

STANISŁAW MUSZYŃSKI

## PROBLEMATYKA OGÓLNA RADIACYJNEJ HODOWLI ROŚLIN

Żywiolowy rozwój radiacyjnej hodowli roślin datuje się od roku 1954, kiedy to hodowcy szwedzcy przedstawili wyniki, jakie uzyskali w swych pracach hodowlanych, stosując indukowanie zmian dziedzicznych przy pomocy promieni jonizujących. Ogłoszone wówczas wyniki spotkały się z powszechnym zainteresowaniem, zostało bowiem przekonująco udowodnione, że indukowanie mutacji może być bardzo skuteczną metodą hodowli.

W chwili obecnej w wielu krajach uprawia się już liczne odmiany roślin uzyskane dzięki hodowli radiacyjnej. Liczba publikacji, jakie ukazały się na ten temat, jest zbyt duża, aby można było pokusić się o omówienie ich wszystkich. Można natomiast usystematyzować te prace pod względem stosowanej metodyki, gdyż w hodowli radiacyjnej roślin wyodrębniło się kilka kierunków. Tym samym należy rozdzielić zagadnienie ogólnej hodowli radiacyjnej roślin od problematyki hodowli radiacyjnej szczegółowej.

Do zadań hodowli radiacyjnej ogólnej należy zaliczyć opracowanie metod ogólnych, mające zastosowanie u szeregu gatunków czy grup roślin. Dotyczy to zarówno sposobów przeprowadzania zabiegu indukowania mutacji, jak też i metod postępowania z napromienionym materiałem. Inaczej mówiąc, zadaniem ogólnej hodowli radiacyjnej roślin jest opracowanie metod indukowania, identyfikacji i izolacji mutantów. W szczególności te dwie ostatnie będą się różnić w zależności zarówno od realizowanego celu hodowlanego jak i od materiału roślinnego.

Natomiast zadaniem szczegółowej hodowli radiacyjnej roślin jest realizacja konkretnego celu hodowlanego u określonych roślin, przy zastosowaniu odpowiedniej metodyki.

W poprzednim artykule omówiono zagadnienia, związane z określeniem optymalnej wielkości napromienionej populacji roślin.

W artykule niniejszym omówione zostaną główne kierunki, jakie istnieją obecnie w radiacyjnej hodowli roślin. Stosowane obecnie metody hodowli radiacyjnej roślin można sklasyfikować następująco:

- 1) indukowanie makromutacji;
- 2) indukowanie mikromutacji;

- 3) indukowanie mutacji biochemicznych;
- 4) indukowanie aberacji chromosomowych;
- 5) indukowanie przemieszczeń tkankowych;
- 6) wykorzystanie zjawisk stymulacji;
- 7) ułatwianie krzyżówek.

### 1. Metoda makromutacyjna

Metoda makromutacyjna polega na indukowaniu, identyfikacji, izolacji i wykorzystaniu zmian fenotypowych, wywołanych mutacjami genów głównych.

Metodę tą możemy uznać za klasyczną w hodowli radiacyjnej roślin, gdyż od niej zresztą wywodzi się cała hodowla radiacyjna. Jest to metoda stosunkowo prosta. Obejmuje z reguły zmiany łatwo dostrzegalne, których selekcję przeprowadza się w pokoleniu  $M_1$  (mutacje dominujące) i w pokoleniu  $M_2$  (mutacje recesywne), a rzadko kiedy w dalszych pokoleniach.

Większość obecnych odmian handlowych, otrzymanych drogą indukowania mutacji promieniowaniem, stanowią właśnie makromutanty. Ulepszone cechy, to — przykładowo biorąc — polepszenie odporności na choroby i wyleganie, zmiana barwy kwiatów czy wysokości roślin.

