gemuteerd te zijn: hoogte (kleiner, resp. $\frac{1}{2} - \frac{3}{4} \times$ normaal, $\frac{3}{4} \times$ normaal; hoger, tot $1\frac{1}{3} \times$ normaal), kleur bladschijf (lichtgroen, grijsgroen), stengeldikte (dunner), fertiliteit (semi-fertiel, meer of minder steriel), korrelvorm (slanker en soms langer, eventueel gekromd, evenals de lemma en de palea al of niet volledig ontwikkeld), pluimlengte (langer, pluimschakeling (minder dicht). Van de 30 mutanten, met een korrel welke kleiner was dan normaal, bleken 27 mutanten tevens voor één of enige van de volgende eigenschappen gemuteerd te zijn: hoogte (kleiner, resp. $\frac{1}{2} \times$ normaal, $\frac{1}{2} - \frac{3}{4} \times$ normaal), kleur bladschijf (lichtgroen), stengeldikte (dunner), korrelvorm (breder, slanker en soms gekromd, evenals de lemma), pluimlengte (korter). Twee kleinkorrelige mutanten met een habitus, welke overeenkwamen met die van het moederras, uitgezonderd, dat van één van hen de hoogte kleiner was dan normaal ($\frac{3}{4} \times$), bleken stijver stro te bezitten dan het moederras. Deze eigenschap werd bevestigd gevonden in de X_2-nakomelingschap. Van alle genoemde groot- en kleinkorrelige mutanten werd een X_2-plantnakomelingschap verbouwd. Voor alle X_2-mutanten werd de groot-, resp. kleinkorreligheid in de X_2-nakomelingschappen bevestigd gevonden. In de X_2-nakomelingschappen van de groot-, resp. kleinkorrelige mutanten, welke in de X_2-generatie tevens voor andere eigenschappen gemuteerd waren, traden deze eigenschappen weer op. De X_2-mutanten, welke alleen voor groot-, resp. kleinkorreligheid gemuteerd waren, bleken in de X_2-nakomelingschap eveneens alleen voor deze eigenschap gemuteerd te zijn.

In tabel 26 zijn de honderd-korrelgewichten van 22 grootkorrelige, fertiele X_4-mutanten en 82 controle planten in 3–4 herhalingen, vermeld. De mutanten werden in de X_4-generatie geselecteerd uit X_3-plantnakomelingschappen van grootkorrelige X_2-mutanten. Verscheidene van de grootkorrelige mutanten hadden een habitus, welke geheel of vrijwel geheel met de habitus van Nickerie overeenkwamen. Voor de controle planten bedroeg het gemiddelde honderd-korrelgewicht 2.9 gram; het maximum en minimum honderd-korrelgewicht was resp. 3.2 en 2.5 gram.

Mutatiegroep: planthoogte (waaronder ook enige stijf-stro mutanten). In de X_2-generatie kwamen veel mutanten voor, welke, behalve voor planthoogte (kleiner en groter dan normaal), ook voor andere eigenschappen gemuteerd

TABEL 26. Nickerie-serie 2.
Honderd-korrelgewicht (in grammen) van X_4-mutanten.
Weight of hundred grains (in grams) of X_4-mutants.

Mutanten *Mutants*	Herhalingen *(Replicates)*			
	1	2	3	4
1	3.8	3.7	3.5	3.7
2	3.4	3.4	3.4	3.4
3	3.8	3.9	3.7	–
4	3.6	3.6	3.7	3.6
5	3.5	3.5	3.4	–
6	4.0	3.9	4.0	3.9
7	3.6	3.6	3.5	3.6
8	3.6	3.5	3.4	3.4
9	3.9	3.9	3.8	3.8
10	3.4	3.4	3.4	3.4
11	3.4	3.4	3.4	3.3
12	3.3	3.4	3.4	3.4
13	3.3	3.5	3.4	3.4
14	3.8	4.0	3.8	–
15	3.5	3.3	3.5	–
16	3.4	3.4	3.7	3.5
17	3.7	3.7	3.7	–
18	3.9	3.8	3.9	3.9
19	3.6	3.6	3.8	3.6
20	4.0	3.9	4.0	–
21	3.5	3.5	3.7	3.7
22	3.5	3.5	3.6	3.5
Controle	3.2 (max.) tot 2.5 (min); zie bijlage 2 *(see appendix 2)*			

waren. Eveneens splitsten in de X_2-en volgende plantnakomelingschappen van X_2-mutanten, welke een normale hoogte hadden, één of meer planten uit, waarvan de hoogte kleiner of groter was dan normaal. In de X_2-generatie kwamen echter ook mutanten voor, welke slechts voor planthoogte (kleiner en groter dan normaal) gemuteerd waren. Slechts van de groep X_2-mutanten, welke alleen voor een hoogte, welke kleiner was dan normaal, gemuteerd was, werd van 2 mutanten een nakomelingschap verbouwd. Één plantnakomelingschap bleek alleen voor planthoogte ($\frac{3}{4}$ × normaal) gemuteerd te zijn, de andere plantnakomelingschap bleek tevens voor korrelgrootte (kleiner dan normaal) uit te splitsen.

Behalve de reeds onder de mutatiegroep „korrelgrootte" genoemde kleinkorrelige mutanten met stijver stro dan het moederras, werden nog 2 mutanten aangetroffen in de X_2, waarbij het stro stijver was. Deze mutanten hadden allen een hoogte, welke kleiner was dan normaal, terwijl van beide de stengels dunner waren. Van één van deze mutanten was de kleur van de bladschijf blauwgroen, terwijl de bladschijfranden naar binnen waren omgevouwen. Genoemde eigenschappen werden in de X_2-plantnakomelingschappen allen weer waargenomen.

Overigens werden in de X_2-generatie nog de volgende veranderde eigenschappen aangetroffen.

1) In de X_2-generatie werd een zeer sterk uitstoelende plant aangetroffen, welke tenslotte 3 maanden na de betreffende controle planten, aanving te

bloeien. De bloei strekte zich over een lange periode uit. Twee maanden na de aanvang van de bloei werden nog steeds nieuwe pluimen gevormd. De pluimen waren zeer steriel.

2) Evenals bij Holland werden waarschijnlijk vroegbloeiende mutanten aangetroffen. Daar echter de vroegheid veel minder sterk geprononceerd was dan bij Holland, was het in verband met de spreiding van de bloei over ongeveer 3–4 weken, moeilijk zekerheid te verkrijgen.

3) In de X_2-generatie werden mutanten aangetroffen (eveneens in de X_2-plantnakomelingschappen hiervan), welke voor twee of meer van de volgende eigenschappen gemuteerd waren: hoogte (kleiner, groter), stengelvoet (minder compact), stand van de stengels (iets gespreid), uitstoeling (slecht), kleur bladschijf (lichtgroen, donkergroen, blauwgroen), breedte bladschijf (smaller, breder), bladschijfrand (meer of minder naar binnen omgevouwen), stengeldikte (dunner), korrelvorm (slanker en soms langer, eventueel gekromd, evenals de lemma en de palea al of niet volledig ontwikkeld, plat, breder), benaalding (zwak, sterk), fertiliteit (semi-fertiel, meer of minder steriel), pluimstand (stijf), pluimschakeling (ijl, tevens soms de pluim zeer fijn gebouwd en nogal slap), pluimlengte (langer, korter).

Tenslotte werden in de X_3-generatie en later in de X_4-generatie mutanten geselecteerd, welke van belang waren voor de selectionist. Van deze mutanten werden plantnakomelingschappen verbouwd om het gedrag ervan na te gaan. Tot de mutanten behoorden resistente mutanten tegen aantasting door *Cercospora*, alsmede onbehaarde mutanten (korrelkafjes en bladschijf) en grootkorrelige mutanten. In de X_3-generatie werden 17 lichtgroene planten, die niet of vrijwel niet door *Cercospora* waren aangetast, geselecteerd om op resistentie tegen *Cercospora* te worden onderzocht. Slechts die planten werden geselecteerd, welke in habitus zo veel mogelijk met de habitus van het moederras overeenkwamen. De 17 plantnakomelingschappen werden in de X_4-generatie op twee verschillende plaatsen in Suriname (te Paramaribo en in het district Nickerie) op resistentie onderzocht. De waarnemingen ten aanzien van *Cercospora*-aantasting bleken op beide plaatsen met elkaar in overeenstemming te zijn. Uit voortgezet onderzoek op resistentie tegen *Cercospora* in de X_5 (Paramaribo) en X_5 en X_6 (district Nickerie) bleek, dat een lichtgroene kleur van de planten niet altijd samenging met resistentie tegen *Cercospora*. Naast lichtgroene nakomelingschappen, welke homogeen resistent waren, werden homogene, niet resistente, lichtgroene nakomelingschappen verkregen. Uitgaande van de bovengenoemde 17 plantnakomelingschappen in de X_4-generatie, werden te Paramaribo 12 plantnakomelingschappen in de X_5-generatie op resistentie onderzocht. In Nickerie werden 39 plantnakomelingschappen in de X_5-generatie en 4 plantnakomelingschappen in de X_6-generatie op resistentie onderzocht. Uit dit onderzoek resulteerden resistente selecties, welke, mede vanwege habitus en opbrengst, als waardevol selectiemateriaal beschouwd kunnen worden. Uiteraard rijst de vraag in hoeverre mogelijke kruisbestuiving met een resistente ouder (b.v. Holland) verantwoordelijk is geweest voor de verkregen resistentie tegen *Cercospora* in het Nickerie-plantenmateriaal. Contaminatie met vreemd stuifmeel is niet aannemelijk gezien de volgende redenen.

