

DANUTA MIAZGA
Akademia Rolnicza w Lublinie

CYTOGENETYKA ANEUPLOIDÓW PSZENICY

Do poznania genetyki pszenicy w ostatnim dwudziestoleciu wyraźnie przyczyniły się prace Searsa [23, 26, 27], który pierwszy otrzymał u odmiany Chinese Spring pełne serie linii nullisomicznych, monosomicznych, trisomicznych i tetrasomicznych oraz wykorzystał je do analiz genetycznych.

Początkowo źródłem monosomików były haploidy i nullisomiki dla chromosomu 3B. Według Searsa [27] haploidy są doskonałym źródłem monosomiczności, ale częstotliwość spontanicznego pojawiania się jest niewielka. U kukurydzy np. wynosi zaledwie 0,0005% [32], a u pszenicy 0,48% [2]. Kihara, Tsunewaki uważają, że wprowadzenie do pszenicy zwyczajnej cytoplazmy *Ae. caudata* może podnieść częstotliwość haploidów do 3%. Rośliny haploidalne pszenicy są w dużym stopniu podobne do roślin normalnych z tym, że z reguły mają obniżoną żywotność i większą sterylność [24].

Haploidy można uzyskać także w sposób sztuczny, np. za pomocą promieni ultrafioletowych [22]. Tsunewaki, Noda i Fujisawa [34] podają, że źródłem haploidów mogą być również zarodki bliźniacze.

Sears w 1939 roku wśród 105 roślin uzyskanych z krzyżowania pszenicy Chinese Spring z żytem *S. cereale*, znalazł dwie rośliny haploidalne. Jedna z nich była całkowicie sterylna, natomiast druga po zapyleniu pyłkiem normalnej pszenicy zawiązała 14 ziarniaków. Otrzymane rośliny zapyłał z kolei pyłkiem pszenicy diploidalnej. Potomstwo mieszańca odznaczało się nieregularną mejozą. Prawie połowa roślin miała w metafazie I 20 II i 1 I. Ponadto były rośliny z dwoma uniwalentami, jednym triwalentem i kwadriwalentem. W wyniku samozapylenia tych roślin Sears uzyskał większą liczbę monosomików i nullisomików.

Sears w 1941 roku opisał siedem uzyskanych nullisomików. Nullisomiki chromosomu 3B wykazywały zakłócenia w mejozie. Wskutek niepełnej koniugacji powstawały gamety o różnej liczbie chromosomów, które po zapłodnieniu pyłkiem normalnych roślin dawały aneuploidalne zygoty. Tak więc nullisomiki chromosomu trzeciego obok haploidów były również źródłem monosomiczności.

Monosomiki u pszenicy występują również spontanicznie. Częstotliwość ich jest jednak zbyt niska i wynosi średnio 1% [16].

Do roku 1954 wielu badaczy otrzymało i opisało monosomiki i nullisomiki pszenicy. Nikt jednak nie wyprowadził pełnej serii w jednej odmianie. Kihara [1] uzyskał rośliny nullisomiczne w potomstwie mieszańca *T. polonicum* × *T. spelta*. Love [6] doniósł o utrzymaniu monosomików i nullisomików wśród mieszańców *T. durum* × *T. vulgare*. Katterman (cyt za [22]) otrzymał 40- i 41-chromosomowe rośliny w pokoleniu F₁ mieszańca pszenicy z żytem.

Większości monosomików odmiany Chinese Spring rosnących w sprzyjających warunkach nie można odróżnić od euploidów, natomiast w mniej korzystnych upodabniają się do nullisomików. Od disomików różnią się tylko dwie linie, a mianowicie mono-5A i mono-5D. Riley i Kimber [16] podają, że u odmiany Holdfast niektóre monosomiki można stosunkowo łatwo odróżnić od euploidów.

Przy samozapyleniu monosomików tworzą się dwa typy męskich i żeńskich gamet o 20 i 21 chromosomach. W wyniku połączenia tych gamet powstają w potomstwie monosomiki, disomiki i nullisomiki. Sears [26, 28] na podstawie częstotliwości występowania normalnych i nullisomicznych gamet, wyliczył że w potomstwie monosomików będzie 73% roślin o 41 chromosomach, 24% o 42 i 3% o 40.

