

TADEUSZ ŚMIAŁOWSKI

STANISŁAW WĘGRZYN¹

Zakład Oceny Jakości i Metod Hodowli Zbóż

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Krakowie

¹ Emerytowany profesor IHAR

Genetyczno-statystyczne parametry dziedziczenia cech użytkowych żyta ozimego (*Secale cereale* L.)

The genetic and statistical analysis of the heritability of important traits in winter rye (*Secale cereale* L.)

Badano epistatyczny, dominujący i addytywny sposób działania genów kontrolujących dziedziczenie 12 cech: wysokość roślin, masę ziaren z kłosa, liczbę ziarna z kłosa, liczbę kłosów z poletka, długość kłosa, długość dokłosa, masę 1000 ziaren, ciężar hektolitra, rdzę brunatną, plon ziarna z poletka, zawartość białka i liczbę opadania u 11 odmian żyta ozimego: Dańkowskie Złote, Dańkowskie Nowe, Motto, Warko, Wibro, Zduno, Adar, Arant, Amilo, Kier i Walet. Stwierdzono istotną epistazę dla wszystkich badanych cech. W przypadku długości dokłosa odnotowano epistazę typu „i”, tj. wynikającą ze współdziałania loci homozygotycznych z homozygotycznymi oraz dla pozostałych cech epistazę typu „j,l”, wynikającą ze współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznych z heterozygotycznymi. Wykonana analiza wariancji dla modelu addytywno-dominującego wykazała przewagę dominującego sposobu działania genów nad addytywnym dla większości badanych cech. Stwierdzono naddominację dla wysokości roślin, liczby ziaren z kłosa, długości dokłosa, rdzy brunatnej, ciężaru hektolitra i liczby opadania. Odziedziczalność w wąskim sensie h^2 (w) była niska dla większości badanych cech, z wyjątkiem liczby ziaren z kłosa, długości dokłosa i masy 1000 ziaren. Odziedziczalność w szerokim sensie h^2 (s) była wysoka dla większości badanych cech, z wyjątkiem liczby kłosów na poletku.

Słowa kluczowe: addytywność, dominowanie, epistaza, odziedziczalność, żyto ozime

The epistatic, dominance and additive action modes of the genes controlling inheritance of 12 traits: plant height, grain weight per ear, number of grains per ear, number of ears per plot, length of ear, length of internode, weight of 1000 grains, test weight, brown rust infectibility, grain yield per plot, protein content and falling number in 11 varieties of winter rye: Dańkowskie Złote, Dańkowskie Nowe, Motto, Warko, Wibro, Zduno, Adar, Arant, Amilo, Kier and Walet were evaluated. Significant epistasis for all the traits has been confirmed. The epistasis of “i” type, resulting from interaction of homozygous loci with homozygous loci, was detected for the length of internode. The epistasis of “i,l” type, being the effect of interaction between homozygous loci and heterozygous loci as well as between heterozygous loci and heterozygous loci, was characteristic of all the others traits. The analysis of variance for an additive-dominance model showed the advantage of dominant genes over additive ones

for most of the analysed traits. Strong overdominance for plant height, number of grains per ear, length of internode, brown rust infectibility and weight of 1000 grains was observed. The heritability h^2 (in narrow sense) was high for a number of grains per ear, length of internode and weight of 1000 grains. The heritability h^2 (in broad sense) was high for all the traits, excluding a number of ears per plot.

Key words: additive-dominance model, epistasis, heritability, winter rye

WSTĘP

Celem podjętych prac było poznanie genetycznych parametrów żyta ozimego obejmujących addytywne, dominujące i epistatyczne działanie genów kontrolujących dziedziczenie najważniejszych cech użytkowych.

Prowadzone w Polsce badania genetyczne (Jedyński i in., 1989; Kaczmarek i in., 1989, 1993; Węgrzyn, 1985; Węgrzyn i in., 1985, 1989, 1993, 1995; Śmiech, 1996; Śmiałowski i in., 1998, 1999, 2001) umożliwiły poznanie sposobów działania genów epistatycznych, dominujących i addytywnych a także odziedziczalność najważniejszych cech struktury plonu i cech jakościowych żyta. Wyniki tych prac wskazują, że dziedziczenie cech żyta w dużym stopniu zależy zarówno od epistatycznego, jak i addytywno-dominującego sposobu działania genów. Ponieważ cytowane badania przeprowadzono w oparciu o starsze materiały żyta uzasadniona jest prezentacja badań, w których zostały wykorzystane również nowsze populacje żyta ozimego. Niniejsza praca opisuje wyniki badań nad sposobami działania genów kontrolujących dziedziczenie 12 ważnych cech użytkowych u kilku starszych odmian żyta oraz 2 nowszych, które wprowadzono w ostatnich latach do uprawy w Polsce. Przyjęto założenie, że w dziedziczeniu cech użytkowych w badanych populacjach żyta ozimego ważną rolę odgrywa nie tylko addytywno-dominujący sposób dziedziczenia cech, ale również epistatyczny sposób działania genów. Ten typ dziedziczenia zarówno u roślin obcopylnych jak i rozmnażanych panmiktycznie samopylnych ma istotny wpływ na skuteczność selekcji. Ponieważ oszacowanie wyłącznie addytywno-dominujących efektów genetycznych może powodować duży błąd w ocenie dziedziczenia cech żyta (Węgrzyn, 1985), dlatego autorzy pracy podjęli się przeprowadzenie badań obejmujących również epistatyczny sposób działania genów u żyta ozimego.