1. Het Holland- en Nickerie-plantenmateriaal werd in de X_1- en volgende generaties op van elkaar voldoende geïsoleerde velden geplant of de plantdata

werden zodanig gekozen, dat gelijktijdige bloei onmogelijk was. Dit geldt eveneens voor de planten van andere rassen dan Nickerie en Holland.

2. Resistentie werd aangetroffen in de X_2-plantnakomelingschappen van planten, welke volkomen met het moederras overeenkwamen, behoudens, dat 13 X_2-planten een fertiliteit hadden, welke varieerde van semifertiel tot sterk steriel. Slechts 4 X_2-planten bezaten een normale fertiliteit.

3. Resistentie tegen *Cercospora* werd slechts in de groep lichtgroene chlorophylmutanten aangetroffen (X_3-generatie).

4. Uitgezonderd de enkele chlorophylmutanten, splitsten de 17 X_2-plantnakomelingschappen planten uit, welke volkomen met het moederras overeenkwamen.

5. De X_3-plantnakomelingschappen van resistente mutanten bleken voor het overgrote deel homogeen te zijn. Dit werd nog eens in de X_5-generatie bevestigd gevonden. Voorzover de X_3-plantnakomelingschappen niet homogeen bleken te zijn, splitsten ze habitus typen uit, welke in feite alleen door hoogteverschillen van elkaar onderscheiden konden worden.

In verband met de gevonden resistentie tegen *Cercospora* in Nickerie, is het wellicht interessant te vermelden, dat onder de X_3-plantnakomelingschappen van Holland, enige nakomelingschappen werden aangetroffen, waarvan ten dele de planten sterk door *Cercospora* waren aangetast. Deze planten waren normale Holland planten. Blijkbaar kan Holland zodanig gemuteerd worden, dat van resistentie tegen *Cercospora* geen sprake meer is.

De 13 gladde mutanten, welke in 5 X_2-plantnakomelingschappen werden aangetroffen (zie mutatiegroep „resistentie tegen *Cercospora*"), leverden in de X_4–(en X_5–) generatie mooie gladde mutanten op. Enerzijds leverden de 4 gladde, maar verder vrijwel normale mutanten (als Nickerie), 2 plantnakomelingschappen in de X_4-generatie op, waarvan de planten homogeen glad waren, terwijl ze overigens vrijwel geheel met het moederras overeenkwamen. Anderzijds leverden de overige 9 lichtgroene, gladde X_3-mutanten, 5 nakomelingschappen in de X_5-generatie op, welke homogeen glad en resistent tegen *Cercospora* waren. De habitus van de planten verschilde weinig met Nickerie, uitgezonderd, dat de hoogte van de planten bij 2 nakomelingschappen iets hoger was. Van 3 nakomelingschappen waren de korrels slanker en iets gekromd, 1 nakomelingschap splitste voor dit kenmerk uit, terwijl 1 nakomelingschap normale korrels bezat. Overigens werden in de X_4- en X_5-generatie homogene nakomelingschappen aangetroffen, waarvan de lichtgroene planten glad waren en vrijwel een habitus bezaten als van Nickerie.

De plantnakomelingschappen van de grootkorrelige X_3-mutanten bleken in de X_4- en X_5-generatie nog niet allen zuiver te zijn. Voorzover ze niet homogeen waren, splitsten verschillende ervan grootkorrelige mutanten uit met een habitus, welke of als Nickerie was, of zeer redelijk. Enkele homogene plantnakomelingschappen bestonden uit grootkorrelige Nickerie-typen.

HOOFDSTUK V

ALGEMENE BESPREKING

Wanneer we nagaan welke mutaties door röntgenbestraling in Nickerie en Holland werden geïnduceerd, dan zijn daaronder verscheidene van belang voor de

rijstselectionist. Tot deze behoren in Nickerie: resistentie tegen aantasting door *Cercospora*, hoogstwaarschijnlijk vroegheid, stijf-stro, gladde bladschijf en korrelkafjes, korrelgrootte (groter en forser, kleiner), korrelvorm (plat, slanker), pluimlengte (langer, korter met pluimschakeling dichter). Hoofdstuk IV-4-2. In Holland werden de volgende waardevolle mutaties waargenomen: vroegheid, vroegheid en grote korrel, stijf-stro, gladde bladschijf en korrelkafjes, korrelgrootte (groter en forser, kleiner), korrelvorm (plat, slanker), pluimlengte (langer, korter met pluimschakeling dichter). Speciale aandacht verdienen de mutanten, welke een hoogte hadden van $\frac{3}{4} \times$ normaal, een compacte habitus (de stengels al of niet dunner) en de korrels al of niet groter, maar overigens met het moederras overeenkwamen. Deze mutanten legerden niet en bleken even krachtig te groeien als Holland. Hoofdstuk IV-4-1.

Bovengenoemde mutaties kunnen van groot belang zijn voor de veredelaar en wel om de volgende redenen.

1) Ter verbetering van het uitgangsras door de mutanten onderling te kruisen.

2)Voor het winnen van betere rassen door kruising.

3) Als directe verbetering ten opzichte van het uitgangsras. De indruk werd verkregen, dat verschillende mutanten weleens een directe verbetering zouden kunnen betekenen tèn opzichte van het moederras. Voor Holland was dit bijvoorbeeld het geval voor mutanten in de categorie vroeg, grootkorrelig vroeg, grootkorrelig, glad, alsmede voor mutanten in de categorie met een hoogte van $\frac{3}{4} \times$ normaal en een compacte habitus. Voor Nickerie was dit het geval voor mutanten in de groep vroege-, *Cercospora*-resistente-, grootkorrelige- en gladde mutanten. Of deze mutanten inderdaad een verbetering betekenden ten opzichte van het moederras is niet met zekerheid te zeggen, daar vele van deze mutanten nog niet geheel zuiver waren en de tijd voor vergelijkende rassenproeven ontbrak.

Concluderend kunnen we zeggen, dat door röntgenbestraling inderdaad nuttige mutaties geïnduceerd kunnen worden. Echter bij een onderzoek als het onderhavige, dat toch bescheiden van opzet genoemd moet worden, zullen ongetwijfeld niet alle mogelijkheden ten aanzien van inductie van nuttige mutaties zijn gerealiseerd. Waarbij komt, dat deze proef werd opgezet onder de toch altijd nog zeer specifieke surinaamse omstandigheden van bodem en klimaat. Om aan bovengenoemde bezwaren tegemoet te komen zou een uitgebreide, uniforme proefopzet, in internationaal verband geentameerd, aanbeveling verdienen.

Gaan we de resultaten na van het onderhavige onderzoek met betrekking tot het gedrag van het bestraalde zaadmateriaal in de X_1-generatie, mede in verband met de chlorophylmutatie-frequentie in jonge X_2-planten, dan komen we tot de volgende conclusies. De chlorophylmutatie-frequentie (gebaseerd op het aantal gemuteerde planten per 100 uitgelegde korrels in de X_2-generatie) bleek in ons onderzoek het hoogste te zijn in de gemuteerde X_1-planten met een gering aantal pluimen per plant. Hoofdstuk IV-3-2. Op grond van gegevens van andere onderzoekers werd hieruit afgeleid, dat de mutatie-frequentie lager zal zijn naarmate de stengels later aangelegd zijn en de stengels van hoger orde zijn. De hoogste mutatie-frequentie zal gevonden worden in de hoofdstengel en de eerst gevormde primaire stengels, welke onafhankelijk van elkaar muteren. Door de X_1-planten zodanig dicht te planten, dat slechts de bovengenoemde stengels

tot ontwikkeling komen, mag worden verwacht, dat de veredelaar zich van de hoogst mogelijk factormutatie-frequentie verzekert.