Tsunewaki [34] na podstawie 9-letnich badań, ustalił częstotliwość występowania monosomików w warunkach samozapylenia i przy krzyżowaniu z innymi odmianami. Z jego badań wynika, że frekwencja monosomików wśród 21 linii jest różna. Najniższą częstotliwością monosomików charakteryzuje się linia 6B (57,3%), natomiast najwyższą 5A (81,9%). Linie należące do tej samej grupy homeologicznej wykazują duże podobieństwo w przenoszeniu monosomiczności. Wszystkie chromosomy z drugiej grupy homeologicznej charakteryzuje niska transmisja. Natomiast z trzeciej, szóstej z wyjątkiem 6B i pierwszej, oprócz 1B, stosunkowo wysoka. Według Rilego i Chapmana [15] pszenica zwyczajna ma dwie pary chromosomów jąderkotwórczych 1B i 6B. Jąderka odgrywają dużą rolę w syntezie RNA rybosomów i białka. Dlatego Tsunewaki uważa, że niska częstotliwość monosomików w potomstwie tych linii spowodowana jest brakiem chromosomów jąderkotwórczych. Średnia frekwencja monosomików w potomstwie powstałym z samozapylenia była niższa niż w przypadku przekrzyżowania z innymi odmianami, co świadczy o mniejszej żywotności zarodków monosomicznych przy samozapyleniu niż przy obcozapyleniu.

Nullisomiki u odmiany Chinese Spring uzyskał Sears poprzez samozapylenie monosomików. Rośliny nullisomiczne wyraźnie różnią się od monosomików i euploidów budową kłosa, długością łodyg, długością okresu wegetacyjnego i płodnością. Frekwencja nullisomików u odmiany Chinese Spring wahała się od 0,9% do 7,6% i wynosiła średnio 3% [26].

Nullisomiki były najczęściej sterylne. Tylko nullisomiki 1A, 1D, 3A, 3B, 3D, 6A, 6B, 7A i 7B można było dłużej utrzymać w populacji. W wielu przypadkach nullisomiki w obrębie grupy homeologicznej wykazują duże podobieństwo [5, 27].

Trisomiki ($2n = 43$), podobnie jak monosomiki, otrzymał Sears głównie z haploidów i nullisomika 3B. Ponadto dodatkowym źródłem trisomików były triploidy i pozostałe nullisomiki. Trisomiki odmiany Chinese Spring fenotypowo nie różniły się zasadniczo od euploidów. Jedynie rośliny trisomiczne z drugiej grupy homeologicznej odznaczały się wyraźnie dłuższymi ośmi, podczas gdy trisomiki dla chromosomu IX charakteryzowała zbitość kłosa [27].

W wyniku samozapylenia trisomików powstały tetrasomiki ($2n = 44$). Frekwencja tetrasomików w potomstwie trisomików wynosiła średnio 3,3% [27]. W porównaniu z monosomikami i trisomikami różnią się one fenotypowo w większym stopniu od euploidów, natomiast w mniejszym niż nullisomiki. Ponadto tetrasomiki wykazują tendencję powrotu do stanu euploidalnego [5].

Sears [29] uzyskał również wszystkie możliwe kombinacje krzyżowań nullisomików z tetrasomikami. W oparciu o te mieszańce chromosomy pszenicy podzielono na 7 grup homeologicznych. W każdej grupie znajduje się trzy pary genetycznie podobnych chromosomów, należących do różnych genomów. Okazało się jednak, że genetyczne podobieństwo chromosomów w obrębie poszczególnych grup nie jest jednakowe. Po skrzyżowaniu nullisomika z tetrasomikiem w mieszańcu następuje kompensacja chromosomów brakujących przez dodatkowe, należące do innego genomu. Badania Searsa [29] wykazały, że efekt kompensacyjny w różnych grupach homeologicznych jest różny. Bardzo wysoką kompensację obserwował Sears w 1, 3 i 7 grupie co świadczy, że podobieństwo genetyczne chromosomów w obrębie tych grup jest bardzo duże. Natomiast w grupach 2, 4 i 6 chromosomy 2B, 4A i 6B wykazywały wyraźnie mniejszy stopień kompensacji niż pozostałe homeologi. Według Searsa różnice genetyczne chromosomów 4A i 6B mogą pochodzić stąd, że są one znacznie dłuższe niż pozostałe homeologi. Ponadto chromosom 6B jest jąderkotwórczy, podczas gdy 6A i 6D tej właściwości nie mają.

