

IRENA KOLASIŃSKA

Zakład Genetyki i Hodowli Roślin

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin — Państwowy Instytut Badawczy w Radzikowie

Zróżnicowanie zdolności do przywracania płodności wśród linii męskosterylnych żyta z cytoplazmą Pampa

Diversity in fertility restoration among male sterile rye lines with Pampa cytoplasm

Celem badań było poznanie zróżnicowania nowo wyprowadzonych linii męskosterylnych żyta pod względem wpływu na poziom przywrócenia płodności ich mieszańców z restorerami. Na polach przestrzennie izolowanych wykonano krzyżowanie 12 linii męskosterylnych (linie P) z czterema restorerami oraz 57 linii męskosterylnych z restorerem 18R. Następnie oceniono poziom przywrócenia męskiej płodności 105 mieszańców (P×R) w doświadczeniach założonych metodą całkowicie losową w 3 powtórzeniach. Męską płodność pojedynczych roślin mieszańców określono poprzez wizualną bonitację pylników w skali 1–9 oraz obliczono indeksy przywrócenia męskiej płodności. Badania wykazały, że największy wpływ na poziom męskiej płodności mieszańców wywarł genotyp linii męskosterylnych. Stwierdzono także istotny wpływ genotypu restorera oraz niewielki wpływ interakcji linii P z restorerem. Wykazano duże zróżnicowanie linii męskosterylnych pod względem ich wpływu na poziom płodności mieszańców. Indeks przywrócenia męskiej płodności mieszańców testowych pochodzących z krzyżowania 57 linii P z restorerem 18R mieścił się w granicach od 7,4 do 85,9%. Omówiono sposób wykorzystania linii męskosterylnych zróżnicowanych pod względem zdolności do przywrócenia płodności w programie hodowli odmian mieszańcowych żyta.

Słowa kluczowe: męska sterylność, przywracanie męskiej płodności, mieszańce żyta, *Secale cereale* L.

The objective of this study was to estimate of differentiation of male sterile lines of rye with the Pampa cytoplasm in their ability to be restored. In 2009 crosses were made between twelve male sterile lines (P lines) and four restorers and between 57 P lines and the restorer 18R in spatially isolated fields. The 105 hybrids were tested for male fertility restoration in plastic tunnels. The level of male fertility was assessed by anther dehiscence visual scores of single plants with a 1–9 scale. The restoration indices (RI) were calculated according to the formulae: $RI = \% \text{ male fertile plants} + 1/2\% \text{ partially male fertile plants}$. The analysis of variance showed that restoration of male fertility in single hybrids was significantly affected by both genotypes of P lines and R lines as well as the P×R interaction. The male sterile lines were a major source of total variation for male fertility of hybrids. A large variation of male fertility was found among hybrids derived by crossing 57 male sterile lines to the restorer 18R. Restoration index (RI) ranged from 7.4% to 85.9%. Male sterile lines differed greatly in their ability to be restored. Frequency of lines that are easy to restore and lines that are hard to restore was 15.8% and

17.5%, respectively. Utilization of both groups of P lines in breeding program of rye hybrids was discussed.

Key words: male sterility, restoration of male fertility, rye hybrids, *Secale cereale* L.