Tevens bleek uit ons onderzoek, dat van de X_1-planten met minder dan negen pluimen per plant, de chlorophylmutatie-frequentie (gebaseerd op het aantal gemuteerde planten per 100 uitgelegde korrels in de X_2-generatie) van de pluimen in de fertiliteitsklasse 80–100% beslist niet lager was dan van de pluimen in de fertiliteitsklasse 0–80%. Hoofdstuk IV-3-3. Dit impliceert, dat de veredelaar van de hoofdstengel of van de hoofdstengel en de eerste gevormde primaire stengels, welke onafhankelijk van elkaar muteren, slechts de pluimen, welke een fertiliteit van 80 % of hoger bezitten, behoeft te oogsten. Dit is uiteraard van groot belang, immers, door slechts deze groep pluimen te selecteren elimineert de veredelaar vele ongewenste structurele chromosoommutaties.

Voor de X_1-planten met een zodanig gering aantal pluimen, dat de intercellulaire concurrentie minimaal is, is voor het bepalen van de beste dosis de grootte van de chlorophylmutatie-frequentie, het percentage pluimen in de fertiliteitsklasse 80–100% en uiteraard het percentage overlevende planten, van groot belang. De veredelaar doet er dan ook verstandig aan niet te hoge doses te gebruiken, daar anders de percentages fertiele pluimen en overlevende planten te gering worden. Onder de omstandigheden van onze proef, zonder rekening te houden met het aantal pluimen per X_1-plant, waren de beste doses voor de series 2, 3 en 4 (gebaseerd op het aantal gemuteerde pluimen per 100 X_1-pluimnakomelingschappen), resp. 150.000 r, 20.000 r en 10.000 r. Met het oog op de betekenis van het overlevingspercentage van de X_1-planten is het van belang, dat in ons onderzoek gebleken is, dat een kiemproef geen indicatie vormt voor het percentage overlevende planten voor die doses, waarbij het overlevingspercentage duidelijk lager is dan van de controle. Het bleek, dat de planten welke 27 dagen na het planten in de blikken (Nickerie) en 38 dagen na het uitzaaien in de betonnen bakken nog in leven waren, tot volledige ontwikkeling kwamen. Hoofdstuk IV-2-1.

Wanneer we tenslotte de nakomelingschap van de X_2-mutanten in de X_3- en volgende generaties analyseren, dan blijkt, dat in veel gevallen deze mutanten nog weer uitsplitsen voor andere mutaties. Niet alleen de nuttige X_2-mutanten, maar ook de X_2-mutanten, welke van weinig waarde lijken voor de selectionist, blijken nog andere, ook nuttige eigenschappen uit te splitsen. Hoofdstuk IV-4. Een verklaring, welke hoogstwaarschijnlijk voor een belangrijk deel van de X_2-mutaties opgaat, is deze, dat de betreffende X_2-mutanten gemuteerd zijn geweest voor meerdere, onafhankelijk van elkaar splitsende, recessief vererende eigenschappen, welke in heterozygote toestand aanwezig waren. Het is dan ook van belang *alle* X_2-mutaties tenminste naar de X_3-generatie over te brengen en niet alleen in de X_2-generatie, maar ook in de X_3-generatie naar nuttige mutaties te zoeken.

SAMENVATTING

Nagegaan werd of door röntgenbestraling mutaties geïnduceerd konden worden, welke van belang zijn voor de rijstselectionist. Tevens werd naar wegen gezocht waarlangs deze mutaties op zo efficiënt mogelijk wijze verkregen konden worden. Hiertoe werd zaad van twee rassen bestraald, te weten van Nickerie en Holland. Opgezet werden verschillende doses-series van verschillende spanning

van de röntgenbuis. Van belang voor dit onderzoek zijn de 50 kV-series 1 en 2 (Nickerie) en de 210 kV-series 3 en 4 (Holland). Per dosis werden ongeveer 300–400 zaden bestraald in partijen van 90–100 zaden, met uitzondering van de serie 1, waarvan per dosis 90–100 zaden bestraald werden. Het vochtgehalte van de zaden varieerde tijdens de bestraling van 14–16%. Behalve, dat voor de serie 2 en de series 3 en 4 mutaties op het veld werden waargenomen in de X_2- tot X_5-generatie (Nickerie) en de X_2- tot X_4-generatie (Holland), werd voor deze series de chlorophylmutatie-frequentie bepaald in jonge X_2-planten (2–4 bladstadium). Het onderzoek werd zodanig opgezet, dat alle onderzoek gegevens herleid konden worden tot de betreffende X_1-plant en X_1-pluim, waarvan ondermeer de fertiliteit bekend was. Hoofdstuk III.

Resultaten

Voor die doses, waarbij het overlevingspercentage duidelijk lager is dan van de controle, geven kiemproeven met bestraald zaad in ons onderzoek geen duidelijke aanwijzing voor het aantal overlevende X_1-planten (serie 2). Vier tot zes weken na de kieming, afhankelijk van de omstandigheden waaronder de zaden kiemden, kan hieromtrent een accuraat beeld gevormd worden (series 1, 2, 3 en 4). Hoofdstuk IV-2-1.

In het lagere doseringstraject neemt de gemiddelde fertiliteit van de X_1-pluimen af bij toenemende doses (series 2, 3 en 4). Dit is niet meer het geval bij de hogere doses, waar, voor de series 2 en 3 (waarschijnlijk eveneens voor de serie 4) een verzadigingseffect optreedt. Dit verzadigingsverschijnsel vindt men terug in de hogere doseringstrajecten van de curven, welke het verband tussen dosis en het percentage X_1-pluimen in de verschillende fertiliteitsklassen (0-20% tot en met 80-100%) uitdrukken. Voor de series 3 en 4 is het verband tussen dosis en gemiddelde fertiliteit van de X_1-pluimen lineair van karakter in het lagere doseringstraject. Hoofdstuk IV-2-2.

De monogeen en recessief splitsende chlorophylmutaties in jonge X_2-planten werden als test-mutaties gebruikt ter bepaling van de factormutatie-frequentie. Hoofdstuk IV-3-1. Het verband tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie is lineair van karakter over het gehele doseringstraject, wanneer de chlorophylmutatie-frequentie wordt uitgedrukt in aantal gemuteerde planten per 100 korrels uitgelegd in de X_2-generatie (series 3 en 4, waarschijnlijk eveneens voor de serie 2). Wanneer de chlorophylmutatie-frequentie wordt uitgedrukt in aantal gemuteerde X_1-pluimen en X_1-planten, resp. per 100 X_1-pluim- en per 100 X_1-plantnakomelingschappen, dan is het verband tussen dosis en chlorophylmutatie-frequentie lineair in het lagere doseringstraject. In het hogere doseringstraject is het verband niet meer lineair als gevolg van het feit, dat men een aantal gemuteerde X_1-pluimen als zodanig niet onderkent in de laagfertiele fertiliteitsklas 0–20% (series 2, 3 en 4). Hoofdstuk IV-3-1 en IV-3-3.

De chlorophylmutatie-frequentie, wanneer deze wordt uitgedrukt als het aantal gemuteerde planten per 100 korrels uitgelegd in de X_2-generatie, is het hoogst in de hoofdpluim en de pluimen van de eerst gevormde primaire zijstengels, welke onafhankelijk van elkaar muteren (serie 2). Voor de pluimen van de later aangelegde primaire zijstengels, welke niet meer onafhankelijk van elkaar muteren, is de mutatie-frequentie lager. Dit werd verklaard op grond van het mechanisme van intercellulaire concurrentie tussen gemuteerde en niet-gemuteerde cellen, welke betrokken zijn bij de ontwikkeling van het generatieve weef-

sel van de betreffende X_1-pluimen. Aangenomen werd, dat bedoelde intercellulaire concurrentie ook plaats vond bij de vorming van het generatieve weefsel van de X_1-pluimen van de secundaire, tertiaire, enz., stengels. Met dien verstande, dat de intercellulaire concurrentie toeneemt en de chlorophylmutatie-frequentie afneemt, naarmate de stengels van hoger orde zijn. In het algemeen zal de chlorophylmutatie-frequentie lager zijn naarmate de stengels later gevormd zijn en van hoger orde zijn. Hoofdstuk IV-3-2.

De chlorophylmutatie-frequentie, wanneer uitgedrukt als het aantal gemuteerde planten per 100 korrels uitgelegd in de X_2-generatie, is voor de X_1-planten met minder dan 9, 8, 7 en 6 pluimen per plant beslist niet lager in de fertiliteitsklasse 80–100% dan in de fertiliteitsklasse 0–80% (serie 2). Hoofdstuk IV-3-3.