Sears [27] podaje, że w potomstwie nullisomików występowały hipoaneuploidy, które miały mniej niż 40 chromosomów. Hipoaneuploidy można również uzyskać poprzez krzyżowanie monosomików z nullisomikami. Shigenaga [31] otrzymał w ten sposób podwójne, potrójne, i poczwórne monosomiki. Podwójne monosomiki stosunkowo trudno odróżnić od euploidów. Potrójne natomiast wykazują w stosunku do euploidów wyraźne obniżenie żywotności i płodności. Spadek płodności nie jest tak wysoki

jak u nullisomików i można je rozmnażać zarówno poprzez samozapylenie jak i obcozapylenie.

Oprócz roślin mających nadmiar lub ubytek całych chromosomów Sears [27] uzyskał serię aneuploidów posiadających niekompletne chromosomy. W potomstwie roślin monosomicznych wskutek nieprawidłowego poprzecznego podziału uniwalentu (misdivision) powstają chromosomy monotelocentryczne-jednoramiennie i izosomiczne. Chromosomy monotelocentryczne mają centromer ułożony terminalnie, natomiast izochromosomy — medialnie. Izochromosomy mają genetycznie dwa, jednakowe ramiona. U odmiany Chinese Spring, w potomstwie monosomików był średnio około 3% monotelocentryków i 10% izosomików [27]. Jak podaje Mettin [8, 9] w 57 liniach monosomicznych odmiany Poros, procent telocentryków był niższy niż u Chinese Spring i wynosił średnio 1,2.

Nieprawidłowy podział chromosomu „misdivision”, może występować podczas pierwszego i drugiego podziału. Zależnie od tego czy obejmuje jedną lub dwie chromatydy powstają telocentryki lub izochromosomy. Frekwencja misdivision zależy w dużym stopniu od chromosomu jak również odmiany która stanowi podłoże genetyczne [10]. Sears [25] podaje, że średnia częstotliwość misdivision dla chromosomu 5A odmiany Chinese Spring wynosi 40%. Natomiast Sanchez-Monge i Mac Key [21], u odmiany niemieckiej stwierdzili 2% nieprawidłowych podziałów. Z tego wynika, że podłoże genetyczne ma duży wpływ na częstotliwość nieprawidłowych podziałów uniwalentów.

Morris, Taira i Schmidt [10] określali częstotliwość „misdivision” u mieszańców monosomicznych Chinese Spring z odmianami europejskimi i amerykańskimi. Badania dotyczyły tylko chromosomów z piątej grupy homeologicznej. Częstotliwość nieprawidłowych podziałów w liniach 5A i 5B była dwa razy wyższa w grupie odmian amerykańskich niż europejskich. Porównując zachowanie się trzech chromosomów w poszczególnych odmianach badacze ci stwierdzili, że chromosom 5D ulega „misdivision” rzadziej niż pozostałe homeologi. Chromosom 5D jest najkrótszy w tej grupie i stąd prawdopodobnie ma najlepsze możliwości korzystnej orientacji w stosunku do wrzeciona.

Rośliny z chromosomami monotelocentrycznymi są dostatecznie żywotne i płodne. Stąd u odmiany Chinese Spring Sears otrzymał 21 linii monotelocentrycznych. Natomiast w przypadku izochromosomów uzyskano tylko linie dla 10 chromosomów [5]. Chromosomy monotelocentryczne i izochromosomy można łatwo identyfikować w mejozie. Odgrywają one istotną rolę przy mapowaniu chromosomów pszenicy. Są również dobrymi markerami cytologicznymi i genetycznymi [30].