### 2. Metoda mikromutacyjna

Genetycy odróżniają cechy jakościowe, warunkowane genami głównymi, od cech ilościowych, warunkowanych genami pomocniczymi. Mikromutacje są to mutacje genów pomocniczych. Mikromutacje dają niewielki efekt fenotypowy, wykazujący przy tym zmienność ciągłą. O ile makromutacje można wykryć przy obserwacji pojedynczego osobnika, o tyle efekt mikromutacji można wykryć dopiero na podstawie obserwacji pewnej populacji osobników.

Trzeba zresztą zaznaczyć, że rozróżnianie mikro- i makromutacji ma charakter umowny ze względu na trudności, jakie napotyka w pewnych przypadkach rozgraniczenie obu tych typów mutacji. Zarówno bowiem jedne, jak i drugie mogą dotyczyć wszystkich chyba cech roślin, zarówno morfologicznych jak i fizjologicznych, a poza tym przejawianie się wielu genów jest zależne od warunków środowiska. Ponadto pewne mutacje mogą mieć efekt pośredni. Tak np. niektóre mutacje typu *erectoides* u jęczmienia wywołują drastyczne zmiany fenotypowe, podczas gdy inne mają niewielki efekt. Zdarza się też, że jedynie dokładność stosowanej metody opisowej decyduje o tym, do której grupy zaliczymy tę samą mutację. Np. niewielka zmiana barwy kwiatu zostaje zakwalifiko-

wana jako mikromutacja przy ocenie wizualnej. Analiza biochemiczna może wykazać jednak istnienie odrębnych barwików, których występowanie związane jest z obecnością określonych genów, a tym samym metodę tę należałoby zaliczyć do makromutacji.

Trudności związane z rozróżnieniem mikro- i makromutacji spowodowały, że kierunek mikromutacyjny rozwinął się stosunkowo późno. Chociaż bowiem stosunkowo wcześniej opisywano mutacje o niewielkim efekcie fenotypowym, to praktyczne wykorzystanie ich datuje się dopiero od roku 1955, kiedy ukazała się pierwsza publikacja opisująca osiągnięcie postępu hodowlanego dzięki wykorzystaniu mikromutacji. Autor pracy, Gregory, pracował nad fistaszkami (*Arachis*), u której to rośliny osiągnięto już maksymalne wykorzystanie istniejącej zmienności genetycznej. Działając promieniami x na nasiona, a następnie selekcjonując osobniki o wyglądzie normalnym, uzyskał Gregory czterokrotne zwiększenie zmienności genetycznej kilku cech, m.in. plonu. W wyniku selekcji w następnych pokoleniach otrzymał on ustabilizowane linie o plonie wyższym niż u formy wyjściowej.

Mimo że już przed Gregorym opisywano mikromutacje, praca jego jest pierwszą, w której indukowanie mikromutacji było świadomie przyjętym sposobem postępowania, mającego umożliwić osiągnięcie postępu hodowlanego w sytuacji, gdy dotychczasowe metody nie dały rezultatu.

Znaczenie mikromutacji w hodowli roślin jest bardzo duże. Wynika ono z dwu przyczyn. Po pierwsze, większość cech użytkowych roślin uprawnych warunkowana jest obecnością genów kumulatywnych. Po drugie, skuteczność hodowli zależy zarówno od istniejącej zmienności genetycznej, jak i od skuteczności metod selekcji.

Jak widzieliśmy na przykładzie fistaszków, spotyka się przypadki, że istniejąca zmienność genetyczna jest praktycznie wykorzystana, albo też wykorzystanie tej zmienności napotyka na duże trudności, jak np. u jęczmienia. W takich sytuacjach metoda mikromutacyjna stwarza dodatkowe możliwości osiągnięcia postępu hodowlanego.

Rozpatrując stosowanie metody mikromutacyjnej na przykładzie gatunku roślin samopylnych, Brock (1964) przeprowadził następujące rozumowanie. Gatunek taki posiada określoną liczbę genów, przy czym każdy z nich wywiera niewielki efekt fenotypowy, który może być ujemny lub dodatni. Oczekiwana frekwencja indukowanych mutacji zależna jest od ogólnej liczby genów warunkujących daną cechę, od względnej frekwencji genów o efekcie dodatnim oraz o efekcie ujemnym, a także od stopnia, w jakim geny formy wyjściowej biorą udział w tworzeniu zespołu zrównoważonego.