WSTĘP

W komercyjnych programach hodowli i produkcji nasion mieszańcowych powszechnie jest wykorzystywane źródło sterylizującej cytoplazmy Pampa (Geiger i Schnell, 1970). Męska sterylność tego typu jest łatwa do zachowania, ponieważ genotypy dopełniające (non-restorery) występują we wszystkich populacjach żyta oraz stabilna w szerokim zakresie warunków uprawy w Europie (Geiger i in., 1995). Znaczne problemy stwarza natomiast pełne przywrócenie męskiej płodności odmianie mieszańcowej otrzymanej z udziałem cytoplazmy Pampa (CMS-P), co jest głównie spowodowane niską frekwencją występowania genotypów przywracających płodność, zwanych restorerami w europejskich populacjach żyta (Geiger i Morgenstern, 1975; Geiger i in., 1995). Dodatkowym utrudnieniem jest złożone uwarunkowanie genetyczne tej cechy zakładające działanie dwóch (Madej, 1976), trzech (Scoles i Evans, 1979), a nawet czterech (Ruebenbauer i in., 1984) par genów. Geny przywracające płodność w systemie CMS-P dotychczas zlokalizowano na pięciu chromosomach żyta, z których największe znaczenie miały *loci* z chromosomów 1RS i 4 RL (Miedaner i in., 2000). Niepełna płodność mieszańców prowadzi do obniżonej produkcji pyłku wynoszącej od 45 do 72% w porównaniu z odmianą populacyjną o normalnej cytoplazmie (Geiger i in., 1995). W warunkach zimnej i deszczowej pogody w okresie kwitnienia częściowe przywrócenie płodności powoduje znaczne obniżenie ilości żywotnych ziaren pyłku wyrzucanych z pylników. Wprawdzie może nie mieć to wpływu na zawiązywanie ziaren oraz wielkość i stabilność plonu, ponieważ żyto jest efektywnym wiatropylnym zapylaczem, ale może sprzyjać zakażeniu zarodnikami sporyszu (*Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.), prowadząc do zanieczyszczenia ziarna żyta przetrwalnikami zawierającymi toksyczne alkaloidy (Geiger i Bausback, 1979). W niektórych latach zachodzi potrzeba czyszczenia ziarna ze względu na rygorystyczne normy zawartości przetrwalników sporyszu w handlowych partiach ziarna konsumpcyjnego i paszowego wynoszące odpowiednio <0,05% i <0,1%. Obecnie uprawiane odmiany mieszańcowe charakteryzują się częściową męską płodnością (Geiger i in., 1995; Stracke i in., 2003). Niektórzy hodowcy próbują zrekompensować mniejsze pylenie odmian mieszańcowych 10% domieszką ziarna odmiany populacyjnej do ziarna mieszańca handlowego (Miedaner i in., 2005).

Dotychczasowe badania wykazały, że poziom płodności mieszańców F₁ żyta tworzonych z wykorzystaniem CMS-Pampa zależy od zdolności przywracania płodności komponenta ojcowskiego, genotypu męskosterylnego komponenta matcznego, interakcji komponentów ojcowskiego z matcznym, a także od warunków środowiska (Kolasińska, 2003, 2009; Madej i in., 1995). Stwierdzono bardzo duży wpływ genotypu komponentów matcznych na poziom płodności mieszańców oraz istotną rolę interakcji komponentów matcznych z ojcowskimi. Głównym problemem w hodowli mieszańcowej żyta jest zwiększenie męskiej płodności mieszańców poprzez wyhodowanie nowych, bardziej

efektywnych restorerów. Wydaje się, że znaczne zwiększenie poziomu męskiej płodności mieszańców można także uzyskać poprzez dobór odpowiednich komponentów matecznych.

Celem badań było poznanie zróżnicowania nowo wyprowadzonych linii męskosterylnych pod względem wpływu na poziom przywrócenia płodności ich mieszańców z restorerami oraz określenie sposobu ich wykorzystania w hodowli odmian mieszańcowych żyta.

MATERIAŁ I METODY

Badania przeprowadzono w Instytucie Hodowli i Aklimatyzacji Roślin Państwowym Instytucie Badawczym w latach 2009 i 2010 wykorzystując materiały hodowlane żyta Hodowli Roślin Smolice Sp. z o.o. Materiał badawczy stanowiły linie męskosterylne (linie P) oraz populacje syntetyczne przywracające płodność (restorery) pochodzące z polskich populacji hodowlanych żyta. W 2009 roku wytworzono 48 mieszańców w wyniku krzyżowania 12 linii męskosterylnych (ponad BC₆) z 4 restorerami oraz 57 mieszańców poprzez krzyżowanie 57 linii męskosterylnych (linie P) z restorerem 18R. Krzyżowania wykonano na polach przestrzennie izolowanych (topcross R).