Monotelocentryki nie są cytologicznie stabilne. W potomstwie linii monotelocentrycznej powstają nullisomiki, monotelecentryki i ditelocen-

tryki. Ditelocentryki charakteryzuje natomiast dobra płodność i stabilność w mejozie. U odmiany Chinese Spring wyprowadzone są wszystkie linie ditelocentryczne dla jednego ramienia chromosomu i w siedmiu przypadkach dla obu ramion [5].

Linie monosomiczne w określonej odmianie uzyskuje się najczęściej w oparciu o monosomiki Chinese Spring [4, 12, 26, 36]. W tym celu należy krzyżować 21 linie aneuploidalne z odmianą do której chcemy wprowadzić monosomiczność. W każdym pokoleniu wybiera się rośliny o 41 chromosomach i krzyżuje wstecznie z daną odmianą. W ten sposób, po kilku krzyżowaniach wstecznych, uzyskuje się genotyp odmiany wypierającej i w każdej linii coraz to inny chromosom w stanie hemizygotycznym. Według Persona [14] dla większości odmian wystarczy 6 krzyżowań wstecznych. Ażeby stwierdzić czy przeprowadzono wystarczającą liczbę krzyżowań należy obok monosomików selekcionować disomiki i porównywać z euploidalną rośliną ojcowską. Jeśli liczba krzyżowań wstecznych jest wystarczająca, wtedy euploidy wyprowadzone z monosomików nie powinny różnić się od odmiany rodzicielskiej [5].

Wprowadzenie monosomiczności poprzez krzyżowania wsteczne ma jednak kilka wad. Najbardziej znaną cechą obserwowaną w mieszańcach monosomicznych jest obecność w płytce metafazowej więcej niż jednego uniwalentu. We wczesnej diakinezie, nie biorąc pod uwagę chromosomów monosomicznych, występują w mieszańcach najczęściej biwalenty. Występowanie dodatkowych uniwalentów w metafazie I wskazuje na desynapsis tzn. przedwczesne rozwiązanie się chiazm w biwalentach [14]. Na skutek desynapsis obserwuje się często komórki z trzema uniwalentami i 19 biwalentami. Mogą występować komórki z pięcioma a nawet 9 uniwalentami. W pokoleniu F_1 mieszańców monosomicznych Person znajdował średnio 35,8% komórek wykazujących desynapsis. Natomiast u odmiany Wachtel było takich komórek aż 60,2% [18, 19]. Badania Persona [14] i Röbbelena [19] wykazują, że najwięcej komórek z trzema lub więcej uniwalentami obserwuje się w pokoleniu F_1 . Następnie w miarę krzyżowania procent komórek desynaptycznych maleje. Według Röbbelena desynapsis nie jest następstwem stanu monosomicznego, ale w dużym stopniu zależy od genotypu odmiany do której wprowadzamy monosomiczność [18].

Kiedy w komórkach mieszańców monosomicznych występują 3 uniwalenty, wówczas mogą powstawać 20 chromosomowe gamety żeńskie w których brak jest w porównaniu do rośliny rodzicielskiej, monosomicznej innego chromosomu. Po połączeniu takich gamet z 21-chromosomowymi gametami męskimi powstają zygoty hemizygotyczne dla innego chromosomu niż wyjściowe monosomiki. To zjawisko nazwane przez Persona [14] „uniwalent-shift” stanowi dużą przeszkodę przy wprowadzaniu

monosomiczności poprzez krzyżowanie wsteczne. Termin zamiana uniwalentu — „uniwalent-shift” został wprowadzony do opisu procesu w którym rośliny monosomiczne wytwarzają przypadkowo potomstwo z brakiem innego chromosomu niż rodzice. Zamianę uniwalentu można zidentyfikować poprzez krzyżowanie monosomików z liniami ditelocentrycznymi. Krzyżując np. linię ditelocentryczną 1A z monosomikiem 1A, w pokoleniu F_1 otrzymamy rośliny monosomiczne i disomiczne. W przypadku braku zamiany uniwalentu w roślinach monosomicznych, telocentryczny chromosom będzie występował poza płytką metafazową. Jeśli natomiast rośliny monosomiczne na skutek desynapsis mają inny uniwalent niż rodzice wówczas ojcowski chromosom telocentryczny znajdzie partnera do koniugacji i w metafazie I wystąpi heteromorficzny biwalent, oraz uniwalent powstały z zamienionego chromosomu.