De gemuteerde X_1-planten zijn chimaeren, zodanig zelfs, dat een gemuteerde sector van een X_1-plant twee of meer pluimen kan omvatten. Het percentage gemuteerde X_1-planten, waarvan twee of meer pluimen eenzelfde type chlorophylmutatie uitsplitsen, neemt toe met toenemende dosis tot bij de hoogste dosis dit percentage weer afneemt (series 2, 3 en 4). Dit laatste is hoogstwaarschijnlijk het gevolg van het feit, dat men een aantal gemuteerde X_1-pluimen als zodanig niet onderkent in de laagfertiele fertiliteitsklasse 0–20%. Hoofdstuk IV-3-4.

De gemuteerde X_1-pluimen zijn chimaeren. Het generatieve weefsel van de gemuteerde X_1-pluimen van Nickerie en Holland is resp. voor 90–100% en 49–81% gemuteerd. Hoofdstuk IV-3-4.

Het is niet onwaarschijnlijk, dat, behalve voor de serie 4, ook voor de series 2 en 3, alle typen chlorophylmutaties niet specifiek zijn gecorreleerd met structurele chromosoommutaties. Duidelijk is, dat de albina en viridis typen (series 2, 3 en 4) niet specifiek gecorreleerd zijn met structurele chromosoommutaties. Hoofdstuk IV-3-5.

Door röntgenbestraling werden voor de rijstselectionist nuttige mutaties geïnduceerd. Niet alleen zijn de mutaties van belang voor de verbetering van het moederras, maar ook voor de winning van betere rassen door kruising. Het is niet onmogelijk, dat verscheidene mutanten tevens een directe verbetering ten opzichte van het moederras betekenen. In het ras Nickerie werden de volgende nuttige mutaties geïnduceerd: resistentie tegen *Cercospora*, hoogstwaarschijnlijk vroegheid, stijf-stro, gladde bladschijf en korrelkafjes, korrelgrootte (groter en forser, kleiner), korrelvorm (plat, slanker), pluimlengte (langer, korter met pluimschakeling dichter). Voor Holland kunnen genoemd worden: vroegheid, vroegheid en grote korrel, stijf-stro, gladde bladschijf en korrelkafjes, korrelgrootte (groter en forser, kleiner), korrelvorm (plat, slanker), pluimlengte (langer, korter met pluimschakeling dichter). Bovendien werden niet legerende mutanten aangetroffen, waarvan de hoogte kleiner was dan normaal ($\frac{3}{4}$ ×); enkele hiervan bezaten een stengel, welke dunner was en/of een korrel, welke groter was. Deze mutanten groeiden even krachtig als het moederras. Hoofdstuk IV-4.

Niet alleen de gunstige X_2-mutanten, doch ook verschillende X_2-mutanten, welke van weinig waarde schenen voor de selectionist, bleken in de X_3-generatie ook nog gunstige mutaties uit te splitsen. Hoofdstuk IV-4.

Voor de selectionist kunnen uit de resultaten van het onderzoek de volgende praktische conclusies getrokken worden op het gebied van de methodiek.

1) Verwacht mag worden, dat het hoogst mogelijk aantal factormutaties verkregen wordt door slechts de X_1-hoofdpluim en de X_1-pluimen van enige

van de eerst gevormde primaire zijstengels te oogsten. Dit kan bereikt worden door de X_1-planten in een zodanig dicht verband te doen opgroeien, dat slechts bovengenoemde groep stengels tot ontwikkeling komen.

2) Van de onder 1 bedoelde X_1-pluimen behoeven slechts de pluimen, welke een fertiliteit van 80% of meer bezitten, geoogst te worden.

3) Hoge, doses zijn niet efficiënt, daar deze het percentage overlevende X_1-planten en het percentage fertiele X_1-pluimen (fertiliteit 80–100%) te zeer doen dalen.

4) Het verdient aanbeveling niet alleen de gunstige mutaties in de X_2-generatie te selecteren, maar ook in de plantnakomelingschappen van *alle* X_2-mutanten.

VERANTWOORDING

De schrijver is veel dank verschuldigd aan de Stichting Wosuna, welke het onderzoek geheel en het drukken van het proefschrift ten dele financierde, en aan Professor Dr. Ir. C. COOLHAAS, onder wiens leiding het onderzoek werd uitgevoerd. Tevens is hij het Bestuur van de Landbouwhogeschool dankbaar voor zijn tijdelijke aanstelling aan de Landbouwhogeschool gedurende de periode, waarin de dissertatie werd voorbereid en geschreven. Zeer veel dank is de schrijver ook verschuldigd aan Professor Dr. Ir. J. C. DORST voor zijn opbouwende kritiek en suggesties bij het uitwerken van de onderzoek-gegevens en het schrijven van het manuscript. Tenslotte wil de schrijver het Gouvernement van Suriname dankzeggen voor de medewerking, welke hij mocht ondervinden bij de uitvoering van het onderzoek in Suriname.

SUMMARY

The experiments described were undertaken to achieve the following two purposes.

1) To supply the Surinam rice breeder with material for selection work by means of X-ray induced mutations.

2) To find the most efficient ways of procuring X–ray induced mutations in rice.

The experiments were performed with two rice varieties, viz. Nickerie and Holland. Nickerie is a long grain variety with stiff straw and rather compact habit. It is susceptible to Cercospora. Holland is a medium grain variety, susceptible to lodging. Its habit is less compact than that of Nickerie, but, the stalks are not spreading. Both varieties are awnless and hairy and are commercially grown in Surinam. Samples of 300–400 seeds from both varieties were subjected to various doses of X-rays in batches of 90–100 seeds per treatment. The current of the röntgentube was either 50 kV or 210 kV. Humidity of the seeds during irradiation varied from 14-16%. Experimental data were derived from the following dose-series: 50 kV-series 1 and 2 (Nickerie), 210 kV-series 3 and 4 (Holland). For more irradiation data see tables 1, 2, 4 and 5. Chapter III-2-2.

The mutations in the field in the X_2-to X_5-generation (series 2) and the X_2 to X_4-generation (series 3 and 4) were observed. As for the series 2, maximal 12 grains (one grain per head) per X_1-plant and control plant were chosen to be

sown for observation of mutations in the field in the X_2-generation. In the case of the series 3 and 4 the pedigrees of 2–4 heads per X_1-plant and per control plant were used for this purpose. Of those 2–4 heads all grains were sown on the nursery bed, however, only 18 plants were transplanted on the field. Of all X_2-mutants of Nickorie and many X_2-mutants of Holland a plant pedigree was set up. In the X_4- and X_5-generation mainly of those mutants which seemed to be useful to the breeder, a plant pedigree was grown. The plant pedigrees of the mutants (and control) in the X_3-and following generations consisted of 18 or 54 plants.

The chlorophyllmutation-frequency for all heads of the X_1-plants and control plants of which the fertility was known, was also determined in young X_2-seedlings (series 2, 3 and 4). With the exception of the 2–4 heads per X_1-plant and per control plant (see above), the determination of the chlorophyllmutation-frequency was based on 20 grains per head in the case of the series 2 and based on 50 grains per head in the case of the series 3 and 4. For more detailed information see tables 3 and 6 (Chapter III-2-2) and tables 21 and 24 (resp. Chapter IV-4-2 and IV-4-3.)

Experimental results

A germination test with irradiated seeds does not give in our investigation an indication for the number of X_1-plants that will reach maturity (series 2). At least this is the case for the doses which percentage of survival is decidedly lower than of the control. The X_1-plants alive 4–6 weeks after germination (depending on the germination conditions) will nearly all reach maturity (series 1, 2, 3 and 4). Chapter IV-2-1.

In the lower dose region the average fertility of the X_1-heads decreases with increasing dose (series 2, 3 and 4). This is not the case with the higher doses. A saturation effect takes place (series 2, 3 and probably also series 4). This saturation effect also becomes manifest in the higher dose regions of the curves expressing the relationship between dose and the percentage of X_1-heads in the various fertility classes (series 2, 3 and probably also series 4). For the series 3 and 4 the relationship between dose and average fertility of the X_1-heads is linear in the lower dose region. Chapter IV-2-2.