W 2010 roku określono poziom przywrócenia męskiej płodności 105 mieszańców (P×R) w doświadczeniach założonych metodą całkowicie losową w 3 powtórzeniach. W pełni kwitnienia oceniono męską płodność 20–40 roślin każdego mieszańca. Męską płodność pojedynczych roślin określono poprzez wizualną bonitację pylników w skali 1–9 (Morgenstern, 1983), przy czym 1 oznacza pylniki silnie zdegenerowane, puste i niepękające, a 9 to pylniki normalnej wielkości, pękające i obficie pyłące. Następnie obliczono liczbę i procentowy udział roślin w trzech klasach płodności:

- rośliny męskosterylne [ms] o różnym stopniu degeneracji pylników [1–3],
- rośliny częściowo płodne [pmf], mające niewielką ilość pyłku w kilku/wielu pylnikach [4–6],
- rośliny płodne [mf] o pylnikach od lekko zdegenerowanych do normalnych [7–9]

Indeks przywrócenia męskiej płodności (IR, %) wyznaczono według wzoru (Geiger i Morgenstern, 1975):

$$IR, \% = \% \text{ roślin mf} + 1/2 \% \text{ roślin pmf.}$$

Wykonano obliczenia statystyczne obejmujące: analizę wariancji męskiej płodności mieszańców, oszacowanie oczekiwanych średnich kwadratów odchyleń, wyznaczenie komponentów wariancyjnych dla poszczególnych źródeł zmienności i określenie ich procentowego udziału w zmienności całkowitej (Ubysz-Borucka i in., 1985).

WYNIKI

Analiza wariancji męskiej płodności mieszańców wykazała istotną zmienność ($\alpha < 0,01$) linii męskosterylnych (linie P), restorerów (R) oraz interakcji linii P z restorerami (tab. 1).

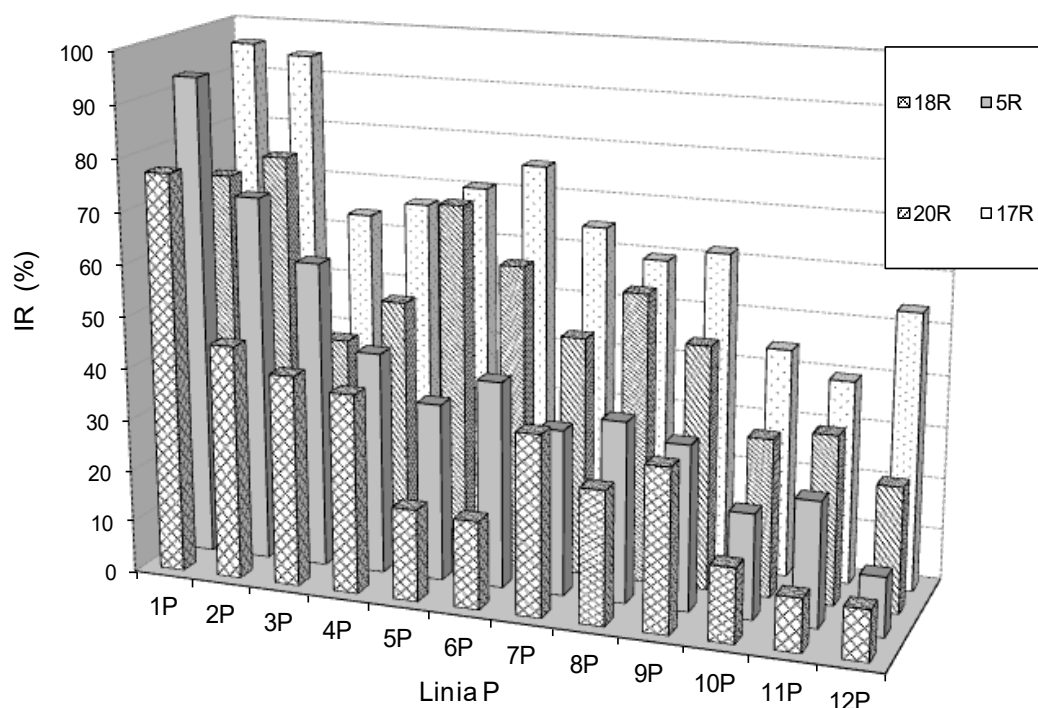
Tabela 1

Udział (%) komponentów wariacyjnych w ogólnej zmienności męskiej płodności mieszańców żyta
Proportion (%) of variance components in total variation for pollen shedding of rye hybrids

Źródło zmienności Source of variation	St. sw. Df	Średni kwadrat ¹⁾ Mean square	Wartości oczekiwane średnich kwadratów Expected values of mean squares	Udział komponentów wariacyjnych w ogólnej zmienności (%) Proportion of variance components in total variation (%)
Linia męskosterylna (P) Male sterile line (P)	11	12,1335**	0,973	57,5
Restorer (R) Restorer (R)	3	18,4746**	0,500	29,6
Współdziałanie P×R P×R interaction	33	0,4611**	0,121	7,2
Błąd Error	96	0,098	0,098	5,8