Zamiana uniwalentu zachodzi nie tylko w krzyżowaniach wstecznych monosomików. Desynapsis chromosomów w mejozie występuje jednak częściej we wczesnych krzyżowaniach wstecznych, ponieważ koniugacja chromosomów w mieszańcach jest znacznie niższa niż w liniach homozygotycznych [17]. Możliwość desynapsis i zamiany uniwalentu istnieje jednak i w liniach wsobnych chociaż z niższą frekwencją. Zamiana uniwalentu może występować zatem i w ustalonych liniach monosomicznych. Dlatego też należy okresowo krzyżować je z ditelocentrykami i eliminować niepożądane osobniki [5].

W mieszańcach monosomicznych F_1 obserwuje się występowanie multiwalentów w metafazie I, które świadczą o obecności wzajemnych translokacji w odmianie ojcowskiej [26, 37]. Pod względem wzajemnych translokacji mieszańce są zatem heterozygotyczne i częściej wykazują skłonność do desynapsis i zamiany uniwalentu niż monosomiki bez multiwalentów [14]. U mieszańców monosomicznych F_1 w których jeden z chromosomów włączonych w translokację heterozygotyczną jest nieobecny, w przypadku pojedynczej wymiany w mejozie tworzy się triwalent. Jeśli trzy chromosomy w triwalencie koniugują i w F_1 zachodzi crossing-over to często chromosom nietranslokowany z odmiany monosomicznej wędruje do jednego bieguna a dwa przemieszczają się do przeciwnego i wchodzi do 21 chromosomowych gamet. W następnych pokoleniach triwalent będzie przekazywany na potomstwo i uzyskanie prawdziwych monosomików dla obu translokowanych chromosomów jest bardzo trudne. W przypadku gdy tworzy się biwalent i uniwalent lub trzy uniwalenty, wówczas powstają trzy typy gamet żeńskich. Żeby stwierdzić, który z translokowanych chromosomów jest w stanie hemizygotycznym, należy krzyżować określone linie z ditelocentrykami Chinese Spring. W odmianach z translokacjami można uzyskać serie monosomiczne, z tym że należy zwiększyć liczbę krzyżowań wstecznych [5].

Przy uzyskiwaniu monosomików poprzez krzyżowanie ważnym problemem jest zmienność podłoża genetycznego (genetic background [5]. Monosomiki mogą powstawać w oparciu o różne źródła monosomiczności. Nie jest wykluczone, że wskutek crossing-over pewne geny z monosomicznej odmiany wyjściowej będą obecne w chromosomach nowo uzyskanych linii. W związku z tym zachodzą często trudności przy przeprowadzeniu dokładnej analizy genetycznej. Problem ten może być jednak częściowo rozwiązany poprzez wprowadzenie podwójnych linii monosomicznych. Każda z tych linii powinna być identyczna pod względem hemizygotycznym, ale może być heterozygotyczna dla genów występujących w innych chromosomach. Różnice pomiędzy podwójnymi liniami będą wskazywały na zmianę podłoża genetycznego. Ponadto prowadzenie podwójnych linii zmniejsza niebezpieczeństwo zamiany uniwalentu. Wydaje się bowiem mało prawdopodobne, żeby w obu liniach występował uniwalent-shift w tym samym czasie.

Maan, Lucken i Williams [7] proponują inny sposób uzyskiwania monosomików. Według autorów ich metoda zmniejsza ryzyko zamiany uniwalentu i jednocześnie prowadzi do otrzymania pełnej serii linii monotelocentrycznych i monoizosomicznych. Odmiana do której wprowadzamy monosomiczność krzyżowana jest jako partner żeński lub męski z telocentrykami lub izosomikami Chinese Spring. W F_1 i następnych pokoleniach wybierane są rośliny o 42 chromosomach ($2n = 20_{II} + \text{het}_{II}$) i krzyżowane wstecznie z odmianą A. po odpowiedniej liczbie krzyżowań rośliny z $2n = 20_{II} + \text{het}_{II}$ są samozapylane i w każdej linii selekcjonuje się rośliny monosomiczne, monotelocentryczne albo monoizosomiczne.

