

DANIELA GRUSZECKA  
Akademia Rolnicza w Lublinie

## NIEKTÓRE PROBLEMY CYTOGENETYKI TRITICALE

Technika barwienia chromosomów roślinnych metodą Giemsy została wykorzystana przez wielu badaczy do identyfikacji chromosomów żyta różnych odmian i gatunków, a także odróżnienia chromosomów żyta od pszenicy w pszenzycie. Układ prążków na chromosomach zmienia się w poszczególnych gatunkach oraz w obrębie należących do nich odmian.

Vosa [78] analizował 5 odmian uprawnych żyta *Secale cereale* i nie obserwował wyraźnych różnic w prążkowaniu, podczas gdy inni autorzy [5, 15, 57, 58, 81] stwierdzili zmienność w prążkowaniu pomiędzy gatunkami i odmianami. W badaniach Singha i Röbbelena [57] z układu prążków wynikało, że spośród czterech analizowanych gatunków rodzaju *Secale* (*S. vavilovi*, *S. silvestre*, *S. montanum*, *S. africanum*) najmniejsze prążki miał gatunek *Secale silvestre* a największe *Secale cereale*. Ponadto autorzy zaobserwowali różnice w układzie prążków w czterech uprawnych odmianach żyta (Imperial, Petkuser, King II, Transbikal). Istotną różnicę stwierdzono w trabantowym chromosomie odmiany King II, w którym widać było tylko małe prążki w obszarze satelitowym, w przeciwieństwie do wyraźnego prążka u innych odmian. Podobne wyniki uzyskała Weimarck [81] w jednej odmianie i dwóch liniach wsobnych żyta.

Bennett, Gustafson i Smith [5] wykonali kariotypową analizę i pomiary długości chromosomów żyta, oraz określili względną wielkość terminalnych i interkalarnych heterochromatynowych prążków za pomocą Giemsy w kilku gatunkach żyta. Zaobserwowano dużą zmienność międzygatunkową. Chromosomy żyta w *Triticale* ulegały modyfikacji polegającej głównie na zmniejszeniu prążków heterochromatynowych na poszczególnych chromosomach [37].

Chromosomy żyta różnią się od chromosomów tetraploidalnej i heksaploidalnej pszenicy ilością DNA oraz ilością heterochromatyny zabarwionej w postaci prążków-C. Chromosomy żyta mają duże prążki na jednym lub obydwu telomerach, jak również prążki interkalarne.

Chromosomy pszenicy natomiast nie mają prążków telometrycznych lecz małe, interkalarne i centromerowe [80].

Dotychczasowe badania wykazały również polimorfizm prążków w obrębie gatunków a także heterozygotyczność w układzie prążków w obrębie par homologicznych chromosomów żyta [5, 31, 38, 57, 78, 81].

Przy pomocy techniki Giemsy analizowano także jądra interfazowe. Gill i Kimber [13] wykazali, iż podczas interfazy w jądrze żyta były charakterystyczne chromocentra, których liczba dochodziła do 14. Verma i Rees [76] podali, że prążki-C zajmowały 14% całkowitej powierzchni chromosomów metafazowych, co odpowiadało powierzchni zajmowanej przez heterochromatynę w interchromatynie wykrytej w interfazie. Również Singh i Röbbelen [57] oraz Weimarck [81] wykazali, że chromocentra widoczne jako prążki-C na chromosomach metafazowych w mitozie zachowały się w interfazie. Ponadto kształt, wielkość i liczba prążków widocznych w metafazie odpowiadała wielkości chromocentram widocznych w jądrach interfazowych [2].

W badaniach Singha i Röbbelena [57] jądra interfazowe żyta Imperial i King II (*Secale cereale*) wykazały więcej chromocentram niż inne gatunki żyta. Komórki w obrębie rośliny miały zmienną liczbę chromocentram. Redukcję liczby chromocentram w interfazie, w porównaniu z metafazą, przypisywano głównie łączeniu się telomerów. W jądrach profazowych również liczba chromocentram nie zawsze odpowiadała liczbie wybarwionych prążków na telomerach chromosomów [49, 58, 71].

W różny sposób klasyfikowano chromosomy żyta. Heneen [19] identyfikował pojedyncze chromosomy żyta na podstawie pomiarów długości względnej, wartości indeksu ramion oraz obecności wtórnych przewężeń chromosomów mitotycznych, zaliczając je do czterech grup morfologicznych. Do I grupy zaliczył dwie pary chromosomów medialne i submedialne, do II grupy dwie pary chromosomów submedialnych, III grupę stanowiły dwie pary chromosomów z centromerem w położeniu od submedialnego do subterminalnego, a IV grupę chromosomy submedialne z wyraźnym przewężeniem wtórnym.

Evans i Jenkins [12] opracowali morfologię chromosomów żyta w pszenno-żytnich addycyjnych liniach, mających dodatkowe pary lub pojedyncze chromosomy żyta w pszenicy. Autorzy oznaczyli chromosomy rzymskimi cyframi od I do VII. Chromosomy I, VI i VII odpowiadały chromosomom oznaczonym przez Heneena [19] numerami 1, 6 i 7, a chromosomy III, II, V i IV numerom 2, 3, 4 i 5. Kariotyp heksaploidalnego pszenżyta kanadyjskiej odmiany Rosner analizowany był przez Shigenagę, Lartera i Mc Ginnisa [55]. Autorzy na podstawie indeksu ramion oraz wtórnych przewężeń zaliczali chromosomy występujące w komórkach somatycznych do czterech grup morfologicznych. Grupy I, II, III

i IV stanowiły chromosomy odpowiednio: satelitowe (SAT), medialne (M), submedialne i subterminalne.

Lima-de-Faria [33] identyfikował chromosomy żyta w pachytenie, biorąc pod uwagę ich prążki heterochromatynowe przy telomerach. Autor oznaczył chromosomy rzymskimi cyframi od I do VII. Gill i Kimber [13] zaliczyli wszystkie chromosomy żyta do grupy submedialnej. Autorzy ci stwierdzili, że istnieje zadziwiająca zgodność pomiędzy pachytenowymi prążkami opisanymi przez Lima-de-Faria [33], a heterochromatyną odkrytą za pomocą barwienia chromosomów Giemśą. Chromosomy I, II i V okazały się bardzo podobne do chromosomów 4, 3 i 1; chromosomy III i IV do 2 i 7, a VI i VII do 5 i 6.

Hadlaczky i Koczka [18] podzielili chromosomy żyta na metacentryczne i submetacentryczne. Singh i Röbbelen [57] zastosowali podział chromosomów żyta podany przez Levana, Fredga i Sendberga. W zależności od pozycji centromeru i układu prążków barwionych Giemśą autorzy podzielili chromosomy różnych gatunków żyta na trzy grupy. Pierwsza obejmowała trzy pary chromosomów medialnych, druga trzy pary chromosomów submedialnych, uszeregowanych zgodnie ze wzrostem indeksu ramion, a trzecia parę chromosomów trabantowych. W nomenklaturze tych autorów kolejne chromosomy od 1 do 7 odpowiadały numerom I, II, III, IV, VI, VII i V według oznaczeń Lima-de-Faria [33].

Na mapach chromosomów pachytenowych [33] wykazano w przybliżeniu takie samo rozmieszczenie heterochromatyny jak w badaniach Weimarck [81]. Chromosomy żyta oznaczone przez autorkę literami A, B, C, D i G, mające prążki na końcach obydwu ramion odpowiadały kolejno chromosomom II, IV, III, I i V Lima-de-Faria [33]. Zgodnie z klasyfikacją Heneena [19] były podobne do chromosomów 1, 2, 3, 4 i 7. Natomiast chromosomy E i F prawdopodobnie odpowiadały VII i VI klasyfikacji Lima-de-Faria [33] oraz 6 i 5 Heneena [19].