Należy oczekiwać, że mutacje przypadkowe spowodują zwiększenie zmienności, jak również przesunięcie średniej z dotychczasowego kierunku selekcji. Symetria zaindukowanej zmienności oraz skuteczność selekcji zastosowanej do zmutowanej populacji, zależne są od intensywności dotychczasowej selekcji.

Przy założeniu, że nie zostały jeszcze osiągnięte granice zmienności w genomie formy wyjściowej, co jest zresztą mało prawdopodobne, można oczekiwać, że każdy kierunek selekcji będzie skuteczny.

Jeśli uprzednio stosowana była selekcja w kierunku wartości pośredniej cechy, można oczekiwać zwiększenia zmienności, któremu jednak nie będzie towarzyszyła zmiana wartości średniej.

Jeśli po zaindukowaniu mutacji nie zastosuje się selekcji, przeciętny efekt polegać będzie na regresji średniej oraz na zmniejszeniu się przystosowania w stosunku do wszystkich cech przystosowawczych lub też cech uprzednio selekcyjowanych.

Na zakończenie trzeba podkreślić, że metoda mikromutacyjna jest metodą dość trudną. Selekcja, oparta na obserwacji pewnej populacji roślin, może być przeprowadzona dopiero w  $M_3$  i dalszych pokoleniach. Wynika stąd konieczność operowania zarówno większymi ilościami roślin przez dłuższy okres czasu, jak również konieczność stosowania raczej precyzyjnych metod prowadzenia obserwacji.

Trzeba też zaznaczyć, że do chwili obecnej osiągnięto wartościowe efekty hodowlane przy zastosowaniu metody mikromutacyjnej. Do ciekawszych należy zmiana wielkości plonu (soja, fistaszki, jęczmień), czasu dojrzwania (jęczmień, soja, ryż, owies, koniczyna), wagi nasion itd.

### 3. Mutacje biochemiczne

Tę grupę mutacji wyodrębniono ze względu na konieczność stosowania specyficznych metod identyfikacji mutantów. Wydaje się bowiem, że mutacje biochemiczne mogą być spowodowane zarówno mutacjami genów głównych jak i genów pomocniczych.

Jako przykład mogą służyć mutacje dotyczące składu aminokwasowego białka kukurydzy. Już przed około 30 laty opisano mutacje morfologiczne, jakie pojawiły się samorzutnie u kukurydzy, a które spowodowały zmianę w zabarwieniu nasion. W latach ostatnich okazało się jednak, że mutacje te spowodowały również zmianę składu aminokwasowego białka zawartego w bielmie ziarn kukurydzy. Ziarno mutantów zawiera mniej zeiny, a większy procentowo udział frakcji azotu niebiałkowego i frakcji glutein. Dodatkowe badania wartości odżywczej zmienionego białka wykazały, że jest ono bardziej wartościowe zarówno od znanych odmian kukurydzy jak i od zbóż.



Do tej grupy należałoby również zaliczyć zmianę zawartości oleju i białka w nasionach soi.

#### 4. Metoda aberacji chromosomowych

Metoda aberacji chromosomowych polega na indukowaniu promieniowaniem fragmentacji chromosomów oraz przenoszeniu drogą krzyżowania tych fragmentów, które zawierają interesujące nas cechy korzystne.

Metoda ta ma zastosowanie wtedy, gdy drogą krzyżowania chcemy przenieść z jednego organizmu do drugiego jedynie określone cechy, a nie cały genom. Jest to metoda niesłychanie trudna, tym niemniej zastosowanie jej dało nieoczekiwane sukcesy hodowlane.

Pionierem w tej dziedzinie był Sears. Prace jego przez długi okres czasu będą stanowiły wzór nie tylko w radiacyjnej hodowli roślin, lecz w całej hodowli roślin. Dlatego też prace Searsa omówione zostaną bardziej szczegółowo.