** Istotne na poziomie $\alpha = 0,01$; Significant at $\alpha = 0.01$

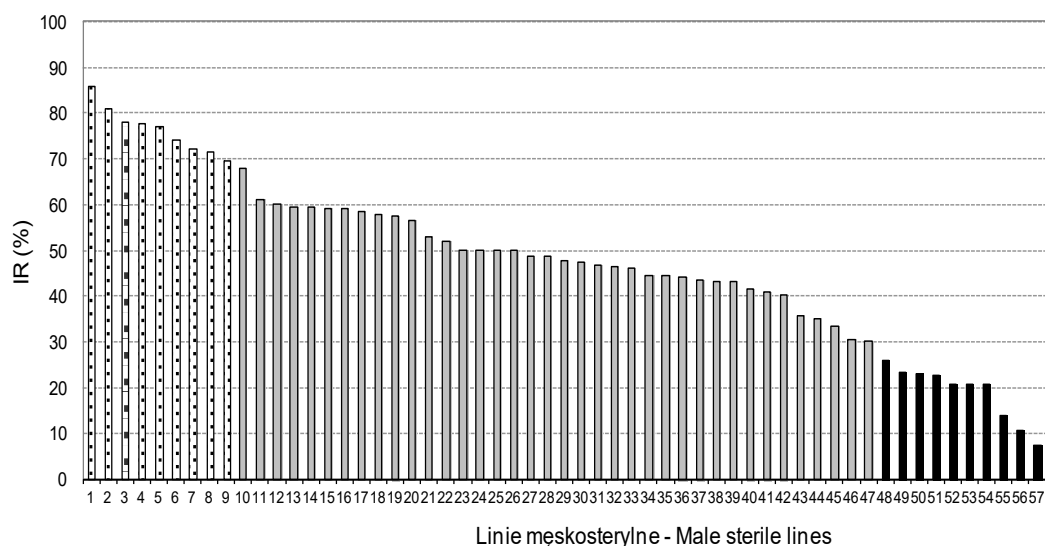
¹⁾ Dwuczynnikowa analiza wariancji według modelu losowego doświadczenia założonego metodą losową; Two-factorial analysis of variance



Rys. 1. Męska płodność mieszańców pochodzących z krzyżowania 12 linii męskosterylnych z 4 restorerami

Fig. 1. Male fertility of single hybrids obtained from crosses between twelve male sterile lines and four restorers

Zmienność płodności mieszańców głównie wynikała z różnic genetycznych występujących pomiędzy liniami męskosterylnymi (57,5%). Znacznie mniejszy udział stanowiła zmienność wynikająca z różnic genetycznych pomiędzy restorerami (29,6%). Interakcja linii P z restorerami wywarła niewielki wpływ na poziom płodności mieszańców (7,2%). Mieszańce uzyskane w wyniku krzyżowania 12 linii męskosterylnych z 4 restorerami, pochodzącymi z programu hodowlanego, były bardzo zróżnicowane pod względem męskiej płodności. Indeks przywrócenia męskiej płodności mieścił się w szerokim zakresie od 9,8% do 96,1% (rys. 1). Stwierdzono wyraźny wpływ linii P na poziom płodności ich mieszańców z tym samym restorerem. I tak indeks przywrócenia męskiej płodności mieszańców uzyskanych z udziałem restorera 5R w zależności od użytej linii męskosterylnej wynosił od 11,5% (12P) do 93,2% (1P). Mniejsze zróżnicowanie męskiej płodności obserwowano wśród mieszańców restorera 17R. Indeks przywrócenia męskiej płodności jego mieszańców w zależności od linii męskosterylnej wynosił od 39,6% do 96,1%. Duży wpływ genotypu komponentów matecznych na płodność mieszańców także wykazała ocena potomstwa 57 linii P z restorerem 18R. Mieszańce charakteryzowały się bardzo zróżnicowaną męską płodnością, a ich indeks przywrócenia męskiej płodności mieścił się w szerokich granicach od 7,4% do 85,9% (rys. 2).