The monogenic, recessive segregating chlorophyllmutations in young X_2 seedlings (2–4 leaf stage) were used as test-mutations to investigate the frequency of factormutations. Chapter IV-3-1. The relationship between dose and chlorophyllmutation-frequency, both in the lower and in the higher dose region, is of a linear character when the chlorophyllmutation-frequency is expressed as the number of mutated plants per 100 kernels sown in the X_2-generation (series 3 and 4, probably also series 2). If the chlorophyllmutation-frequency is expressed as the number of mutated X_1-heads and X_1-plants, resp. per 100 X_1-head- and per 100 X_1 plant pedigrees, then the relationship between dose and chlorophyllmutation-frequency is only linear in the lower dose region. In the higher region the relationship is not linear, due to the fact that a number of mutated X_1heads cannot be distinghuished in the tow fertility class of 0–20% (series 2, 3 and 4). Chapter IV-3-1 and IV-3-3.

Probably, the chlorophyllmutation-frequency, when expressed as the number of mutated plants per 100 kernels sown in the X_2-generation, is highest in the X_1-head of the main stalk and the X_1-heads of the first-formed primary stalks which mutate independently of each other. The chlorophyllmutation-

frequency of the later-formed primary stalks which do not mutate independently of each other, is lower. This can be explaned by the mechanism of intercellulary competition between mutated and nonmutated cells which are involved in the development of generative tissue. It is assumed that this intercellulary competition must also be in progress during the development of the generative tissue of the X_1-heads of the secondary, tertiary etc., stalks. This would mean that the intercellulary competition increases and at the same time the chlorophyllmutation-frequency decreases as the order of the stalks becomes higher. In general, the lower will be the chlorophyllmutation-frequency the later the stalks are formed and the higher their order. Chapter IV-3-2.

For the X_1-plants with less than 9,8, 7 and 6 heads per plant the chlorophyll-mutation-frequency of the heads, when expressed as the number of mutated plants per 100 kernels sown in the X_2-generation, is decidedly not lower in the fertility class of 80–100% than in the fertility class of 0–80%. Chapter IV-3-3.

The mutated X_1-plants are chimaera to such an extent that a mutated sector of a X_1-plant can comprise two or more heads. The percentage of the mutated X_1-plants of which two or more heads segregate the same type of chlorophyll-mutation increases with increasing doses; at the highest dose the percentage decreases (series 2, 3 and 4). The decrease in the percentage is probably due to the fact that a number of mutated X_1-heads cannot be distinghuished in the low fertility class of 0–20%. Chapter IV-3-4.

The mutated X_1-heads are often chimaera. The generative tissue of the mutated X_1-heads from Nickerie and Holland is mutated for resp. 90–100% and 49–81%. Chapter IV-3-4.

It is not at all improbable that, in the series 2 and 3 all types of chlorophyll-mutations are not specifically correlated with structural chromosome mutations as in the case of series 4. Anyhow, it is clear that the albina and viridis types (series 2, 3 and 4) are not specifically correlated with structural chromosome mutations. Chapter IV-3-5.

By X-irradiation useful mutations were induced, not only in order to improve the mother variety, but also to obtain new varieties. Moreover, it may be possible that several mutants will prove to be a direct improvement on the mother variety. For Nickerie the following useful mutations were induced: resistance to *Cercospora*; probably earliness; stiff straw; non-hairy leaf blade, lemma and palea; size of kernel (larger, smaller); shape of kernel (flat, slender); length of head (longer, shorter with denser panicle). For Holland the following useful mutations were induced: earliness; earliness combined with larger kernel; stiff straw; non-hairy leaf blade, lemma and palea; size of kernel (larger, smaller), shape of kernel (flat, slender), lenth of head (longer, shorter with denser panicle). In addition mutants were found that did not lodge. These mutants were smaller ($\frac{3}{4}$ of normal size), sturdier. Very often the stalks were thinner and/or the kernels larger. They were as vigorous as the mother variety Holland. Chapter IV-4-2 and IV-4-3.

Not only useful X_2-mutants but also X_2-mutants which seemed to be of little use to the breeder, segregated in the X_3-generation still other, also useful mutations. Chapter IV-4-2 and IV-4-3.

From the methodology viewpoint several conclusions can be drawn that are useful to the breeder.

1) By harvesting only the X_1-head of the main stalk and the X_1-heads of several of the first-formed primary stalks, which mutate independently of each

other, the breeder will probably get the largest possible yield of factor-mutations. For this purpose he only needs to set his X_1-plants so closely that only the above-mentioned stalks will develop.

2) From the X_1-heads mentioned under 1, only the heads with a fertility of 80–100% need to be harvested.

3) High doses are not efficient as they cause a too large decrease in the percentage of surviving X_1-plants and in the percentage of fertile heads (fertility of 80–100%).

4) Not only it is recommended to select the useful mutations in the X_2-generation but also in the plant pedigrees of *all* X_2-mutants.

LITERATUUR

1. ADAMS, J. D. *et al*, After effects of ionizing radiation in barley. I. Modification by storage of X-rayed seeds in oxygen and nitrogen. A preliminary report. Northwest Sci. **29**, 1955: 101–108.
2. ADAMS, J. D. en NILAN, R. A., After effects of ionizing radiation in barley. II. Modification by storage of X-irradiated seeds in different concentrations of oxygen. Radiation Research **8**, 1958: 111–122.
3. BACQ, Z. M. en ALEXANDER, P., Fundamentals of radiobiology. London, Butterworths Scientific Publications, 1955.
4. BEACHELL, H. M., The use of X-ray and thermal neutrons in producing mutations in rice. Int. Comm. Newsletter (F.A.O.) **6**, 1957: 18–23.
5. CALDECOTT, R. S. en SMITH, L., The influence of heat treatments on the injury and cytogenetic effects of X-rays in barley. Genetics **37**, 1952: 136–158.
6. CALDECOTT, R. S. *et al*, Cytogenetic effects of X-ray and thermal neutron irradiation on seeds of barley. Genetics **39**, 1954: 240–259.
7. CALDECOTT, R. S., Inverse relationship between water content of seeds and their sensitivity to X-rays. Science **120**, 1954: 809–810.
8. ———, Reduction in X-ray sensitivity of seeds by hydration. Nature **176**, 1955a: 306.
9. ———, Effects of ionizing radiations on seeds of barley. Radiation Research **3**, 1955b: 339–350.
10. ———, Effects of hydration on X-ray sensitivity in *Hordeum*. Radiation Research **3**, 1955c: 316–330.
11. ——— *et al*, Modification of radiation induced injury by post treatment with oxygen. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S. **43**, 1957: 975–983.
12. CHANG, H. S., The rice breeding program and its recent development in Taiwan. Int. Comm. Newsletter (F.A.O.) **8**, 1959: 1–9.
13. CHANG, W. T., Variations in quantitative characters in rice induced by X-rays. Journ. of the Agric. Assoc. of China, New Series **25**, 1959: 33–43.
14. CURTIS, H. J. *et al*, Modification of radiation damage in dormant seeds by storage. Radiation Research **8**, 1958: 526–534.
15. D'AMATO, F., Metabolism and spontaneous mutations in plants. Advances in genetics **8**, 1956: 1–28.
16. DEMEREC, M., What is a gene – Twenty years later. The American Naturalist **89**, 1955: 5–20.
17. EHRENBERG, L. *et al*, Irradiation effects, seed soaking and oxygen pressure in barley. Hereditas **39**, 1953: 493–504.
18. EHRENBERG, L. en NYBOM, N., Ion density and biological effectiveness of radiations. Acta Agric. Scand. **4**, 1954: 396–418.
19. EHRENBERG, L., The influence of post-radiation factors on effects produced in barley. Radiobiological Symposium, Proc. Liège, 1954: 285–290.
20. ———, Factors influencing radiation induced lethality, sterility, and mutations in barley. Hereditas **41**, 1955: 123–146.
21. ——— *et al*, Studies on the mutation process in plants-regularities and intentional control. Conf. on Chromosomes, Wageningen, 1956: 131–160.
22. ——— *et al*, The mutagenic effects of ionizing radiation and reactive ethylene derivatives in barley. Hereditas **45**, 1959: 351–368.