Prace Searsa miały następujący przebieg. Celem pracy było przeniesienie odporności na rdzę żdźbłową (*Puccinia triticina* Eriks.) z *Aegilops umbellulata* Zhuk. do pszenicy, *Triticum aestivum* L. ssp. *vulgare* (Vill., Host.) Mac Key. Postanowiono przy tym, że przeniesiony zostanie jedynie mały fragment tego chromosomu *Aegilops*, w którym znajduje się gen odporności.

Było to szczególnie trudne zadanie, gdyż *Aegilops* posiada 7 par chromosomów, podczas gdy *Triticum aestivum* — 21 par. Stąd też wykorzystano amfidiploidalnego mieszańca *T. dicoccoides* ( $n = 14$ )  $\times$  *Ae. umbellulata* jako formę pośrednią. Amfidiploid ten, wykazujący wysoką odporność na rdzę, krzyżował się łatwo z *T. aestivum*. Skrzyżowano więc tego amfidiploida z *T. aestivum vulgare* var. Chinese Spring. Odmiana Chinese Spring jest bardzo wrażliwa na rdzę żdźbłową, gdy rośliny znajdują się w stadium siewek. Natomiast rośliny dojrzałe są odporne. Po wykonaniu krzyżówki, dwukrotnie jeszcze powtarzano krzyżowanie wsteczne z *Triticum aestivum*, za każdym razem przeprowadzając selekcję form odpornych. W ten sposób otrzymano roślinę *T. aestivum*, zawierającą dodatkowy chromosom, pochodzący z *Aegilops*. Ten dodatkowy chromosom zawierał gen odporności. Jednakże obecność innych genów, znajdujących się również w tym chromosomie, wywarła ujemny wpływ na rośliny i na żywotność pyłku.

Rośliny, zawierające dodatkowy chromosom, poddano działaniu promieni x w okresie poprzedzającym mejozę. Pyłkiem, jaki zebrano z napromienionych roślin, zapyłono rośliny, które nie były napromienione. Wśród potomstwa, liczącego 6091 roślin, znaleziono 132 osobniki odpor-

ne. Spośród tych ostatnich, 40 roślin zawierało translokację, obejmującą chromosom *Aegilops*. Stwierdzono, że translokacja ta obejmowała 17 różnych typów. W jednym przypadku chromosom *Triticum* zawierał przemieszczony mały fragment chromosomu *Aegilops* i w tym właśnie fragmencie znajdowały się geny odporności na rdzę żdźbłową.

W chwili obecnej kilku jeszcze hodowców poszczycić się może pozytywnymi wynikami hodowlanymi, uzyskanymi przy stosowaniu tej metody. Z ciekawszych wymienić należy przeniesienie odporności z rodzaju *Agropyron* do rodzaju *Triticum* (Knott 1961).

### 5. Metoda przemieszczeń tkankowych

Metoda ta polega na zaindukowaniu zmiany ułożenia poszczególnych warstw komórek u roślin, które są chimerami peryklinalnymi.

Napromienieniu poddaje się stożki wzrostu. Pod wpływem działania promieni jonizujących ulegają zniszczeniu komórki inicjalne stożka wzrostu. Odtworzenie stożka wzrostu następuje zwykle z warstw leżących głębiej, które w ten sposób mogą zająć miejsce warstwy leżącej wyżej.

Wiadomo jest, że w stożku wzrostu roślin wyższych można wyróżnić trzy warstwy komórek, zwane — licząc od warstwy zewnętrznej — L I, L II oraz L III (Satina, Blakeslee 1941), a niekiedy wyróżnia się również warstwę L IV. Warstwa L I daje początek komórkom skórki, L II — komórkom subepidermalnym, zaś L III — wszystkim komórkom leżącym głębiej, przy czym warstwy L I i L II są jednokomórkowe pod względem grubości. Tkanka sporogenna tworzy się wyłącznie z warstwy L II.