Rys. 2. Męska płodność mieszańców testowych pochodzących z krzyżowania 57 linii męskosterylnych z restorerem 18R

Fig. 2. Male fertility of test hybrids obtained from crosses between 57 male sterile lines and the restorer 18R

Wyniki tego doświadczenia pozwoliły na klasyfikację 57 linii męskosterylnych pod względem wpływu na poziom przywrócenia płodności mieszańców. Największą męską płodnością (IR>70%) wyróżniły się potomstwa 9 linii P z restorerem 18R i linie te uznano

za łatwe do przywrócenia płodności. Najmniejszą płodność ($IR < 30\%$) stwierdzono u mieszańców uzyskanych z krzyżowania 10 linii P z restorerem 18R, a te linie mateczne określono jako trudne do przywrócenia płodności. Mieszańce większości linii P (66,7%) z restorerem 18R miały indeks przywrócenia męskiej płodności w przedziale od 30 do 70%. W ocenianej grupie linii męskosterylnych frekwencja linii P określonych jako łatwe, pośrednie i trudne do przywrócenia płodności wynosiła odpowiednio 15,8%, 66,7% i 17,5%.

DYSKUSJA

Mieszańce F_1 utworzone z udziałem dotychczas wyselekcjonowanych restorerów charakteryzowały się bardzo zróżnicowaną męską płodnością w zależności od użytego komponenta matecznego. Jako przykład można podać restorer 5R, który tylko w niewielkim stopniu przywrócił płodność potomstwa z linią męskosterylną 12P ($IR = 11,5\%$). Jednak restorer ten zapewnił prawie całkowitą płodność potomstwu z linią męskosterylną 1P ($IR = 93,2\%$). Poziom męskiej płodności mieszańców zależał od zdolności przywracania płodności komponenta ojcowskiego, genotypu męskosterylnych linii matecznych oraz interakcji komponentów ojcowskich z matecznymi. Genotyp linii męskosterylnych stanowił główne źródło zmienności płodności ich mieszańców z restorerami wyprowadzonymi z hodowlanych populacji żyta. Znaczący wpływ komponentów matecznych oraz ich interakcji z komponentami ojcowskimi na ekspresję przywrócenia płodności mieszańców z cytoplazmą Pampa stwierdzono także we wcześniejszych badaniach (Geiger i Miedaner, 1996; Kolasińska, 2001; Kolasińska, 2009). Z podobnym problemem spotkali się także hodowcy mieszańców innych roślin uprawnych, np. kukurydzy (Chen, 1981), pszenicy (Wilson, 1968; Kolasińska, 1975; Sage, 1976) i pszenżyta (Góral i in., 2007; Łapiński i Matusiak, 2011). Wydaje się, że znaczny wpływ genotypu linii męskosterylnych na stopień płodności mieszańców jest wynikiem złożonego systemu genetycznego CMS-Pampa. Fenotypowa ekspresja przywrócenia męskiej płodności mieszańca najczęściej jest wynikiem kumulatywnego działania zarówno genów głównych, jak również genów o mniejszym znaczeniu i genów modyfikatorów, pochodzących od restorera i formy matecznej (Miedaner i in., 2000; 2005). Niektóre linie męskosterylne mogą zawierać geny o niewielkim efekcie fenotypowym, które nie ujawniają się w ich genotypie, ale w obecności głównych genów *Rf*, pochodzących od komponenta ojcowskiego, wpływają na zwiększenie płodności mieszańców. Powstaje obawa, że takie linie P z genami modyfikatorami mogą wykazywać mniej stabilną męską sterylność w różnych warunkach środowiskach. Z badań własnych wynika, że większość linii P, określanych jako łatwe do przywrócenia płodności, zachowywało pełną sterylność zarówno w warunkach szklarniowych, jak i w warunkach polowych Radzikowa w latach 1995–2005 (Kolasińska, 2009). Całkowite wyjaśnienie tego problemu wymaga dodatkowych badań genetycznych prowadzonych na dużej liczbie obiektów w bardziej zróżnicowanych warunkach środowiska. Geny modyfikujące ekspresję genów głównych przywracania płodności wykryto także u linii męskosterylnych pszenicy z cytoplazmą *Triticum timopheevi* (Maan i in., 1984; Ma i Sorrells, 1995). Chen (1981) uważa, że męską

niepłodność typu T u kukurydzy w zależności od łatwości restoracji płodności można podzielić na trzy podtypy, z których każdy jest uwarunkowany inną liczbą genów *Rf*.