23. FREESE, E., Specific mutations of phage T4 induced by isoadenine. Proc. 10th Int. Congr. Genetics, Montreal, II, 1958.
24. FREISLEBEN, R. en LEIN, A., Vorarbeiten zur züchterischen Auswertung röntgeninduzierter Mutationen. I. Die in der Behandlungsgeneration (X_1) sichtbare Wirkung der Bestrahlung ruhender Gerstenkörner. II. Mutationen des Chlorophyllapparates als Test mutationen für die mutationsauslösende Wirkung der Bestrahlung bei Gerste. Zeitschr. f. Pflanzenz. **25**, 1943: 235–283.
25. GAUL, H., Die verschiedene Bezugssysteme der Mutationshäufigkeit bei Pflanzen angewendet auf Dosis-effectkurven. Zeitschr. f. Pflanzenz. **38**, 1957a: 63–67.
26. ———, Die Wirkung von Röntgenstrahlen in Verbindung mit CO_2, Colchicin und Hitze auf Gerste. Zeitschr. f. Pflanzenz. **38**, 1957b: 397–429.
27. ———, Über die gegenseitige Unabhängigkeit der Chromosomen und Punktmutationen. Zeitschr. f. Pflanzenz. **40**, 1958: 151–188.
28. ———, Present aspects of induced mutations in plant breeding. Euphytica **7**, 1959a: 275–289.
29. ———, Über die Chimärenbildung in Gerstenpflanzen nach Röntgenbestrahlung von Samen. Flora **147**, 1959b: 207–242.
30. ———, Critical analysis of the methods for determining the mutation frequency after seed treatment with mutagens. Lecture S.I.G.A, Congress, Forli in Italy, 1959c.
31. ——— en MITTELSTENSCHEID, L., Herstellung von Mutationen durch ionisierende Strahlen. Zeitschr. f. Pflanzenz. **43**, 1960: 404–422.
32. GELIN, O., The cytological effect of different seed treatments in X-rayed barley. Hereditas **27**, 1941: 209–219.
33. ———, Mitotische Störungsfrequenzen in röntgenbestrahlter Gerste. Agri. Hort. Genet, **11**, 1953: 66–81.
34. ———, Conditions effecting radiation induced cytological changes in barley. Agri. Hort. Genet. **24**, 1956: 137–147.
35. GILES, N. H., Mutations at specific loci in *Neurospora*. Proc. 10th Int. Congr. of Genetics, Montreal, **I**, 1958.
36. GOODGAL, S. H., Expression and segregation in *Hemophilus influenzae* transformations. Proc. 10th Int. Congr. Genetics, Montreal, **II**, 1958.
37. GUSTAFSSON, Å., The different stability of chromosomes and the nature of mitosis. Hereditas **22**, 1937: 281–335.
38. ———, Studies on the genetic basis of chlorophyll formation and the mechanism of induced mutating. Hereditas **24**, 1938: 33–93.
39. ———, The mutation system of the chlorophyll apparatus. Lunds Univ. Årsskrift N.F. Avd 2, **36**, 1940: 1–40.
40. ———, Mutation experiment in barley, Hereditas **27**, 1941: 225–242.
41. ———, Mutations in agricultural plants. Hereditas **33**, 1947: 1–100.
42. ——— en NYBOM, N., Colchicine, X-rays and the mutation process. Hereditas **35**, 1949: 280–284.
43. ——— en WETTSTEIN, D. VON, Mutationen und Mutationszüchtung. Handb. d. Pflanzenz. **I**, 1958: 612–699.
44. HALLQUIST, C., Koppelungen und synthetische letalität bei den Chlorophyllfactoren der Gerste. Hereditas **8**, 1926: 229–254.
45. HESLOT, H. en FERRARY, R., Action génétique comparée des radiations et de quelques mutagènes sur l'orge. Ann. de l'Inst. Nat. Agronom., Paris **44**, 1958: 2–20.
46. HESLOT, H., Induction des mutations chez les plantes cultivées. Recherches effectuées par les agronomes français. Genetica Agraria **12**, 1959.
47. HOFFMANN, W., Gerste. Systematik und Genetik. Handb. d. Pflanzenz. **II**, Berlin, Paul Parey, 1940.
48. HOLLAENDER, A., Radiation biology. Vol. 1 en 2. New York, Mc-Graw-Hill Book Co, 1954.
49. HU, C. H. *et al*, The utilisation of X-ray radiation for rice improvement. Symposium on the effects of ionizing radiation of seeds and their significance for crop improvement, Karlsruhe, 1960.
50. KANNA, B., Chlorophyll deficient rice seedlings induced by X-rays. Journal of the College of Agriculture Tokyo Imperial University **13**, 1935: 363–371.
51. KERLING, L. C. P., Developmental processes of the rice plant in relation to photoperiodism. Proceedings Kon. Nederlandse Akademie van Wetenschappen, **53**, 1950.
52. KÖLMARK, G., Patterns of interaction between X-rays and chemicals as studied by reverse mutation rates in *Neurospora*. Radiation Research **9**, 1958: 140.

53. KONZAK, C. F., Differential sensitivity of soaked barley seeds to X-rays and therma l neutrons. Radiation Research **1**, 1954: 220.
54. ———, Radiation sensitivity of dormant and germinating barley seeds. Science 222, 1955: 197–198.
55. ———, Genetic effects of radiation on higher plants. Quarterly Rev. Biol. **32**, 1957: 27–45.
56. KUILMAN, L. W., Uitstoeling en bloei van de rijstplant. I. Het verloop van de uitstoeling en de bloei bij de variëteit Oentoung. II. Het verloop van de uitstoeling en de bloei bij de variëteit Baok. Landbouw **16**, 1940: 22–63, 439–471.
57. LEA, D. E., Actions of radiation on living cells. Cambridge University Press, 1956 (Sec. edition).
58. LIN, K. M. en LIN, P. C., Resistance to rice leaf blast by treatments of irradiation in rice. Journ. of the Agric. Assoc. of China, New Series **26**, 1959: 39–44.
59. LINDEGREN, C. C. en LINDEGREN, G., X-ray and ultraviolet induced mutations in *Neurospora*. I. X-ray mutations. Journ. Heredity **32**, 1941: 405–412.
60. MACKEY, J., Neutron and X-ray experiments in barley. Hereditas 37, 1951: 421–464.
61. ———, Neutron and X-ray experiments in wheat and a revision of the speltoid problem. Hereditas **40**, 1954: 65–180.
62. MATSUO, T. *et al*, A comparison of biological effects between thermal neutrons and X-rays on rice seeds. Jap. Journ. of Breeding **8**, 1958: 37–46.
63. MOH, C. C. en SMITH, L., An analyses of seedling mutants in barley and durum wheat. Genetics **36**, 1951: 629–640.
64. MORINAGA, T., The Chlorophyll deficiencies in rice. The Botanical Magazine **46**, 1932.
65. MULLER, H. J., On the relation between chromosome changes and gene mutations. Brookhaven Symp. in Biol. **8**, 1955: 126–147.
66. MUNDRY, K. W. en GIERER, A., Die Erzeugung von Mutationen des Tabaksmosaikvirus durch chemische Behandlung seiner Nucleinsäure in vitro. Zeitschr. f. Vererbungsl. **89**, 1958: 614–630.
67. MUNTZING, A., Frequency of induced chlorophyll mutations in diploid and tetraploid barley. Hereditas **28**, 1942: 217–221.
68. NAKAO, Y., *et al*, Specificity of interactions between the individual gene locus and the structure of chemical mutagens. Zeitschr. f. Vererbungsl. **89**, 1958: 216–220.
69. NAKAO, Y., Further study on specificity of interactions between the individual gene locus and the structure of chemical mutagens. Proc. 10th Int. Congr. Genetics, Montreal, II, 1958.
70. NILAN, R. A., Post-irradiation storage effects on chromosomes in barley seeds X-rayed at normally ineffective dosages. Genetics **40**, 1955: 588.
71. ———, Factors governing plant radiosensitivity. A conference on radioactive isotopes in agriculture. U.S.A.E.C. Document no. TID 7512, 1956: 151–162.
72. ———, After effects of ionizing radition in barley III. Storage of thermal neutron treated seeds. Northwest Science **32**, 1958: 89–95.
73. ———, Factors modifying radiosensibility in plants. Genetica Agraria **12**, 1959.
74. ———, Radiation induced mutation research in the United States of America. Proc. II Congr. Eur. Assoc. Res. Plant. Br., Eucarpia, 1959.
75. ——— *et al*, The oxygen effect on barley seeds (preliminary draft). Symposium on the effects of ionizing radiation of seeds and their significance for crop improvement, Karlsruhe, 1960.
76. NISHJMURA, Y. en KURAKAMI, H., Mutations in rice induced by X-rays. Jap. Journ. of Breeding **2**, 1952: 65–71.
77. NOETHLING, W. en STUBBE, H., Neuere botanische Untersuchungen über die Beziehung von genmutabilität zur Quantität und Qualität kurzwelliger Strahlung. Intern. Kongr. lichforsch. – 3rd kongr., Wiesbaden 1, 1936.
78. NYBOM, N. *et al*, On the injurious action of ionizing radiations in plants. Botaniska Notiser **4**, 1952: 343–366.
79. NYBOM, N., Biological effects of X-irradiation at low temperature. Hereditas **39**, 1953: 445–457.
80. ———, On the differential action of mutagenic agents. Hereditas **42**, 1956: 211–217.
81. OU, S. H. en LIN, K. M., Preliminary report on rice breeding for blast disease resistance in Taiwan. Journ. of the Agric. Assoc. of China, New Series **21**, 1958: 50–58.
82. PRAKKEN, R., Induced mutations. Euphytica **8**, 1959: 183–324.
83. RAMIAH, K., Rice breeding and genetics. The Indian Council of Agricultural Research, Scientific Monogram **19**, 1953.