U roślin rozmnażanych wegetatywnie często spotykamy chimery peryklinalne, przy czym możemy poznać jedynie skład genetyczny warstwy L II, gdyż tylko z niej tworzą się komórki rozrodcze. Zniszczenie w stożku wzrostu komórek inicjalnych warstwy L I spowoduje zastąpienie ich komórkami warstwy L II; zniszczenie komórek inicjalnych warstwy L II spowoduje ujawnienie się warstwy L III itd.

Zjawisko to może być wykorzystane w hodowli roślin celem ujawnienia składu genetycznego pozostałych warstw, nie tylko warstwy L II. Pierwsze prace w tym kierunku przeprowadzone zostały przez Asejewą w roku 1931.

Wykorzystała ona opisane wyżej zjawisko do badania struktury chimer u ziemniaka (*Solanum tuberosum* L.). Ją też należy uznać za twórcę tej metody.

Szersze zastosowanie tej metody obserwujemy w latach 50-tych: Richter i Singleton (1955) oraz Sagawa i Mehlquist (1957) u goździków, Jank (1957) u *Chrysanthemum*, Howard (1958, 1959, 1964) oraz Heiken

i współprac. (1962, 1963) u ziemniaka, Pratt (1960) i Bishop (1966) u jabłoni, Love (1966) i Poetsch (1966) u *Euphorbia*, Streitberg (1966) u róż.

Bardzo ciekawe wyniki uzyskała Pratt u jabłoni, gdzie często spotyka się odmiany, będące chimerami. Szczególnie cenne są te chimery, w których leżące głębiej warstwy są tetraploidalne. Np. u odmiany Giant Spy, która była chimerą periklinalną typu 2-2-4-4, Pratt uzyskała tą metodą typy: 2-4-4-4; 2-2-2-4 oraz 2-2-2-2.

Metoda przemieszczeń tkankowych ma duże znaczenie w hodowli roślin rozmnażanych wegetatywnie.

### 6. Wykorzystanie zjawiska stymulacji

Praktyczne wykorzystanie efektu radiacyjnej stymulacji wzrostu i rozwoju roślin stanowi najbardziej dyskusyjne zagadnienie radiacyjnej hodowli roślin. Sam mechanizm zjawiska radiostymulacji nie jest zresztą poznany.

Osborne i Bacon (1960) podzielili dane, dotyczące wpływu promieni jonizujących na wzrost i rozwój roślin, na trzy grupy:

1) dane, zawierające opis stymulacji, ale nie została ona udowodniona statystycznie;

2) brak stymulacji, lub też brak jednoznaczności uzyskanych wyników;

3) stymulacja została udowodniona statystycznie.

Okazuje się, że grupa ostatnia była stosunkowo nieliczna: Kersten i współprac. (1943) obserwowali stymulację wzrostu korzonków u kukurydzy, Johnson (1948) stwierdził przejściową stymulację młodych roślin *Kalanchoe*, Spencer (1955) zanotował nieco wcześniejsze kwitnienie niektórych roślin kwiatowych, Spencer i Cabanillas (1956) stwierdzili stymulację wzrostu młodych siewek indygo pod wpływem napromienienia nasion, Osborne i Bacon (1960) uzyskali stymulację wzrostu u jednej odmiany pszenicy, a Sax (1955) otrzymał wcześniejsze kwitnienie mietczyków.

Zagadnieniu radiostymulacji poświęcono obszerne badania w ZSRR, zwłaszcza jeśli chodzi o uzyskanie stymulacji u ziemniaków pod wpływem napromienienia bulw (Łurie, 1966). Wielu autorów poleca nawet szerokie stosowanie tego zabiegu. Jednakże ostatnie Sympozjum, zorganizowane w Wiedniu (1966) w tym właśnie kierunku, nie dostarczyło tak optymistycznych wniosków.