Darvey [8] uszeregował chromosomy żyta zgodnie z ich homeologią w stosunku do pszenicy (1R, 2R, 3R, 4R/7R, 5R, 6R i 7R/4R). Bennett, Gustafson i Smith [5] uważają, że nasze wiadomości na temat homeologii chromosomów pszenicy i żyta są niekompletne, i że niektóre chromosomy żyta mogą zawierać homologiczne segmenty z więcej niż jednej grupy pszenicy. Przypuszczenia swoje autorzy opierają na trwałych translokacjach chromosomów żyta w pszenicy (na przykład translokacji 1B/1R w odmianie Kaukaz i Aurora).

Badania cytologiczne *Triticale* wykazały, iż chromosomy żyta w jądrze *Triticale* (w obecności cytoplazmy teraploidalnej lub heksaploidalnej pszenicy), są morfologicznie nieznacznie zmodyfikowane [44, 67, 75]. Zmiany w morfologii chromosomów żyta zostały także opisane w liniach addycyjnych pszenicy z dodanymi chromosomami żyta [12] oraz w liniach wsobnych żyta [19].

Z wymienionych wyżej badań wynika, że w większości wypadków zmiany dotyczyły chromosomów jąderkotwórczych. Modyfikacje polegały na łączeniu się satelity z ramieniem chromosomu lub na zmniejszeniu się wtórnego przewężenia na tym ramieniu. Ponadto wykazano, że ogólna długość chromosomów żyta w *Triticale* była nieco mniejsza, a chromosomów pszenicy większa niż u wyjściowych form pszenicy i żyta [75]. Obserwowano również zmiany długości pojedynczych chromosomów, głównie 4 i 6 według nomenklatury Heneena [19], w większym stopniu wyrażone w oktoploidalnym niż w heksaploidalnym pszenicy [67].

Zmodyfikowane chromosomy żyta można odróżnić od chromosomów pszenicy w *Triticale*. Przeprowadzono morfologiczną i morfometryczną analizę kariotypów oktoploidalnego *Triticale* [44], heksaploidalnego *Triticale* otrzymanego przez Sanchez-Monge i Nakajima [75], odmiany Rosner o złożonym, mieszańcowym pochodzeniu [55], heksaploidalnego i oktoploidalnego pszenżyta [67], linii nr 110 heksaploidalnego *Triticale* [35] oraz wtórnej heksaploidalnej formy pokolenia  $F_6$  [60].

Merker [37] stwierdził, że wiele obiecujących linii pszenżyta miało mniejszą ilość heterochromatyny niż żyto. Autor przypuszcza, że selekcja na cytogenetyczną stabilność mogła spowodować zmniejszenie wielkości prążków na poszczególnych chromosomach żyta. W badaniach Hadlaczki i Koczka [18] prążki na chromosomach żyta w *Triticale* nie różniły się istotnie od żyta diploidalnego.

Singh i Lelley [56] po raz pierwszy barwili chromosomy żyta w mejozie za pomocą techniki Giemsy. Chromosomy mejozyczne żyta, w zależności od typu prążkowania zaszeregowano do trzech grup, numerując zgodnie z klasyfikacją Heneena [19]. Do grupy I zaliczono biwalenty chromosomów 1, 2 i 3, mających prążki na obu końcach ramion (1 i 2 to chromosomy submetacentryczne, 3 metacentryczny). Grupa II obejmuje chromosomy mające prążki na krótkim ramieniu 4, 5 i 6 (4 i 5 różnią się indeksem ramion, a 6 jest najmniejszym biwalentem spośród tych trzech). Do III grupy zaliczono łatwy do odróżnienia chromosom trabantowy. Analizę mejozycznej koniugacji chromosomów żyta w *Triticale*, przy zastosowaniu techniki Giemsy wykonali również Lelley [27], Schlegel [52] i in..

Wielu genetyków analizowało przyczyny zakłóceń mejozycznych. Niektórzy autorzy [41, 61, 62, 79] sugerowali, że mejozyczna niestabilność *Triticale* spowodowana jest zakłóceniami w KMP podczas mitozy premejozycznej. Znalaziono opóźnienie chromosomy i mikrojądra w cytoplazmie KMP. Zakłócenia te obserwowano zarówno w oktoploidalnym jak i w heksaploidalnym *Triticale*.

Wiernicki i Fursow [83] twierdzą, że główną przyczyną są zaburze-

nia funkcji wrzeciona podziałowego, a Tarkowski [64], że istnieje słaby kontakt chromosomów żyta z włóknami wrzeciona, powstającymi z cytoplazmy kontrolowanej głównie przez chromosomy pszenicy.

Według Szkutiny i Gołubowsko [62] główną rolę w zaburzeniach mejotycznych odgrywa jąderko. Romanow i Orłowa [50] twierdzą, że cytomiksja jest główną przyczyną niestabilności cytogenetycznej.

Scoles i Kaltsikes [54] sądzą, że jest mało prawdopodobne, aby zakłócenia podczas mitozy premejotycznej były główną przyczyną nieregularnych podziałów mejotycznych. Większość dowodów przemawia za tym, iż zakłócenia te są spowodowane czynnikami działającymi podczas mejozy, ponieważ większość KMP rozpoczynających mejozę ma wszystkie chromosomy.

Bennett, Chapman i Riley [4] analizowali czas trwania poszczególnych faz podziału mejotycznego *Triticum aestivum* ( $2n=42$ ), *Secale cereale* ( $2n=14$ ) i oktoploidalnego *Triticale* ( $2n=56$ ). Autorzy twierdzą, że przyczyną zakłóceń jest odpowiednio czas trwania zygotenu, który u badanych form wynosił odpowiednio 3,4, 11,4 i 3,0 h (czas trwania całego podziału mejotycznego wynosił 20,4, 51,2 i 20,7 h). Chromosomy żyta w *Triticale* miały, w porównaniu do chromosomów pszenicy, zbyt krótki okres koniugacji. Niestabilność tę zaobserwowano zarówno w czasie mejozy jak i we wczesnym okresie rozwoju endospermu.

W badaniach długości cyklu mejotycznego Bennett i Kaltsikes [3] zauważyli, że w oktoploidalnym *Triticale* mejoza trwa krócej niż w gatunkach wyjściowych. W *Triticale* heksaploidalnym czas trwania jest pośredni pomiędzy obydwoma wyjściowymi gatunkami. Scoles i Kaltsikes [54] stwierdzili, że czas trwania profazy u oktoploidalnego pszenżyta jest zbyt krótki aby mogła zajść pełna koniugacja chromosomów żyta. W *Triticale* heksaploidalnym czas ten jest dłuższy i korzystniejszy.

Thomas i Kaltsikes [70] oraz Weimarck [82] stwierdzili, że chromosomy żyta w mejozie heksaploidalnego i oktoploidalnego *Triticale* wykazywały zakłócenia w koniugacji. Zachowanie się chromosomów żyta było uzależnione od terminalnej heterochromatyny. Wykazano, że genomy żyta formowały najczęściej biwalenty w postaci prętów a genomy pszenicy w postaci pierścieni. Kilka chromosomów z genomu żyta miało jeden terminalny prążek heterochromatynowy. Biwalenty w postaci prętów były natomiast połączone ramieniem nie mającym prążka terminalnego. Chromosomy żyta, które miały duże prążki terminalne na obu ramionach, pozostawały najczęściej w postaci uniwalentów. Lelley [27] we wtórnym heksaploidalnym *Triticale* wykazał również, że chromosomy żyta formowały przeważnie biwalenty w postaci prętów lub uniwalenty.