84. ROBERTSON, D. W. en COLEMAN, O. H., The addition of two factor pairs for chlorophyll deficient seedlings to the linkage groups of barley. Journ. Genetics **30**, 1940: 401–410.
85. SANSOME, E. R. *et al*, Quantitative effects of radiation on mutation production in *Neurospora crassa*. Genetics **39**, 1945: 19–20.
86. SEARS, E. R., The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. Brookhaven Symp. Biol. **9**, 1956: 1–22.
87. SIRE, M. W. en NILAN, R. A., The relation of oxygen post treatment and heterochromatin to X-rayed-induced chromosome aberration frequencies in *Crepis capillaris*. Genetics **44**, 1959: 124–136.
88. SMITH, H. H., Radiation in the production of useful mutations. The Bot. Rev. **24**, 1958: 1–24.
89. STADLER, L. J., The experimental modification of heredity in crop plants. II. Induced mutation. Scientific Agriculture, **11**, 1931: 645–662.
90. STONE, W. S., Indirect effects of radiation on genetic material. Brookhaven Symp. Biol. **8**, Mutation, 1955: 171–190.
91. STUBBE, H., Advances and problems of research in mutations in the applied field. Proc. 10th Int. Conf. of Genetics, Montreal, **I**, 1958.
92. TASCHER, R. W., Experiments with X-ray treatments in the seed of certain crop plants. Ph. D. Thesis, University of Missouri, 1929.
93. TIMOFEEF-RESSOVSKY, N. W., Die experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Dresden, Steinkopff, 1937.
94. TORIYAMA, K. en FUTSUHARA, Y., Studies on the artificial mutation breeding in rice. I. Relation between R_1 tillering system and R_2 mutation treated with radioisotope P^{32}. Jap. Journ. of Breeding **8**, 1958: 209–214.
95. WERTZ, E., Über die Abhängigkeit der Röntgenstrahlenwirkung vom Quellungszustand des Gewebes nach Untersuchungen an Gersten Körnern. I–V Strahlen therapie **67**, 1940: 307–321, 536–550, 700–711; **68**, 1940: 136–164, 287–303.
96. WESTERGAARD, M., Chemical mutagenesis in relation to the concept of the gene. Experienta **13**, 1957: 224–234.
97. WORMER, TH. M., Morphologische waarnemingen aan rijstplanten, gegroeid bij verschillende lengten van de photoperiode. Diss. Wageningen, 1953.
98. YAMAGUCHI, H., X-ray experiments on dormant seeds of six-rowed barley. Jap. Journ. of Breeding **7**, 1957: 175–179.
99. ———, Comparison of the effects of mustards and X-rays on the mutation of rice. Jap. Journ. of Breeding **7**, 1957: 179–186.

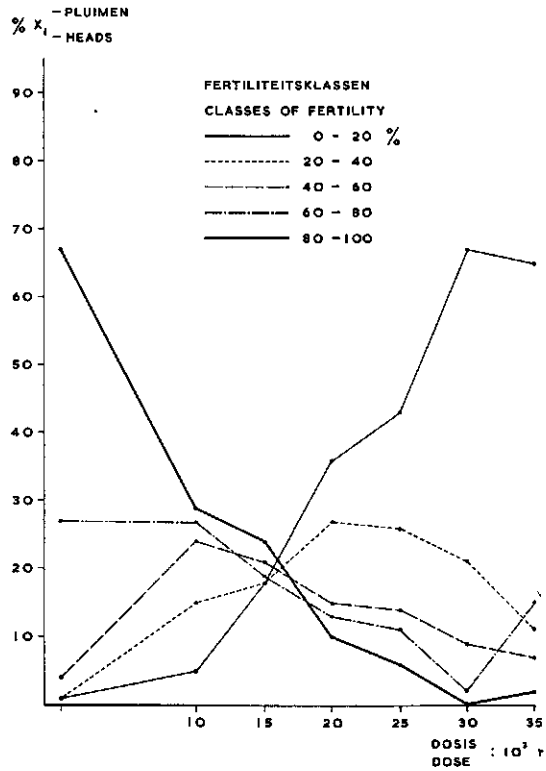
BIJLAGE 1. Holland.
Honderd-korrelgewicht (in grammen) van controle planten.
Appendix 1. Weight of hundred grains (in grams) of control plants.

Planten *Plants*	Herhalingen *(Replicates)*			
	1	2	3	4
1	2.6	2.6	2.8	2.5
2	2.4	2.5	2.4	2.5
3	2.4	2.5	2.5	2.4
4	2.3	2.4	2.5	2.3
5	2.4	2.2	2.5	2.5
6	2.4	2.3	2.3	2.2
7	2.3	2.4	2.4	2.3
8	2.6	2.6	2.6	2.6
9	2.4	2.4	2.3	2.3
10	2.2	2.5	2.0	1.9
11	2.6	2.7	2.7	2.9
12	2.5	2.6	2.6	2.6
13	2.6	2.7	2.7	2.7
14	2.7	2.6	2.6	2.6
15	2.6	2.5	2.3	2.0
16	2.5	2.6	2.4	2.5
17	2.4	2.3	2.3	2.2
18	2.7	2.5	2.4	2.4
19	2.4	2.6	2.3	2.5
20	2.6	2.6	2.6	2.6
21	2.7	2.3	2.6	2.6
22	2.6	2.7	2.7	2.5
23	2.4	2.4	2.4	2.4
24	2.5	2.8	2.6	2.6
25	2.7	2.3	2.6	2.5
26	2.8	2.4	2.6	2.4
27	2.5	2.5	2.6	2.5
28	2.5	2.4	2.5	2.4
29	2.6	2.5	2.7	2.6
30	2.5	2.5	2.4	2.5
31	2.5	2.4	2.5	2.4
32	2.4	2.3	2.5	2.4
33	2.2	2.5	2.4	2.5
34	2.3	2.2	2.4	2.5
35	2.4	2.3	2.4	2.4
36	2.6	2.6	2.7	2.5
37	2.4	2.3	2.4	2.4
38	2.5	2.0	2.2	2.3
39	2.7	2.7	2.7	2.5
40	2.6	2.6	2.5	2.6
41	2.7	2.6	2.6	2.7
42	2.6	2.6	2.7	2.6
43	2.5	2.1	2.4	2.7
44	2.6	2.6	2.4	2.5
45	2.3	2.2	2.4	2.4
46	2.5	2.4	2.5	2.7
47	2.7	2.5	2.4	2.6
48	2.6	2.5	2.7	2.4
49	2.3	2.5	2.6	2.5

BIJLAGE 2. Nickerie.
Honderd-korrelgewicht (in grammen) van controle planten.
Appendix 2. Weight of hundred grains (in grams) of control plants.