Bardziej uproszczony sposób jednoczesnego uzyskiwania linii monosomicznych, monotelocentrycznych i substytucyjnych podaje Law [4, 5]. W tej metodzie odmiana do której wprowadzamy monosomiczność krzyżowana jest z monosomikami Chinese Spring. Dla stwierdzenia obecności zamiany uniwalentu mieszańce monosomiczne F_1 krzyżuje się z ditelocentrykami. W ten sposób identyfikuje się „uniwalent-shift” i jednocześnie rozpoczyna substytucję chromosomu monotelocentrycznego Chinese Spring do danej odmiany. Krzyżując monosomiki Chinese Spring z odmianą A i jednocześnie wybierając rośliny o 41 chromosomach do krzyżowań z monotelocentrykami, po odpowiedniej liczbie b-crossów uzyskujemy pełną serię monosomiczną odmiany A, i w latach następnych komplet linii monotelocentrycznych. Przy tej metodzie możliwa jest również substytucja chromosomu telocentrycznego lub całego odmiany A do odmiany B. W tym celu monotelocentryki odmiany A należy krzyżować z odmianą B. W pokoleniu F_1 i następnych wybiera się rośliny o 41 chromosomach i krzyżuje wstecznie z monosomikami lub monotelocentrykami. W ten sposób uzyskuje się pełne serie linii substytucyjnych od-

miany A, do której podstawiono coraz to inną parę chromosomów z odmiany B.

Linie nullisomiczne, monosomiczne, monotelocentryczne i substytucyjne znalazły zastosowanie w hodowli roślin [3, 4, 13, 20, 26, 33, 36].

Zagadnieniem najważniejszym w hodowli opartej na aneuploidach jest powiązanie cech fenotypowych z poszczególnymi chromosomami czyli tzw. lokalizacja genów na chromosomach. Jest to problem dosyć skomplikowany, ponieważ większość cech pszenicy ważnych pod względem użytkowym jest uwarunkowana wieloma genami o charakterze polimerycznym o różnych formach działania i współdziałania.

LITERATURA

1. Kihara H.: Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in Bastarden. Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ. B: 1—200, 1924.
2. Kihara H., Tsunewaki K.: Use of an alien cytoplasm as a new method of producing haploids. Jap. J. Genet. 37, 310—313, 1962.
3. Kuspira J., Unrau J.: Genetic analysis of certain characters in common wheat using whole chromosome substitution lines. Canad. J. Plant Sci. 37, 300—326, 1957.
4. Law C.: Genetic analysis using inter-varietal chromosome substitutions. Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp. Ganberra. 331—342, 1968.
5. Law C., Worland A.: Aneuploidy in wheat and its uses in genetic analysis. Plant Breeding Institute. Annual Report 25—65, 1972.
6. Love M.: Chromosome number and behaviour in a plant breeders sample of pentaploid wheat hybrid derivatives. Can. Jour. Res. C. 18, 415—434, 1940.
7. Maan S., Lucken K., Williams N.: Simultaneous development of sets of monosomics, telocentrics and isocomics for use in inter-varietal chromosome substitution in wheat. Wheat Inf. Serv. Kyoto Univ. 23—24, 12—13, 1967.
8. Mettin D.: The behaviour of telocentric aberrations in the variety „Poros”. EWAC Newsletter. 3, 8—13, 1971.
9. Mettin D.: Untersuchungen über Höufigkeit und Verhalten telocentrischer Aberrationen bei der Winterweizensorte „Poros” Biologisches Zentralblatt. 91, 193—208, 1972.
10. Morris R., Taira T., Schmidt J.: Misdivision of homoeologous group 5 chromosomes from american and european wheat cultivars. Seiken Zihō. 22, 33—37, 1970.
11. Nalepa St.: Rola aneuploidów i niektórych mutacji chromosomowych w praktycznej hodowli roślin zbożowych — Zeszyty problemowe postępów nauk rolniczych 125, 119—125, 1972.
12. Orlikowska T.: Zastosowanie linii monosomicznych i nullisomicznych w hodowli pszenicy (*Triticum aestivum*). Postępy Nauk Rolniczych 1, 3—17, 1973.
13. Otłowska D.: Instytut Hodowli Roślin w Cambridge. Postępy Nauk Rolniczych 3, 121—130, 1973.
14. Person C.: Some aspects of monosomic wheat breeding. Can. J. Bot. 34, 60—70, 1956.
15. Riley R., Chapman V.: Genetical control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat, 1958.
16. Riley R., Kimber G.: Aneuploids and the cytogenetic structure of wheat varietal populations. Heredity. 16, 275—290, 1961.
17. Riley R., Law C.: Genetic variation in chromosome pairing. Advances in Genetics. 13, 57—114, 1965.
18. Röbbelen G.: The development and use of monosomic. EWAC Newsletter, 1, 10—21, 1963.
19. Röbbelen G.: Desynapsis als Fehlerquelle bei der Aufstellung von Monosomen Sortiment des Weizens. Z. Pflanzenzüchtung. 60, 1—18, 1968.
20. Ruebenbauer T.: Nowoczesne metody hodowli roślin w służbie doskonalenia zbóż. Zeszyty problemowe Postępów Nauk Rolniczych. 125, 1972.