Merker [37] w rodzie *Triticale* heksaploidalnego wydzielił linie izo-

geniczne. Linie bez heterochromatyny telomerycznej miały o 23% mniej uniwalentów w metafazie I mejozy w porównaniu z liniami zawierającymi heterochromatynę. W liniach, w których jeden z homologów żyta miał prążek heterochromatynowy a drugi nie, w większości KMP chromosomy łączyły się w biwalenty w postaci prętów lub pozostawały jako uniwalenty. Schlegel [52] w badaniach nad heksaploidalnym i oktoploidalnym *Triticale* wykazał również, że nieprawidłowa koniugacja dotyczyła tych chromosomów, które miały największe prążki heterochromatynowe. Badania te wskazywały, że heterochromatyna odgrywała główną rolę w zakłóceniach mejotycznych w *Triticale*. W diploidalnym życie natomiast, nie stwierdzono różnicy w występowaniu prętów lub uniwalentów pomiędzy liniami ubogimi i zasobnymi w heterochromatynę [53].

Thomas i Kaltsikes [71] badali rośliny *Triticale* odmiany Rosner zawierające telocentryczny chromosom żyta lub pszenicy. Rośliny te krzyżowano wstecznie z ich formami wyjściowymi o pełnym komplecie chromosomów. Analizowano konfiguracje chromosomów barwionych Giem-są w metafazie I mejozy. Chromosomy żytnie występowały jako uniwalenty. W obrębie żytniego genomu ramiona chromosomów z telomeryczną heterochromatyną wykazały stosunkowo słabszą koniugację niż ramiona chromosomów pozbawione heterochromatyny. Telocentryki pszenicy i pozbawione heterochromatyny telocentryki żyta miały najczęściej chiazmy terminalne. Telocentryki żyta z dużymi prążkami na telomerach miały chiazmy usytuowane najbliżej centromerów.

Bullen i Rees [7] podają, że istnieje dodatnia korelacja pomiędzy wielkością chromosomu a zawartością DNA w obrębie tego samego rodzaju. Według Bennetta, Gustafsona i Smitha [5] istnieje pozytywna zależność pomiędzy wielkością prążków-C a zawartością DNA w rodzaju *Secale*. Heterochromatyna zawiera często więcej DNA niż euchromatyna, co stwierdzono na podstawie precyzyjnych pomiarów względnej gęstości optycznej DNA w heterochromatynie i euchromatynie. Porównując procent, jaki prążki-C zajmują na obszarze chromosomów, w stosunku do zawartości DNA wykazano, iż gęstość optyczna DNA w heterochromatynie może być 1,5 raza większa niż w euchromatynie.

Zawartość DNA w genomie form diploidalnych u roślin wyższych jest dodatnio skorelowana z tempem rozwoju komórki (Bennett, Gustafson i Smith [5] za Van't Hofem). Żyto miało około 33% więcej DNA niż największe diploidalne genomy w tetraploidalnej lub heksaploidalnej pszenicy. Wobec tego, wolniejszy cykl mitotyczny chromosomów żyta niż pszenicy, może być związany z różną zawartością DNA w jego diploidalnym genomie [2]. Z uwagi na zależność pomiędzy zawartością DNA a stabilnością cytogenetyczną w *Triticale*, Bennett, Gustafson, i Smith [5] próbowali znaleźć wśród przedstawicieli rodzaju *Secale* ga-

tunki o mniejszej zawartości DNA niż w *Secale cereale*. Wykazano, że takie gatunki występują. Odmiana Petkus Spring (*Secale cereale*), traktowana jako standardowa, zawierała średnio 33,14 pikogramów DNA. Najmniejsza natomiast zawartość DNA, która została stwierdzona w *Secale silvestre* wynosiła 28,85 pikogramów. Stanowi to 87% w stosunku do *Secale cereale*. Autorzy sugerują, że poprawienie stabilności cytogenetycznej *Triticale* możnaby uzyskać poprzez zastosowanie jako form wyjściowych w syntezie *Triticale*, gatunków żyta o mniejszej zawartości DNA, a tym samym mniejszej ilości heterochromatyny telomerycznej niż w życie uprawnym.

Ayonoadu i Rees [1] wykazali, że replikacja DNA w heterochromatynowych telomerach rozpoczyna się i kończy później niż w pozostałej części chromosomu. Wolniejszy cykl mejotyczny żyta, w porównaniu do *Triticale* i pszenicy może mieć zasadnicze znaczenie dla opóźnionych, replikujących telomerów żyta. Dlatego też terminalne, heterochromatynowe prążki żyta mogą być główną przyczyną zakłóceń mejotycznych w *Triticale* [2, 3, 5]. Thomas i Kaltsikes [70] sugerują, że możliwe jest, iż telomery nie mogą włączyć się do koniugacji chromosomowej, dopóki nie zostaną zreplikowane. Nałożenie się w czasie fazy replikacji telomerów żyta z koniugacją chromosomów w zygotenie mejozy może powodować zakłócenie koniugacji w *Triticale*. Pokrywanie się w czasie fazy replikacyjnej telomerów z profazą pszenżyta może zakłócać prawidłową terminalizację chiazm. Biwalenty żyta rozdzielają się przedwcześnie (desynapsis) nie dlatego, że chiazmy terminalizują zbyt szybko, ale dlatego, że chiazmy nie mogą terminalizować we właściwym czasie. Jest to przyczyną powstawania uniwalentów w metafazie I mejozy.

Obecność uniwalentów w metafazie I mejozy heksaploidalnego *Triticale* może być wynikiem desynapsis chromosomów żyta [27]. W mejozie samozapylanego żyta Rees i Thompson [45] stwierdzili częściowe desynapsis, spowodowane redukcją liczby chiazm. Autorzy wykazali, że częstotliwość chiazm i ich terminalizacja w liniach wsobnych żyta są kontrolowane poligenicznie. Na tej podstawie Lelley [27] i Weimarck [82] sądzą, że chromosomy żyta i pszenicy wkomponowane w *Triticale*, powodują rozbitcie kompleksów genowych.

Badania Jonesa [21] miały na celu wyjaśnienie połączeń chromosomów homologicznych żyta podczas metafazy I mejozy, za pomocą techniki Giemsy. Rozmieszczenie prążków w metafazie I oraz anafazie I wykazało, że mejotyczny crossing-over występował w pobliżu terminalnych prążków a więc subterminalnie. Stwierdzono, że wyraźnie terminalne usytuowanie wielu chiazm podczas metafazy I było raczej rezultatem zniekształceń biwalentów, spowodowane spiralizacją lub despiralizacją (pseudoterminalizacją), niż wynikiem terminalizacji chiazm.

Ponieważ pszenica jest gatunkiem samopylnym a żyto obcopylnym, zakłócenia mejotyczne mogą być spowodowane sposobem rozmnażania się gatunków rodzicielskich pszenżyta. Müntzing [41] uważa, że przyczyną niestabilności cytogenetycznej jest samopylność pszenżyta. Chromosomy żyta w *Triticale*, wskutek chowu wsobnego, podlegają zakłóceniom tworząc uniwalenty w mejozie. Formy *Triticale* oparte na wielokrotnie samozapylanej linii żyta były bardziej cytologicznie stabilne i płodne. Dlatego też autor sugeruje, że cytologicznie stabilne linie pszenżyta można uzyskać przez wykorzystanie linii wsobnych żyta w produkcji *Triticale*. Krolow [23] i Weimarck [79] nie zaobserwowali większej regularności w podziałach mejotycznych po zastosowaniu linii wsobnych żyta do wytworzenia *Triticale*. Przywrócenie heterozygotyczności w *Triticale* w stosunku do żyta również nie poprawiło stabilności [82].