Poznanie zróżnicowania posiadanych linii P pod względem ich wpływu na poziom przywrócenia męskiej płodności mieszańców umożliwia właściwe ich wykorzystanie w programie hodowlanym. Linie uznane za łatwe do przywrócenia płodności stanowiły 14% ogółu testowanych linii P. Linie te z powodzeniem można wykorzystać do tworzenia komponentów matecznych mieszańców eksperymentalnych. Takie linie P są szczególnie cenne w przypadku, gdy hodowca dysponuje komponentami ojcowskimi częściowo przywracającymi męską płodność. Dobór komponentów matecznych, uznanych za łatwe do przywrócenia płodności, pozwoli uzyskać mieszańce o zadowalającej, a nawet pełnej płodności. I odwrotnie, użycie komponentów matecznych trudnych do przywrócenia płodności wiąże się z niebezpieczeństwem niewystarczającej płodności mieszańców, zmniejszonym zawiązywaniem ziarniaków, a nawet zwiększonym porażeniem sporyszem. Natomiast linie trudne do przywrócenia płodności, które stanowiły 17,5% testowanych linii P, mogą być wykorzystane bezpośrednio jako testery lub posłużyć do utworzenia męskosterylnych mieszańców pojedynczych, będących testerami w programie hodowli restorerów. Wyniki tych badań posłużyły do utworzenia takich męskosterylnych mieszańców z linii trudnych do przywrócenia płodności (CMS-Tt), które zostały wykorzystywane do testowania zdolności przywracania płodności nowo wyprowadzanych linii restorerów.

Ulepszenie zdolności przywracania płodności u genotypów wyprowadzonych z europejskich populacji żyta utrudnia jego oligogeniczne dziedziczenie (Miedaner i in., 2000) i związany z tym duży wpływ genotypu matecznego i warunków środowiska na fenotypową ekspresję sterylności/płodności roślin (Geiger i in., 1995; Geiger i Miedaner, 1996). Bardzo ważnym zadaniem w programie hodowli mieszańców jest wyprowadzenie restorerów całkowicie przywracających płodność mieszańcom stworzonym z wszystkimi lub z większością komponentów matecznych. Zwiększenie skuteczności programu hodowli takich restorerów można osiągnąć poprzez zastosowanie męskosterylnego testera trudnego do przywrócenia płodności oraz prowadzenie oceny płodności mieszańców testowych w warunkach środowiska sprzyjających sterylności.

WNIOSKI

1. Mieszańce testowe żyta uzyskane poprzez krzyżowanie linii męskosterylnych z restorerami bardzo różniły się poziomem męskiej płodności.
2. Stwierdzono duży wpływ genotypu linii męskosterylnych z cytoplazmą Pampa na poziom płodności ich mieszańców z restorerami wyprowadzonymi z hodowlanych populacji żyta.
3. Znajomość zróżnicowania linii męskosterylnych pod względem wpływu na męską płodność mieszańców stwarza możliwość odpowiedniego ich wykorzystania w programie hodowli mieszańców żyta, do identyfikacji efektywnych restorerów lub tworzenia płodnych mieszańców eksperymentalnych.