21. Sanchez-Monge E., Mac Key J.: On the origin of subcompactoids in *Triticum vulgare*. *Hereditas*. 34, 321—337, 1948.
22. Sears E.: Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. I. Chromosomal aberrations in the progeny of a haploid of *Triticum vulgare*. *Genetics*. 24, 509—523, 1939.
23. Sears E.: Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. II. Additional chromosomal aberrations in *Triticum vulgare*. *Genetics*. 29, 232—246, 1944.
24. Sears E.: The cytology and genetics of the wheats and their relatives. *Advances in Genetics*. II, 239—270, 1948.
25. Sears E.: Misdivision of univalents in common wheat. *Chromosoma* 4. 535—550, 1952.
26. Sears E.: Nullisomic analysis in common wheat. *Am. Nat.* 87, 245—252, 1953.
27. Sears E.: The aneuploids of common wheat. *Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* 572, 1—59, 1954.
28. Sears E.: Weizen (*Triticum* L.) I. The systematics cytology and genetics of wheat. *Handbuch der Pflanzenzüchtung*. II, 164—187, 1958.
29. Sears E.: Nullisomic-tetrasomic combinations in hexaploid wheat. *Chromosome Manipulations and Plant Genetics*. 29—45, 1966.
30. Sears E.: The mapping of genes using tolocentric chromosomes. *EWAC Newsletter* 1, 34—36, 1969.
31. Shigenaga S.: Studies on the hypoaneuploids of common wheat. I. Double monosomics and triple monosomics. *Japan. J. Genet.* 43, 109—119, 1968.
32. Smith H.: Haploidy in eincorn. *J. Agric. Res.* 79—291, 1943.
33. Tarkowski Cz.: Cytogenetyka i hodowla pszenicy. *Postępy Nauk Rolniczych* 6, 39—50, 1968.
34. Tsunewaki K.: The transmission of the monosomic condition in a wheat variety, Chinese Spring. II. A critical analysis of nine year records. *Jap. J. Genet.* 38, 270—281, 1963.
35. Tsunewaki K., Noda K., Fujisawa T.: Haploid and twin formation in a wheat strain Salmon with alien cytoplasms. *Cytologia. International Journal of Cytology*. 33, 526—538, 1963.
36. Unrau J.: The use of monosomes and nullisomes in cytogenetical studies of common wheat. *Scient. Agric.* 30, 66—89, 1950.
37. Unrau J., Person C., Kuspira J.: Chromosome substitution in hexaploid wheat. *Can. J. Bot.* 34, 629—640, 1956.