Stopień zakłóceń cytologicznych *Triticale* tego samego poziomu ploidalności w znacznym stopniu różni się w zależności od wchodzących w ich skład genotypów form rodzicielskich. Mieszaniec pszenżyta otrzymany przez Krolowa [24], z zastosowaniem gatunku *Secale vavilovi*, miał większe zakłócenia niż *Triticale* wytworzone przy udziale *Secale cereale*. Heksaploidalne pszenżyto otrzymane przez Thomasa i Kaltsikesa [69] przy udziale *Secale montanum* miało znacznie mniej uniwalentów niż *Triticale* z udziałem *Secale cereale*. Genetyczną zmienność i związany z nią różny stopień mejotycznej stabilności w pszenżycie jednego poziomu ploidalności autorzy przypisują heterogeniczności gamet, włączonych w wyjściowe formy zapładnianego krzyżowo komponenta żytniego. Lelley [29] wykazał, że stopień koniugacji chromosomów w pszenżycie był różny, w zależności od genotypowych różnic genomu żyta.

Zakłócenia w koniugacji chromosomów żyta w pszenżycie przypisuje się także działaniu systemu 5B, takiego samego lub podobnego jak w pszenicy miękkiej [47, 69]. Zaobserwowano również zmianę w homeologicznej koniugacji chromosomów pszenicy po dodaniu do niej chromosomów żyta (5R<sup>s</sup>) [48].

Riley i Miller [47] stwierdzili, że redukcja liczb genomów pszenicy w *Triticale* powodowała homeologiczną koniugację chromosomów żyta. Jednocześnie wzrost liczby genomów żyta w stosunku do pszenicy powodował homeologiczną koniugację chromosomów pszenicy. Miller i Riley [39] zaobserwowali, że dwa żytnie genomy w niewielkim stopniu wpływały na tę koniugację, podczas gdy wpływ trzech genomów żyta był bardziej wyraźny. Lelley [26] w mieszańcach oktoploidalnego *Triticale* z żytem wykazał niewielki wzrost homeologicznej koniugacji między chromosomami pszenicy. Autor nie zaobserwował takiej zależności w mieszańcach heksaploidalnego *Triticale* z żytem. W haploidalnym *Triticale* homeologiczna koniugacja pomiędzy chromosomami pszenicy nie

przyczyniła się do niehomologicznej koniugacji w genomie żytnim [28]. W haploidalnym życie natomiast stwierdzono taką koniugację [32]. Dhalliwal, Gill i Waines [10] w oktoploidalnym *Triticale* wykazali, że chromosomy żytnie koniugowały z pszenicznymi z częstotliwością 0,72 chromosomu na komórkę. Niehomologiczne połączenia pomiędzy chromosomami żyta występowały z jeszcze mniejszą częstotliwością.

Lelley [28, 30] badał wpływ chromosomów żyta na lokalizację chiazm w chromosomach pszenicy. Początkowe badania wykazały, że w *Triticale* genotyp żyta może wpływać na liczbę chiazm w chromosomach pszenicy. Ponadto różne genotypy żyta wpływały na tworzenie chiazm pomiędzy homeologicznymi chromosomami pszenicy i wywierały różny wpływ na pozycję chiazm w biwalentach pszenicy. Genotyp żytni mający terminalne chiazmy wpływał na bardziej terminalną lokalizację chiazm w biwalentach pszenicy.

Tarkowski i Otłowska [66] otrzymali formę alloautoploidalnego *Triticale*, zawierającą 56 chromosomów, w tym 28 pszenicy i 28 żyta. Badania cytologiczne tej formy wykazały, że chromosomy żyta pomimo poczwórnej liczby, nie tworzyły kwadriwalentów lecz biwalenty i uniwalenty. Chromosomy żyta znajdowały się pod wpływem genomów pszenicy, które warunkują biwalentną koniugację chromosomów w pszenicy [65].

Według Driscoll [11] system genetyczny regulujący koniugację meiotyczną w poliploidach jest złożony. W pszenicy nie tylko system 5B ale i inne geny, leżące na chromosomach 3A, 3B i 3D są odpowiedzialne za prawidłową koniugację wszystkich chromosomów.

Stabilność meiotyczna heksoploidalnego *Triticale* może być zróżnicowana przez wzajemne oddziaływanie cytoplazmy i jądra. Müntzing [41] przypuszcza, że przyczyną zakłóceń meiotycznych i częściowej sterylności *Triticale* może być dysharmonia pomiędzy cytoplazmą pszenicy i jądrem żyta. Według Mc Key'a [34] wprowadzenie cytoplazmy heksaploidalnej pszenicy do pszenżyta jest korzystne. Cytoplazma ta ma przypuszczalnie szerszy zakres możliwości adaptacyjnych niż cytoplazma tetraploidalnej pszenicy.

Wielu badaczy udowodniło przewagę wtórnych form heksaploidalnego *Triticale* nad pierwotnymi. Sisodia i Mc Ginnis [59] wykazali, że formy wtórne miały bardziej regularne podziały niż formy pierwotne. Autorzy tłumaczą to lepszym przystosowaniem genomów A i B heksaploidalnej pszenicy do genomu R oraz łatwiejszym zaadoptowaniem się jądra i cytoplazmy o tym samym stopniu ploidalności. Thomas i Kalksikes [70] wykazali również, że pszenżyto zawierające genomy AABB pochodzące od heksaploidalnej pszenicy miało większą stabilność meiotyczną w obecności cytoplazmy heksaploidalnej pszenicy.

Hsam i Larter [20] analizowali linie, różniące się cytoplazmą pochodzącą od heksaploidalnej lub tetraploidalnej pszenicy. Autorzy wykazali, że linie zawierające cytoplazmę heksaploidalnej pszenicy miały znacznie mniejszą liczbę uniwalentów w komórce i wyższą płodność. Cytoplazma heksaploidalnej pszenicy poprawia nie tylko regularność mejozy, płodność, plenność i wypełnienie ziarniaków lecz także zwiększa zawartość aminokwasów, białek i RNA w porównaniu z *Triticale* zawierającym cytoplazmę tetraploidalnej pszenicy.

Merker [36] poprzez wykonanie krzyżowań odwrotnych nie wykazał istotnego wpływu cytoplazmy na zakłócenia w mieszańcach. Stwierdzono również, że pochodzenie cytoplazmy pszenicy nie wpływa na układ prążków heterochromatynowych na chromosomach żyta [57].

Jouve, Soler i Saiz [22] porównywali zakłócenia w podziałach mejotycznych dwóch form różniących się cytoplazmą pochodzącą od pszenicy względnie od żyta. Niewielkie różnice pomiędzy rodami wystąpiły tylko w diakinezie i metafazie I a wzrastały w anafazie I i w tetradach. Jakkolwiek nie stwierdzono istotnych różnic pomiędzy analizowanymi rodami, większa regularność wystąpiła w rodach zawierających żytnią cytoplazmę.

Stwierdzono, że środowisko może wpłynąć na przebieg mejozy i aneuploidalność w *Triticale* [24, 25, 35, 63]. Niektórzy autorzy [35, 41] wymieniają również wpływ czynników fizjologicznych.

Zakłócenia mejotyczne, będące jednym z podstawowych problemów w hodowli *Triticale*, powstają na skutek działania wielu czynników. Na ten temat istnieje wiele hipotez, z których żadna nie jest powszechnie przyjęta.