LITERATURA

- Chen L. W. 1981. Inheritance of male sterility in maize. *Hereditas* 3, 3: 32 — 35.
- Geiger H. H., Miedaner T. 1996. Genetic basis and phenotypic stability of male-fertility restoration in rye. *Vortr. Pflanzenzüchtg.* 35: 27 — 38.
- Geiger H. H., Bausback G. A. 1979. Untersuchungen über die Eignungspollensterilen Roggens zur parasitischen Mutterkornherzeugung. *Z. Pflanzenzüchtg.* 83, 2: 163 — 175.
- Geiger H. H., Morgenstern K. 1975. Angewandt-genetische Studien zur Cytoplasmatischen Pollensterilität bei Winterroggen. *Theor. Appl. Genet.* 46: 269 — 276.
- Geiger H. H., Schnell F. W. 1970. Cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.). *Crop Sci.* 10: 590 — 593.
- Geiger H. H., Yuan Y., Miedaner T., Wilde P. 1995. Environmental sensitivity of cytoplasmic-genic male sterility (CMS) in *Secale cereale* L. In: Genetic Mechanisms for Hybrid Breeding. Kück U. and G. Wricke (eds). *Adv. Plant Breed.* 18: 7 — 17, Paul Parey Sci. Publ., Berlin, Hamburg.
- Góral H., Pojmaj M. S., Pojmaj R. 2007. Frekwencja genotypów dopełniających i restorujących dla systemu cms *T. timopheevi* u pszenżyta ozimego. *Biul. IHAR* 244: 155-160.
- Kolaszińska I. 1975. Badania nad przywracaniem płodności pyłku liniom męskosterylnym pszenicy *Triticum aestivum* L. z cytoplazmą *T. timopheevi*. *Hod. Rośl. Aklim.* 19, 3: 223 — 244.
- Kolaszińska I. 2001. Przywracanie płodności pyłku u mieszańców żyta CMS-Pampa × restorer. *Biul. IHAR* 218/219: 341 — 350.
- Kolaszińska I. 2003. Male fertility restoration of rye crosses in the Pampa cytoplasm. *Plant Breed. Seed Sci.* 47, 1/2: 33 — 37.
- Kolaszińska I. 2009. Genetyczno-hodowlane aspekty wykorzystania systemu CMS-Pampa w hodowli heterozyjnej żyta. Monografie i Rozprawy Naukowe nr 31, IHAR Radzików.
- Łapiński B., Matusiak J. 2011. Ocena nowych materiałów do hodowli heterozyjnej heksaploidalnego pszenżyta ozimego z żytnią cytoplazmą typu Pampa. *Biul. IHAR* 260/261: 173 — 182.
- Madej L. 1976. Charakterystyka genetyczna trzech źródeł męskiej jałowości żyta (*Secale cereale* L.). *Hod. Rośl. Aklim. Nasien.* 20: 157 — 174.
- Madej L., Osiński R., Jagodziński J. 1995. Ocena płodności mieszańców żyta. *Biul. IHAR* 195/196: 283 — 290.
- Ma Z. Q., Sorrells M. E. 1995. Genetic analysis of fertility restoration in wheat using restriction fragment length polymorphisms. *Crop Sci.* 35, 4: 1137 — 1143.
- Maan S. S., Lucken K. A., Bravo J. M. 1984. Genetic analysis of male-fertility restoration in wheat. I. Chromosomal localization of *Rf* genes. *Crop Sci.* 24: 17 — 20.
- Miedaner T., Glass C., Dreyer F., Wilde P., Wortmann H., Geiger H. H. 2000. Mapping of genes for male-fertility restoration in 'Pampa' CMS winter rye (*Secale cereale* L.). *Theor. Appl. Genet.* 101: 1226 — 1233.
- Miedaner T., Wilde P., Wortmann H. 2005. Combining ability of non-adapted sources for male-fertility restoration in Pampa CMS of hybrid rye. *Plant Breed.* 124: 39 — 43.
- Morgenstern K. 1983. Ausprägung der cytoplasmatisch-genischen Pollensterilität (CMS) bei Roggen in Abhängigkeit von Plasmotyp und Genotyp. Dissertation, Univ. Hohenheim, Stuttgart.
- Ruebenbauer T., Kubara-Szpunar Ł., Pająk K. 1984. Testing of a hypothesis concerning interaction of genes with mutated cytoplasm controlling male sterility of the „Pampa” type in rye (*Secale cereale* L.). *Genet. Pol.* 25, 1: 1 — 16.
- Sage G. C. M. 1976. Nucleo-cytoplasmic relationships in wheat. *Adv. Agron.* 28: 267 — 300.
- Scoles G. J., Evans L. E. 1979. The genetics of fertility restoration in cytoplasmic male sterile rye. *Can. J. Gen. Cytol.* 21, 3: 417 — 422.
- Stracke S., Schilling A. G., Forster J., Weiss C., Glass C., Miedaner T., Geiger H. H. 2003. Development of PCR-based markers linked to dominant genes for male-fertility restoration in Pampa CMS of rye (*Secale cereale* L.). *Theor. Appl. Genet.* 106, 7: 1184 — 1190.
- Ubysz-Borucka L., Mądry W., Muszyński S. 1985. Podstawy statystyczne genetyki cech ilościowych w hodowli roślin. Wydawn. SGGW-AR, Warszawa.
- Wilson J. A. 1968. Problems in hybrid wheat breeding. *Euphytica* 1: 13 — 33.