Autor obecnego omówienia stwierdził statystycznie istotną stymulację wzrostu siewek petunii pod wpływem niskich dawek promieni gamma, przy napromienieniu nasion, ale efekt ten był bardzo krótkotrwały (Muszyński, w druku).

Na zakończenie można stwierdzić, że w chwili obecnej istnieje zjawiska radiostymulacji nie ulega wątpliwości. Jednakże praktyczne wykorzystanie tego zjawiska wymaga ustalenia, w ścisłych doświadczeniach oraz oddzielnie dla każdej odmiany, wielkości tego efektu, a tym samym ustalenia tych przypadków, w których praktyczne wykorzystanie radiostymulacji będzie ekonomicznie opłacalne.

### 7. Ułatwianie krzyżówek

Metoda ta stosowana była w kilku zaledwie przypadkach, dlatego też trudno jest ocenić jej przydatność dla hodowli roślin. Tym niemniej jest to metoda bardzo ciekawa i w pewnych przypadkach może dać wartościowe wyniki. Polega ona na wykorzystaniu działania promieniowania w celu pokonywania barier niezgodności, jakie występują przy krzyżowaniu różnych jednostek systematycznych.

Dzięki zastosowaniu tej metody uzyskano krzyżówki między następującymi formami: *Avena strigosa* x *A. barbata* oraz *A. strigosa* x *A. sativa* (Nishiyama i Iizuka 1952), *Nicotiana tabacum* x *N. rustica* (Swaminathan i Murty, 1959), *Lolium* x *Festuca* (Rensch, 1960), *Brassica oleracea* x *B. nigra* (Davies i Wall, 1961).

Napromienieniu poddano z reguły gamety, zarówno żeńskie jak i męskie. Mechanizm wpływu promieniowania nie został jeszcze poznany.

\*

\*

\*

Podsumowując ten krótki przegląd metod stosowanych w radiacyjnej hodowli roślin, należy podkreślić, że gwarancją skuteczności hodowli radiacyjnej jest właściwe zastosowanie odpowiedniej metody, w zależności od realizowanego celu hodowlanego.

Na podstawie bieżącej literatury światowej można stwierdzić, że hodowla radiacyjna przeszła już okres swego „niemowlęstwa”, kiedy to stosowano ją wszędzie, bez względu na to czy było to uzasadnione, czy też nie. W chwili obecnej stosuje się ją tylko tam, gdzie można oczekiwać efektu hodowlanego szybciej, albo gdy efekt hodowlany nie może być osiągnięty przy pomocy innych metod.

#### PODSTAWOWA LITERATURA DOTYCZĄCA HODOWLI RADIACYJNEJ:

##### I. Makromutacje

1. Gaul H.: Mutationen in der Pflanzenzuechtung. Z. Pflanzenzuechtung 50: 194—307, 1963.
2. Gaul H.: Mutations in plant breeding. Radiat. Bot. 4: 155—232, 1964.

##### II. Mikromutacje

3. Gaul H.: Zuechterische Bedeutung von Kleinmutationen. Z. Pflanzenzuechtung 55:1—20, 1966.



4. Gregory W. C.: X-ray breeding of peanuts (*Arachis hypogaea* L.). *Agronomy J.* 47:396—399, 1955.

### III. Mutacje biochemiczne

5. Nelson O. E.: Mutant gene that change the composition of maize endosperm protein. *Federation Proc.* 25:1676—1678, 1966.

### IV. Aberacje chromosomowe

6. Driscoll C. J., Jensen N. F.: Release of a wheat-rye translocation stock involving leaf rust and powdery mildew resistances. *Crop Sci.* 5:279—280, 1965.
7. Elliot C.: X-ray induced translocation of Agropyron stem rust resistance to common wheat. *J. Hered.* 48:77—81, 1957.
8. Knott D. R.: The inheritance of rust resistance. VI. The transfer of stem rust resistance from *Agropyron elongatum* to common wheat. *Can. J. Plant Sci.* 41:109—123, 1961.
9. Sears E. R.: An induced gene transfer from *Aegilops* to *Triticum*. *Genetics* 40:595, 1955.
10. Sears E. R.: The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. *Brookhaven Symp. Biol.* 9:1—22, 1956.
11. Sears E. R.: Induced transfer of hairy neck from rye to wheat. *Z. Pflanzenzuechtung* 57:4—25, 1967.