Nieregularność mejotyczna *Triticale* prowadzi do wytwarzania aneuploidalnych gamet. Wyniki Boyda, Sisodii i Lartera [6], a także Merkera [35] wskazują, że częstotliwość roślin aneuploidalnych w potomstwach roślin euploidalnych była niższa od oczekiwanej na podstawie badań zakłóceń mejozy. Autorzy [6] przypisują to trzem możliwym czynnikom: 1) przekazywanie aneuploidalnych gamet męskich na potomstwo jest niskie, 2) częstotliwość aneuploidalnych gamet żeńskich jest niższa od oczekiwanej, wynikającej z ekstrapolacji mikrosporogenezy do makrosporogenezy, 3) istnienia negatywnej selekcji w stosunku do aneuploidalnych komórek jajowych zdolnych do funkcjonowania.

Analiza liczby chromosomów w potomstwie roślin przenżyta wykazała, że nie wszystkie aneuploidalne gamety mają zdolność uczestniczenia w zapłodnieniu [23, 42, 43, 61, 77]. Stwierdzono, iż większość funkcjonalnych gamet męskich była euploidalna, z powodu ostrej selekcji na korzyść pyłku euploidalnego. Gamety żeńskie mogły funkcjonować przy wyższych stopniach aneuploidalności i nie podlegały selekcji [42].

Pieritz [43] porównał zdolność męskich i żeńskich gamet do przekazywania aneuploidalności, krzyżując wzajemnie dwie oktoploidalne linie z heksaploidalnym partnerem testującym. Autor wykazał, że komórki jajowe funkcjonowały normalnie, pomimo zróżnicowanej liczby chromosomów. Ziarna pyłku natomiast, w 91,5% przekazywały normalny komplet chromosomów, pozostałe zaś miały liczbę chromosomów mniejszą lub większą od 1. Pyłek pozbawiony jednego z chromosomów był mniej żywotny niż pyłek o normalnej liczbie chromosomów. Stąd monosomiczność przeważnie jest przekazywana przez gamety żeńskie.

Tsuchiya i Larter [73] rozpatrywali zdolność przenoszenia monosomiczności na poziomie heksaploidalnego *Triticale*. Rośliny o  $2n=41$  chromosomach wykorzystane jako forma mateczna w krzyżowaniu z roślinami disomicznymi dały w potomstwie 58,5% monosomików i 34,8% disomików, natomiast wykorzystane jako zapylacze dały w potomstwie 22,8% monosomików i 65,4% disomików. Wyniki te świadczą o ostrej selekcji monosomicznych gamet męskich i o tym, że przeważnie gamety żeńskie przekazują monosomiczność. Transmisja 20 chromosomowych gamet żeńskich w *Triticale* była niższa a męskich wyższa, niż odpowiednich gamet w monosomikach pszenicy [40].

Niektóre chromosomy, szczególnie 1B, przenoszone były przez komórkę jajową z różną zdolnością. Morris i Sears [40] donieśli o zróżnicowanym stopniu przekazywania różnych monosomików w heksaploidalnej pszenicy, szczególnie przez pyłek, a także przez komórkę jajową. Zaobserwowano podobne częstotliwości przenoszenia dla monosomików każdej z homeologicznych grup zawierających chromosomy jąderkotwórcze. Jednakże w *Triticale* Darvey i Larter [9] stwierdzili, że potomstwo samozapylanego monosomika 1B zawierało więcej nullisomików niż inne linie monosomiczne. Według Scolesa i Kaltsikesa [54] przenoszenie aneuploidalności przez ziarna pyłku zależy od wzajemnego powiązania pomiędzy poszczególnymi chromosomami. Różnice w tolerancji aneuploidalnych gamet męskich i żeńskich przenżyta są związane z cyklem mikrosporogenezy i makrosporogenezy. Ziarna pyłku wykorzystują głównie swoje rezerwy pokarmowe. Komórki jajowe natomiast są dożywiane przez roślinę rodzicielską.

Według Rigina i Orłowej [46] czynnikami sprzyjającymi eliminacji niekorzystnych genotypów są: 1) zanikanie ziarn pyłku z najbardziej nieodpowiednim składem chromosomów w gametach, 2) opóźnienie lub zatrzymanie wzrostu łagiewek pyłkowych, 3) niezdolność aneuploidalnych plemników do przenikania do komórki jajowej i łączenia się z jej jądrem. Również inne mechanizmy regulujące mogą sprzyjać formowaniu zbalansowanych kombinacji chromosomowych w zygotach. W sporofitowym stadium rozwoju roślin takim mechanizmem regulującym

jest degeneracja endospermu i zarodka z niestabilną liczbą chromosomową. Populacja *Triticale* pod względem liczby chromosomów, w porównaniu do stopnia aneuploidalności ziarna pyłku pozostaje względnie jednorodna.

Gruszecka [16] analizowała mejozę w roślinach aneuploidalnych pszenżyta. Linie aneuploidalne, w stosunku do disomików, wykazały istotnie większe zakłócenia w mejozie. W miarę zwiększania się liczby brakujących chromosomów z reguły występowały większe zakłócenia i spadek żywotności pyłku oraz płodności roślin.

Mejotyczna nieregularność *Triticale* występuje na wszystkich poziomach ploidalności. Krolow [24] przypuszczał, że w genomie *Triticale* nie koniugują i są eliminowane głównie chromosomy żyta. Autor założył, że ta tendencja jest różna na różnych poziomach ploidalności. Heksaploidalne formy są bardziej stabilne niż oktoploidalne. Genomy A i B tetraploidalnych pszenic nie wpływają negatywnie na koniugację chromosomów żyta. Jednak w genomie D *Triticum aestivum* są geny, ujemnie wpływające na ten proces, co w konsekwencji prowadzi do eliminacji chromosomów żyta.

Sanchez-Monge [51] w ciągu ośmiu lat analizował amfiploidy powstałe przez krzyżowanie *Triticum durum*, *Triticum dicoccoides* i *Triticum dicoccum* z *Secale cereale* i doszedł do wniosku, że stopień zakłóceń w mejozie oktoploidalnego i heksaploidalnego *Triticale* jest przybliżony. W pylnikach heksaploidalnych form autor wykazał 70—80% komórek z uniwalentami. Średnia ich liczba wynosiła 1,9 z rozpiętością od 1 do 10. U oktoploidalnych form było 60% KMP z uniwalentami, przy średniej ich liczbie 2,3 na jedną komórkę. Badania wykazały, że mechanizm zakłócający koniugację chromosomów żyta działa z jednakową siłą u amfiploidów zawierających różne gatunki pszenic.

Większość autorów podziela pogląd, że cytologiczna stabilność *Triticale* różnych poziomów ploidalności jest odmienna. Müntzing [41] przypisuje to różnym ilościowym proporcjom genomów pszenicy i żyta. Otrzymany przez autora dekaploidalny amfiploid, powstały przez skrzyżowanie oktoploidalnego *Triticale* z żytem tetraploidalnym (stosunek genomów pszenicy do żyta 6:4) wykazywał znacznie większe zakłócenia niż oktoploidalne formy (odpowiedni stosunek 6:2). Autor przypuszczał, że liczba chromosomów żyta w stosunku do chromosomów pszenicy w dekaploidalnym *Triticale* jest zbyt duża. W genomach heksaploidalnego pszenżyta liczba ta jest podobna (odpowiednio 4:2), niemniej wśród badaczy przeważa pogląd o większej stabilności cytologicznej pierwotnego heksaploidalnego *Triticale* niż pierwotnego oktoploidalnego. Wtórne oktoploidalne formy *Triticale* są znacznie bardziej stabilne niż pierwotne, a stabilność niektórych z nich dorównuje formom heksaploidalnym. Pie-

ritz [43] stwierdził, że heksaploidalne przenziyto zawierające średnio 5,76% KMP z uniwalentami jest prawie tak stabilne jak pszenica zwyczajna, zawierająca od 7 do 17% KMP z uniwalentami.