Planten *Plants*	Herhalingen *(Replicates)*				Planten *Plants*	Herhalingen *(Replicates)*			
	1	2	3	4		1	2	3	4
1	2.9	2.9	2.7	2.8	42	2.8	2.9	2.9	–
2	2.9	2.8	2.8	2.8	43	2.9	2.9	3.0	2.9
3	3.0	3.0	3.0	3.0	44	3.2	3.1	3.1	3.0
4	2.8	2.8	2.8	2.8	45	2.7	2.9	3.0	2.9
5	2.8	2.8	2.7	2.7	46	3.0	2.9	2.9	2.8
6	3.0	3.0	3.0	2.9	47	2.9	2.9	2.8	2.9
7	2.9	2.8	2.7	2.7	48	2.9	2.9	2.8	–
8	2.9	2.8	3.0	3.0	49	2.7	2.7	2.5	2.6
9	3.0	3.0	2.9	2.9	50	2.8	2.8	2.9	2.9
10	2.9	2.7	2.9	2.9	51	2.9	2.8	2.8	–
11	3.0	3.0	3.0	2.9	52	3.0	2.7	2.9	2.9
12	3.0	2.9	3.0	2.9	53	3.0	3.0	2.9	3.0
13	2.9	3.0	3.0	3.1	54	2.8	2.8	2.7	2.6
14	2.9	2.8	3.0	2.9	55	2.9	3.0	3.0	3.0
15	2.9	2.9	2.9	–	56	2.9	2.8	2.8	2.8
16	2.8	2.7	2.9	–	57	3.0	2.8	2.8	2.9
17	2.9	2.9	3.0	3.0	58	3.0	3.0	3.0	3.0
18	2.9	2.9	2.9	2.9	59	2.9	3.0	2.9	2.9
19	2.9	2.8	3.0	3.1	60	2.9	3.1	2.7	3.0
20	3.0	2.8	2.9	–	61	3.0	3.1	2.9	3.0
21	2.9	2.9	2.9	2.9	62	3.0	3.0	3.0	2.9
22	2.9	2.9	3.1	2.8	63	2.9	2.9	2.8	2.9
23	2.9	2.8	2.7	2.8	64	2.9	2.9	2.9	2.9
24	2.9	2.8	2.8	2.8	65	2.9	2.9	2.8	2.8
25	2.9	2.8	2.9	3.0	66	3.0	3.0	3.0	3.1
26	2.9	2.9	2.9	2.9	67	2.9	2.8	2.9	2.9
27	2.8	2.8	2.8	2.8	68	2.8	2.9	2.9	2.9
28	2.8	3.0	2.8	2.8	69	2.9	2.9	3.0	3.0
29	2.8	2.8	2.9	–	70	2.7	2.7	2.6	2.7
30	2.7	2.8	2.8	2.7	71	2.7	2.9	2.9	2.9
31	3.0	2.9	2.9	–	72	2.9	2.9	3.0	3.0
32	2.9	3.0	–	–	73	2.8	2.8	2.9	2.9
33	2.7	2.6	2.7	–	74	3.0	3.0	2.9	2.9
34	2.9	3.0	2.9	3.0	75	2.9	2.7	2.8	2.9
35	3.0	2.5	2.9	2.9	76	3.1	2.9	2.9	2.8
36	2.7	2.7	2.6	2.7	77	3.0	3.0	2.9	2.9
37	2.9	2.9	2.9	2.8	78	2.9	2.9	3.0	2.8
38	2.6	2.8	2.7	–	79	2.8	2.8	2.9	2.7
39	2.7	2.7	2.7	2.9	80	2.9	3.1	3.1	2.8
40	2.8	2.9	2.8	2.8	81	3.1	3.0	3.0	3.0
41	3.0	2.8	2.8	3.0					

GRAFIEK 7. Holland-serie 4.
Verband tussen de percentages X_1-pluimen in de verschillende fertiliteitsklassen en dosis.
Relationship between the percentages of X_1-heads in the various classes of fertility and dose.



verzadigingseffect optreedt, zou het gevolg zijn van interactie tussen de genetische en physiologische beschadiging van de cel tengevolge van de bestraling. Boven een bepaalde frequentie van geïnduceerde mutaties zou de directe physiologische beschadiging zo overheersend zijn, dat het weefsel sterft. Deze zogenaamde physiologische drempelwaarde is sterk afhankelijk van de ionisatiedichtheid en de distributie van de ionisaties, welke door bestraling in het plantenweefsel worden veroorzaakt (MACKEY 1951). Uitgedrukt in gemiddelde fertiliteit van de X_1-pluimen wordt deze drempelwaarde voor de 50 kV-series 2 en 3 eerder bereikt dan voor de 210 kV-serie 4. Immers voor de 50 kV-series 2 en 3 vangt het verzadigingseffect aan bij een gemiddelde fertiliteit van de X_1-pluimen van resp. 58.2 (150.000 r) en 38.4 (50.000 r), voor de 210-kV-serie 4 bij een fertiliteit van 17.2 (30.000 r). of lager. Dit wijst er op dat de ionisatiedichtheid en distributie van ionisaties in de embryo's van de overlevendeX_1-planten ten tijde van de bestraling verschillend zijn geweest. Het verschil tussen de 50 kV-serie 3 en de 210 kV-serie 4 van Holland, waarvan de korrellaagdikte tijdens de bestraling slechts één korrellaag bedroeg, is, onder de heersende omstandigheden van de proefopzet, vermoedelijk te wijten aan het verschil in aangewende buisspanning en filters. Voor het verschil tussen de 50 kV-serie 2 van Nickerie en de 50 kV-serie 3 van Holland is waarschijnlijk het verschil in gebruikte filters en het feit, dat voor Nickerie de korellaagdikte tijdens de bestraling meerdere korrellagen omvatte, verantwoordelijk. Tevens kan het verschil in ras een rol gespeeld hebben.

De aanmerkelijk grotere dodelijke werking van de 210 kV-spanning vergeleken met die van de 50 kV-spanning (resp. serie 4 en 3, hoofdstuk IV-2-1, tabel 9) hangt vermoedelijk samen met het feit, dat het energiespectrum van de 210 kV-spanning een groter doordringingsvermogen heeft dan het energiespectrum van de 50 kV-spanning. Hierdoor ging minder energie verloren door absorptie in andere delen van het zaad, alvorens de energie het eigenlijke embryo bereikte.

IV-3. Relatie tussen chlorophylmutatie-frequentie in de X_2-generatie en enige waarnemingen in de X_1-generatie

IV-3-1. *Chlorophylmutatie-frequentie.* Behalve chromosoommutaties worden door bestraling factormutaties geïnduceerd. Tengevolge van het proces van eliminatie van gemuteerd genetisch materiaal tijdens de vegetatieve ontwikkeling van de X_1-plant en tijdens de reductiedeling gaan vele factormutaties weer verloren. Uit het mutatie-onderzoek in het algemeen blijkt, dat recessieve factormutaties sterk de overhand hebben over dominante mutaties (Hollaender, 1954). Echter, dominante mutaties zijn niet zeldzaam. Timofeeff-Ressovsky (1937) toonde bij *Drosophila melanogaster* aan, dat 17,1% van alle geïnduceerde mutaties dominant tot zwak dominant waren. Mackey (1954) vond in de X_1- en N_1-generatie van gerst respectievelijk 2.2-8.8% en 13.0-19.7% dominante speltoid-mutaties. Te verwachten was dan ook, dat in ons onderzoek enige dominante factormutaties gevonden zouden worden in de gemuteerde sectoren van de X_1-planten en X_1-pluimen. Dat is niet het geval geweest. Een zorgvuldige observatie van plant en pluim leverde in dit opzicht niets op. Verondersteld mag worden, dat bij rijst geïnduceerde dominante mutaties zeer zelden voorkomen (dit geldt ook voor recessieve mutaties, welke homozygoot geïnduceerd worden). Dit is althans het geval voor de factormutaties, welke gemakkelijk morphologisch aan de plant te onderkennen zijn.

In de nakomelingschap van de X_1-pluimen traden bij Nickerie en Holland een groot aantal chlorophylmutaties op. Deze mutaties splitsen gewoonlijk monofactorieel en recessief uit (Hallquist, 1926; Morinaga, 1932; Kanna, 1935; Ramiah, 1935; Gustafsson, 1938, 1940; Moh en Smith, 1951). Evenals dat bij gerst het geval is, werden de chlorophylmutaties gebruikt als test-mutaties ter beantwoording van de vraag onder welke proefomstandigheden men het hoogste aantal factormutaties mag verwachten. De factormutaties zijn van groot belang voor de selectie en veredeling.

De chlorophylmutaties werden geklassificeerd naar het schema van Gustafsson (1940) en Freisleben en Lein (1943), als volgt.

1. Albina . . . . chlorophyl en carotenoiden worden niet gevormd.
2. Xantha . . . . chlorophyl wordt niet of vrijwel niet gevormd, carotenoiden overheersen.
3. Alboviridis . . . verschillende bladkleur aan basis en top van het eerste blad.
   a) alboxantha . basis geel, top wit.
   b) xanthalba . . basis wit of zwak gekleurd, top geelachtig
   c) viridoalbina . basis wit, top meer of minder groen of geelgroen gekleurd.
   d) alboviridis . basis groen, top wit.
4. Viridis . . . . groep gekarakteriseerd door uniforme geelgroene of lichtgroene kleur.
5. Tigrina . . . . smalle bruine of gele strepen dwars over het blad.
6. Striata . . . . witte of gele strepen in de lengte van het blad.
7. Maculata . . . gele of witte vlekken, stippen, onregelmatig over het blad verspreid.

Het is wellicht dienstig erop te wijzen, dat vele chlorophylmutaties, alhoewel phenotypisch gelijk, genotypisch zeer zeker niet identiek behoeven te zijn (Hallquist, 1926; Hoffmann, 1940; Robertson, 1940).