### V. Przemieszczenia tkankowe

12. Bishop C. J.: Radiation induced mutations in vegetatively propagated tree fruits. *Proc. 17th Int. Hort. Cong.* 3:15—25, 1966.
13. Howard H. W.: The use of x-rays in investigating potato chimeras. *Radiat. Bot.* 4:361—371, 1964.
14. Jank H.: Experimentelle Mutationsausloesung durch Roentgenstrahlen bei *Chrysanthemum indicum*. *Zuechter* 27:223—231, 1957.
15. Love J. E.: The induction of chimeric tissue in *Euphorbia pulcherrina* (*Poinsettia*) by fast neutron irradiation. *Proc. 17th Int. Hort. Cong.* 1:355, 1966.
16. Poetsch J.: Ueber die Ausloesung extramutativer Strahlungseffekte an Klonsarten von *Euphorbia pulcherrina* Willd. *Zuechter* 36:12—25, 1966.
17. Pratt C.: Changes in structure of a periclinal chromosomal chimaera of apple following x-irradiation. *Nature (London)* 186:255—256, 1960.
18. Sagawa Y., Mehlquist G. A. L.: The mechanism responsible for some x-ray induced changes in flower colour of the carnation, *Dianthus caryophyllus*. *Amer. J. Bot.* 44:397—403, 1957.
19. Streitberg H.: Rosenzuechtung mit Hilfe der Roentgenbestrahlung. *Arch. Gartenbau* 14:81—88, 1966.

### VI. Stymulacja

20. Johnson E. L.: Response of *Kalanchoe tubiflora* to x radiation. *Plant Physiol.* 23:544—556, 1948.
21. Kersten H. J., Miller H. L., Smith G. F.: Stimulative effects of x rays on plants. *Plant Physiol.* 18:8—18, 1943.

22. Łurie Ł. S., Prokofiew N. S., Serebrenikow W. S.: Efektywność ispolzowania obłuczenija klubniej kartofela pered posadkoj. Radiobiologia 6:741—743, 1966.
23. Osborne T. S., Bacon J. A.: Radiosensitivity of seeds. I. Reduction or stimulation of seedling growth as a function of gamma-ray dose. Radiat. Res. 13:686—690, 1960.
24. Sax K.: The effect of ionizing radiation on plant growth. Am. J. Bot. 42:360—363, 1955.
25. Spencer J. L.: The effect of x radiation on the flowering of certain cultivated bulbs and corns. Amer. J. Bot. 42:917—920, 1955.
26. Spencer J. L., Cabanillas E.: The effect of x rays and thermal neutrons on the development of trailing indigo (*Indigofera endecaphylla*) plants. Amer. J. Bot. 43:289—296, 1956.
27. Timofiejew-Rezowski N. W., Poriadkowa N. A.: O radiostimulacji rastienij. Bot. Żurnał 41:1620—1623, 1956.

#### VII. Ułatwianie krzyżówek

28. Davies D. R., Wall E. T.: Gamma-irradiation and interspecific incompatibility in plants. „Effects of ionizing radiations on seeds”, IAEA, Vienna 1961, str. 83—101.
29. Nishiyama I., Iizuka M.: Successful hybridization by means of x-rayed pollen in otherwise incompatible crosses. Bull. Res. Inst. Food Sci., Kyoto Univ.: 8:81—89, 1952.
30. Rensch J. D. H.: The effect of gamma radiation on crosses between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. Heredity 14:51—60, 1960.
31. Swaminathan M. S., Murty B. R.: Effect of x-radiation on pollen tube growth and seed setting in crosses between *Nicotiana tabacum* and *N. rustica*. Z. Vererbungsl. 90:393—399, 1959.