Müntzing [41] i Krolow [24] wyjaśniali różnice w stabilności między oktoploidalnym i heksaploidalnym *Triticale* istnieniem bariery ploidalności. Za optymalny stopień przyjęto liczbę chromosomów pszenicy zwyczajnej  $2n=42$ , która ustaliła się u pszenicy w procesie ewolucji. Zgodnie z tą hipotezą, u form mających większą liczbę chromosomów, należy oczekiwać zakłóceń w mejozie z tendencją powrotu do tego optymalnego poziomu.

Mejotyczna niestabilność *Triticale* powoduje zróżnicowane stopnie aneuploidalności w dużych populacjach. Niestabilność cytologiczna jest różna, w zależności od stopnia ploidalności. W pszenicy oktoploidalnym ( $2n=8x=56$ ) stwierdzono wysoki udział roślin aneuploidalnych. Vettel [77] doniósł o występowaniu aneuploidów w pierwotnych liniach odmian Rimpau i Meister oraz kilku liniach mutacyjnych. Liczby chromosomów i częstotliwość aneuploidów w rodach były różne. Autor podaje średnio 31,0% aneuploidów, z wahaniami od 0 do 43%. Według Krolowa [23] procent aneuploidów w pierwotnych rodach wynosił 83,3 (30—100%). Liczba chromosomów określona w 306 roślinach 35 rodów była zróżnicowana od  $2n=41$  do  $2n=58$ . Znaleziono jedną roślinę z  $2n=28$  chromosomami (polihaploid) i jedną z  $2n=62$  chromosomami (hipotriploid). Według Szkutiny [61] procent aneuploidów wynosił od 50 do 80. Müntzing [41] dla sześciu linii hodowlanych podaje od 10,5 do 42,6% aneuploidów (przed selekcją od 40,0 do 47,7%). Weimarck [79] analizowała pięć pierwotnych i dziewięć rodów wyselekcjonowanych z mieszańców wtórnych. Średnia częstotliwość aneuploidów wynosiła 68,9% w pierwotnych i 50,0% we wtórnych rodach.

Heksaploidalne formy ( $2n=6x=42$ ), w porównaniu do form oktoploidalnych, wykazują często mniejsze zakłócenia, niższą częstotliwość i zmienność liczby chromosomów. W *Triticale* Nakajima, badanym przez Tarkowskiego [63], stwierdzono 32,7% aneuploidów z przewagą hipoploidów (21,8%). Według Lartera [25] liczba aneuploidów w 30 wtórnych rodach heksaploidalnego pszenicyta wynosiła od 10 do 15%, średnio 11,5%. Większość aneuploidalnych roślin była hipoploidami. Tsuchiya i Larter [74] w 35 wtórnych rodach znaleźli 15,2% aneuploidalnych roślin z przewagą hipoploidów (11,1%). Szkutina [61] w pięciu liniach pierwotnego i dwunastu wtórnego heksaploidalnego *Triticale* wykazała od 12,0 do 87,7% komórek z zakłóceniami w mejozie i od 6,2 do 15,5% komórek w mitozie. Merker [35] w ośmiu liniach stwierdził od 2,7 do 18,0% (średnio 8,3%) aneuploidów, z przewagą hipoploidów. Tarkowski, Stefanowska i Gruszecka [68] we wtórnych formach zaobserwowali zmniejszenie

się udziału aneuploidów z 16,1 w  $F_6$  do 8,3% w  $F_7$ . Według Gustafsona [17] najlepsze linie wtórnego heksaploidalnego *Triticale* miały jeszcze ciągle w potomstwie około 7—10% aneuploidów. Gruszecka [14] wykazała, że również w potomstwie roślin disomicznych ( $2n=42$ ) wtórnych form pszenżyta udział aneuploidów wynosił średnio 8,0% (w populacji 13,6%).

Próby Tsuchiya i Lartera [74] mające na celu obniżenie udziału aneuploidów u form heksaploidalnych, poprzez selekcję w potomstwie euploidów, nie dały wyraźnych rezultatów. W każdej z ośmiu badanych linii aneuploidy stanowiły średnio 8,8% czyli tylko nieznacznie mniej niż w populacji wyjściowej. W pokoleniu 8—10 stosunek roślin aneuploidalnych do euploidalnych w populacji stabilizuje się. Autorzy stwierdzili brak istotnej różnicy w częstotliwości aneuploidów w materiale pochodzącym z populacji, w porównaniu do potomstwa roślin euploidalnych.

Małe nasiona dają znacznie większy udział aneuploidów niż większe nasiona wielu diploidalnych gatunków roślin. Na tej podstawie Tsuchiya [72] wysiał nasiona 9 wtórnych rodów heksaploidalnego *Triticale*, w trzech klasach wielkości nasion (L-duże, M-średnie i S-małe), biorąc za podstawę klasyfikacji masę 1000 ziarniaków. Częstotliwość aneuploidów w klasach L, M i S wynosiła odpowiednio 12,4, 22,3 i 25,8%. W badaniach prowadzonych przez Lartera [25] proporcja aneuploidów była większa w populacji składającej się z małych nasion niż z dużych. Selekcjonowanie większych nasion dałoby wyższą produktyjność.

Z powyższego przeglądu prac badawczych wynika, że problem stabilności cytogenetycznej *Triticale* jest bardzo skomplikowany. Zakłócenia mejotyczne będące jednym z podstawowych problemów w hodowli *Triticale* powstają na skutek działania wielu czynników. Na ten temat istnieje wiele hipotez, z których żadna nie jest powszechnie przyjęta. Zakłócenia te prowadzą do powstania aneuploidalnych gamet, a w konsekwencji roślin. Aneuploidalność przenoszona jest głównie przez gamety żeńskie. Udział aneuploidów jest odmienny na różnych poziomach ploidalności. Aneuploidy powstają nawet w potomstwie euploidalnych roślin. Selekcjonowanie większych nasion z populacji *Triticale* zmniejszyłoby udział aneuploidów i dałoby wyższą produktyjność.

Technika barwienia chromosomów żyta i pszenicy w *Triticale* metodą Giemsy niewątpliwie przyczyni się do szybszego rozwiązania powyższych problemów. Technika ta pozwala na identyfikację chromosomów żyta na podstawie analizy wielkości i układu prążków heterochromatynowych. Chromosomy żyta, mimo iż ulegają pewnym modyfikacjom w pszenżycie można odróżnić od chromosomów pszenicy. Klasyfikacja chromosomów żyta, uwzględniająca ich homeologię w stosunku do pszenicy, najczęściej ostatnio stosowana, prawdopodobnie nie jest ostateczna, gdyż

niektóre chromosomy żyta mogą zawierać homologiczne segmenty z więcej niż jednej grupy pszenicy.

Jakkolwiek problem stabilności cytogenetycznej jest bardzo trudny do rozwiązania w hodowli *Triticale*, to jednak ostatnie osiągnięcia w tej dziedzinie wskazują, że istnieje możliwość otrzymania form o dobrej stabilności cytogenetycznej, płodności i plenności.

#### LITERATURA

1. Ayonoadu U.W., Rees H.: DNA synthesis in rye chromosomes. *Heredity* 30, 233—240, 1973.
2. Bennett M.D.: The duration of meiosis. *Brit. Soc. Develop. Biol. Symp. Cambridge University Press*. 111—131, 1973.
3. Bennett M.D., Kaltsikes P.J.: The duration of meiosis in a diploid rye, a tetraploid wheat, and the hexaploid *Triticale* derived from them. *Can. J. Genet. Cytol.* 15, 671—679, 1973.
4. Bennett M.D., Chapman V., Riley R.: The duration of meiosis in pollen mother-cells of wheat, rye and *Triticale*. *Proc. Roy. Soc. London, B*, 178, 259—275, 1971.
5. Bennett M.D., Gustafson J.P., Smith J.B.: Variation in nuclear DNA in the genus *Secale*. *Chromosoma (Berl.)* 39, 93—100, 1977.
6. Boyd W.J.R., Sisodia N.S., Larter E.N.: A comparative study of the cytological and reproductive behaviour of wheat and *Triticale* subjected to two temperature regimes. *Euphytica* 19, 490—497, 1970.
7. Bullen M.R., Rees H.: Nuclear variation in *Avena*. *Chromosoma (Berl.)* 39, 93—100, 1972.
8. Darvey N.L.: Genetics of seed shrivelling in wheat and *Triticale*s. *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp., Mo. Agr. Exp. Stn., Columbia, Mo.*, 155—160, 1973.
9. Darvey N.L., Larter E.N.: Monosomic segregation in hexaploid *Triticale* c.v. 'Rosner'. *Eur. Wheat Aneupl. Conf. Newsletter* 4, 70, 1973.
10. Dhalival H.S., Gill B.S., Waines J.G.: Analysis of induced homoeologous pairing in a ph mutant wheat × rye hybrid. *Heredity* 68, 206—209, 1977.
11. Driscoll C.J.: Genetic suppression of homoeologous chromosome pairing in hexaploid wheat. *Can. J. Genet. Cytol.* 14, 39—42, 1972.
12. Evans L.E., Jenkins B.C.: Individual *Secale cereale* chromosome additions to *Triticum aestivum*. I. The addition of individual 'Dakold' fall rye chromosomes to 'Kharkov' winter wheat and their subsequent identification. *Can. J. Genet. Cytol.* 2, 205—215, 1960.
13. Gill B.S., Kimber G.: The Giemsa C-banded karyotype of rye. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71, 1247—1249, 1974.
14. Gruszecka D.: Cytogenetyka aneuploidalnych roślin *Triticale* 6x. I. Aneuploidalność. *Annales, Sectio E (w druku)*.
15. Gruszecka D.: Cytogenetyka aneuploidalnych roślin *Triticale* 6x. II. Identyfikacja chromosomów. *Annales, Sectio E (oddane do druku)*.
16. Gruszecka D.: Cytogenetyka aneuploidalnych roślin *Triticale* 6x. III. Mejoza, żywotność i wielkość ziarn pyłku oraz analiza liczby ziarniaków i płodności roślin. *Annales, Sectio E (oddane do druku)*.
17. Gustafson J.P.: The evolutionary development of *Triticale*: The wheat-rye hybrid. *Evolutionary Biology* 9, 107—135, 1976.
18. Haďlaczky G.J., Koczka K.: C-banding karyotype of rye from hexaploid *Triticale*. *Cereal Res. Comm.* 2, 4, 193—200, 1974.

19. Heneen W.K.: Chromosome morphology in inbred rye. *Hereditas* 48, 182—200, 1962.
20. Hsam S.L.K., Larter E.N.: Effects of inbreeding on *Triticale* selected for two levels of fertility and chiasma frequency. *Crop Science* 14, 213—215, 1974.
21. Jones G.H.: Giemsa C-banding of rye meiotic chromosomes and the nature of „terminal” chiasmata. *Chromosoma (Berl.)* 66, 45—57, 1978.
22. Jouve N., Soler C., Saiz G.: Cytoplasmic influence on the meiosis of 6x — *Triticale*. *Z. Pflanzenzüchtg.* 78, 124—134, 1977.
23. Krolow K.D.: Aneuploidie und Fertilität bei amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden (*Triticale*). I. Aneuploide und Selection auf Fertilität bei oktoploiden *Triticale*-Formen. *Z. Pflanzenzüchtg.* 48, 177—196, 1962.
24. Krolow K.D.: Aneuploide und Fertilität bei amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden (*Triticale*). III. Aneuploidie Fertilitäts und Halmlängenuntersuchungen an hexaploiden *Triticale*-Stämmen. *Z. Pflanzenzüchtg.* 55, 105—138, 1966.
25. Larter E.N.: *Triticale*. *Agr. Inst. Rev.* 23, 12—15, 1968.
26. Lelley T.: Genic control of pairing of rye chromosomes in *Triticale*. *Z. Pflanzenzüchtg.* 75, 24—29, 1975a.
27. Lelley T.: Identification of univalents and rod bivalents in *Triticale* with giemsa. *Z. Pflanzenzüchtg.* 75, 252—256, 1975b.
28. Lelley T.: Effect of nulli/tetrasomic combinations of wheat chromosomes on the pairing of rye chromosomes in *Triticale*. *Z. Pflanzenzüchtg.* 77, 89—99, 1976a.
29. Lelley T.: Induction of homoeologous pairing in wheat by genes of rye, suppressing chromosome 5B effect. *Can. J. Genet. Cytol.* 18, 485—489, 1976b.
30. Lelley T.: The influence of the genome on chiasma localization in the wheat chromosomes of *Triticale*. *EUCARPIA, Meeting of Cereal Section on Triticale in Radzików, Poland*, 4, 1979.
31. Lelley T., Josifek K., Kaltsikes P.J.: Polymorphism in the Giemsa C-banding pattern of rye chromosomes. *Can. J. Genet. Cytol.* 20, 307—312, 1978.
32. Levan A.: Studies on the meiotic mechanism of haploid rye. *Hereditas* 28, 177—211, 1942.
33. Lima-de-Faria A.: Chromomere analysis of the chromosome complement of rye. *Chromosoma* 5, 1—68, 1952.
34. Mac Key J.: Mutagenic response in *Triticum* at different levels of ploidy. *Proc. 1st Int. Wheat Genet. Sym., Winnipeg, Manitoba*, 88—111, 1958.
35. Merker A.: Cytogenetic investigations in hexaploid *Triticale*. I. Meiosis, aneuploidy and fertility. *Hereditas* 68, 281—290, 1971.
36. Merker A.: Cytogenetic investigations in hexaploid *Triticale*. II. Meiosis and fertility in F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub>. *Hereditas* 73, 285—290, 1973.
37. Merker A.: The sytogenik effect of heterochromatin in hexaploid *Triticale*. *Hereditas* 83, 215—222, 1976.
38. Miazga D., Tarkowski C., Chrzastek M., Gruszecka D.: An analysis of heterochromatin bands in the chromosomes on the rye varieties Tetra-Czesławickie, Tetra-Lubelskie and *Triticale* Nakajima using Giemsa technique. *Genetica Polonica* 22, 2, 141—147, 1981.
39. Miller T.E., Riley R.: Meiotic chromosome pairing in wheat-rye combinations. *Genet. Iber.* 24, 241—250, 1972.
40. Morris R., Sears E.R.: The cytogenetics of wheat and its relatives. In *Wheat and Wheat Improvement* 13, 19—87, 1967.

41. Müntzing A.: *Triticale* results and problems. (Supplement X to Journal of Plant Breeding) Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 103, 1979.
42. O'Mara J.G.: The cytogenetics of *Triticale*. The Bot. Rev. XIX, 10, 587—605, 1953.
43. Pieritz W.J.: Untersuchungen über die Ursachen der Aneuploidie bei amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden und über die Funktionsfähigkeit ihrer männlichen und weiblichen Gameten. Z. Pflanzenzüchtg. 56, 27—69, 1966.
44. Pieritz W.J.: Elimination von chromosomen in amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden (*Triticale*). Z. Pflanzenzüchtg. 64, 90—109, 1970.
45. Rees H., Thompson J.B.: Genotypic control of chromosome behaviour in rye. III. Chiasma frequency in homozygotes and heterozygotes. Heredity 10, 409—424, 1956.
46. Rigin B.W., Orłowa I.N.: Pszeniczno-rżanyje amphidiploidy. Izdatielstwo Kołos, 279, 1977.
47. Riley R., Miller T.E.: Meiotic chromosome pairing in *Triticale*, Nature 227, 82—83, 1970.
48. Riley R., Champan V., Miller T.E.: The determination of meiotic pairing. Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp., Mo. Agr. Exp. Stn., Columbia, Missouri, 731—738, 1973.
49. Rogalska S.: Rozmieszczenie heterochromatyny w chromosomach kilku odmian diploidalnego żyta *Secale cereale* (L.). Hod. Roślin, Biul. Branz. Hod. Roślin i Nas. 5/6, 7—10, 1978.
50. Romanow I.D., Orłowa I.N.: Cytomiks i jego posliedstwa w mikrosporocitach *Triticale*. Genetica VII, 12, 1971.
51. Sanchez-Monge E.: Hexaploid *Triticale*. Proc. 1st Int. Wheat Genet. Symp., Winnipeg Public 1958 Press Ltd., 181—194, 1959.
52. Schlegel R.: Untersuchungen zum chromosomalen Paarungsverhalten beim hexa- und oktoploiden *Triticale* mit Hilfe der Giemsa-Technik. Arch. Züchtungsfoesch. 8, 1, 1—11, 1978.
53. Schlegel R., Friedrich I.: Erste Untersuchungen zum meiotischen Paarungsverhalten Giemsa-markierter Chromosomen des diploiden Roggens (*Secale cereale* L.). Biol. Rundschau 13, 300—305, 1975.
54. Scoles G.J., Kaltsikes P.J.: The cytology and cytogenetics of *Triticale*. Z. Pflanzenzüchtg. 73, 13—43, 1974.
55. Shigenaga S., Larter E.N., Mc Ginnis R.C.: Identification of chromosomes contributing to aneuploidy in hexaploid *Triticale*, cultivar 'Rosner'. Can. J. Genet. Cytol. 13, 592—596, 1971.
56. Singh R.J., Lelley T.: Giemsa banding in meiotic chromosomes of rye, *Secale cereale* L. Z. Pflanzenzüchtg. 75, 85—89, 1975.
57. Singh R.J., Röbbelen G.: Comparison of somatic banding patterns in several species of rye. Z. Pflanzenzüchtg. 75, 270—285, 1975.
58. Singh R.J., Röbbelen G.: Giemsa banding technique reveals deletions within rye chromosomes in addition lines. Z. Pflanzenzüchtg. 76, 11—18, 1976.
59. Sisodia S.N., Mc Ginnis R.C.: Importance of hexaploid wheat germ-plasm in hexaploid *Triticale* breeding. Crop Science 10, 161—162, 1970.
60. Stefanowska G.: Cytogenetic studies on *Triticale* and its hybrids with rye and wheat. I. Identification of chromosomes in hexaploid *Triticale*. Genetica Polonica 18, 3, 209—215, 1977.
61. Szkutina F.M.: Citologiczeskij analiz 42-chromosomowych pszeniczno-rżanych amfidiploidow. Genetica 4, 11, 16—30, 1969.
62. Szkutina F.M., Gołubowskaja I.N.: Mechanizmy naruszenija mejoza

- u pszeniczno-rzanych i niepołnych pszeniczno-pyriejnych amfidiploidów. Otdaliennaja gibridizacja rastienij. Naucznyje trudy Izd. Kołos, Moskwa, 310—326, 1970.
63. Tarkowski C.: Aneuploidy, disturbances in PMC meiosis and plant fertility in *Triticale* Nakajima. *Genetica Polonica* 9, 3/4, 87—97, 1968.
  64. Tarkowski C.: Diploidyzacja u roślin poliploidalnych. *Biul. Inst. Hod. i Aklim. Roślin* 1—2, 13—16, 1970.
  65. Tarkowski C.: *Triticale*, cytogenetyka, hodowla i uprawa. *Roczniki Nauk Rolniczych*, Warszawa 1975.
  66. Tarkowski C., Otłowska D.: Badania nad heksaploidalnym *Triticale* i jego mieszańcami z żytem i pszenicą. *Hod. Roślin Aklim. Nas.* 12, 5, 577—593, 1968.
  67. Tarkowski C., Stefanowska G.: Chromosome morphology in the genome of rye *Secale cereale* L. and in *Triticale* 6x and 8x. *Genetica Polonica* 13, 1, 83—89, 1972.
  68. Tarkowski C., Stefanowska G., Gruszecka D.: Disturbances at meiosis in *Triticale* (8x×6x). *Genetica Polonica* 15, 3, 215—222, 1974.
  69. Thomas J.B., Kaltsikes P.J.: Chromosome pairing in hexaploid *Triticale*. *Can. J. Genet. Cytol.* 13, 621—624, 1971.
  70. Thomas J.B., Kaltsikes P.J.: A possible effect of heterochromatin on chromosome pairing. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* 71, 2787—2790, 1974.
  71. Thomas J.B., Kaltsikes P.J.: The genomic origin of the unpaired chromosomes in *Triticale*. *Can. J. Genet. Cytol.* 18, 687—700, 1976.
  72. Tsuchiya T.: Frequency of euploids in different seed size classes of hexaploid *Triticale*. *Euphytica* 22, 592—599, 1973.
  73. Tsuchiya T., Larter E.N.: Chromosome variations in the progenies of crosses between aneuploids and euploids. *Wheat Inf. Serv.* 28, 16—18, 1969a.
  74. Tsuchiya T., Larter E.N.: Chromosome stability in some hexaploid strains of *Triticale*. *Crop Science* 9, 235—236, 1969b.
  75. Tudose I.: Caryotypes study of some plant amphidiploides. 2. Comparative analysis of the caryotypes of amphidiploid *Triticale* (2n=42) and its parental forms. *Genetica comunicari* 1, 175—190, 1972.
  76. Verma S.C., Rees R.: Giemsa staining and the distribution of heterochromatin in rye chromosomes. *Heredity* 32, 118—122, 1974.
  77. Vettel F.K.: Mutationsversuche an Weizen-Roggen-Bastarden (*Triticale*). II. Zytologische Untersuchungen und Fertilitätsbestimmungen an *Triticale* Rimpau and einigen Mutanten. *Züchter* 30, 181—189, 1960.
  78. Vosa C.: The basic karyotype of rye (*Secale cereale*) analysed with giemsa and fluorescence methods. *Heredity* 33, 403—408, 1974.
  79. Weimarck A.: Cytogenetic behaviour in octoploid *Triticale*. I. Meiosis, aneuploidy and fertility. *Hereditas* 74, 103—118, 1973.
  80. Weimarck A.: Elimination of wheat and rye chromosomes in a strain of octoploid *Triticale* as revealed by Giemsa banding technique. *Hereditas* 77, 281—286, 1974.
  81. Weimarck A.: Heterochromatin polymorphism in the rye karyotype as detected by the Giemsa C-banding technique. *Hereditas* 79, 293—300, 1975a.
  82. Weimarck A.: Cytogenetic behaviour in octoploid *Triticale*. II. Meiosis with special reference to chiasma frequency and fertility in F<sub>1</sub> and parents. *Hereditas* 80, 121—130, 1975b.
  83. Wiereczko Ł.I., Fursow W.I.: Citoembriologiczeskij analiz pszenno-rzanych gibridow. *S-ch. biologija* 5, 6, 814—848, 1970.