MATERIAŁ I METODY

W badaniach wykorzystano model analizy dla potrójnego testu krzyżowań opisany przez Comstocka i Robinsona (1952) w modyfikacji Kearsaya i Jinksa (1968). Testery oznaczone symbolem L_1 (SMH 49-1) i L_2 (SMH 75-1) różniące się między sobą krzyżowano wcześniej celem otrzymania testera L_3 . Następnie 3 testery L_1 , L_2 , L_3 krzyżowano z 11 populacjami żyta ozimego: Dańkowskie Złote, Dańkowskie Nowe, Motto, Warko, Wibro, Zduno, Adar, Arant, Amilo, Kier i Walet. Otrzymane w ten sposób mieszańce F_1 wysiano w 2001 roku polu w 3-powtórzeniach na powierzchni 0,4 m².

Obserwacje polowe i analizy laboratoryjne objęły 12 cech: wysokość roślin, długość dokłosa i kłosa, stopień porażenia rdzą brunatną, liczbę kłosów na poletku, plon ziarna z poletka, masę ziaren z kłosa, liczbę ziaren z kłosa, masę 1000 ziaren, ciężar hektolitra,

zawartość białka i liczbę opadania. Dla oszacowania epistazy i addytywno-dominującego sposobu działania genów przeprowadzono 2 niezależne analizy wariancji. W tym celu dla oszacowania epistazy obliczono średnie kwadraty epistazy całkowitej, z której wydzielono epistazę typu „i”, tj. wynikającą ze współdziałania loci homozygotycznych z homozygotycznymi i epistazę typu „j,l” wynikającą ze współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznych z heterozygotycznymi oraz błąd. Istotność poszczególnych składników sprawdzono testem „F”. Efekty epistatyczne dla każdej populacji oszacowano z relacji $\bar{I}_i = \bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - 2\bar{L}_{3i}$, gdzie $\bar{L}_{1i}, \bar{L}_{2i}, \bar{L}_{3i}$ są średnimi wartościami cech dla mieszańców uzyskanych ze skrzyżowania *i*-tej odmiany z testerami L_1, L_2, L_3 (Jinks i in., 1969). Istotność odchylen od zera oszacowanych efektów epistatycznych dla populacji sprawdzano testem „t”. Stosownie do założenia dla wszystkich badanych cech został oznaczony addytywno-dominujący sposób działania genów. Obliczenia wykonano dla sum (addytywny komponent) z relacji, $D_i = \bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} + \bar{L}_{3i}$ i dla różnic (dominujący komponent) z relacji: $H_i = \bar{L}_{1i} - \bar{L}_{2i}$, następnie określono stopień dominacji z oszacowanych składników z relacji $\sqrt{\frac{H_i}{D}}$ (Jinks i in., 1968) oraz wyznaczono kierunki dominacji według

$$\text{wzoru: } r_{\text{sumy / różnice}} = \frac{\text{Cov}_{\text{sumy / różnice}}}{\sqrt{V_{\text{sumy}} \times V_{\text{różnice}}}} \quad (\text{Jinks i in., 1968}).$$

W oparciu o obliczone komponenty wariancyjne wyznaczono współczynniki odziedziczalności w szerokim i wąskim zakresie z relacji $h_{(sz)}^2 = \frac{V_G}{V_F}$, $h_{(w)}^2 = \frac{V_A}{V_F}$, gdzie V_A, V_B, V_F oznaczają wariancje addytywne, genetyczne i fenotypowe (Simmonds, 1987).

WYNIKI I DYSKUSJA

W tabeli 1 zestawiono średnie kwadraty z analizy wariancji epistazy dla 12 cech żyta ozimego. Stwierdzono występowanie istotnej epistazy dla większości badanych cech. Epistaza wynikała głównie ze współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznych z heterozygotycznymi określana jako typu „j,l” (tab. 1). Epistaza typu „i”, tj. wynikająca ze współdziałania loci homozygotycznych z homozygotycznymi, wystąpiła tylko dla długości dokłosa (tab. 1). Uzyskane wyniki mają znaczenie praktyczne dla hodowli żyta.

Wysoce istotny średni kwadrat epistazy dla badanych cech oznacza, że skuteczność selekcji w obrębie tej cechy we wczesnych pokoleniach może okazać się niska (z wyjątkiem długości dokłosa). Należy podkreślić, że uwaga będzie dotyczyć tych odmian żyta, u których oszacowano dla badanej cechy istotne efekty epistazy.

Tabela 1

Analiza wariancji dla epistazy u form żyta ozimego w 2001 roku
Analysis of variance for epistatic effects in winter rye in 2001

Źródło zmienności Source of variability	Liczba stopni swobody Degrees of freedom	Średni kwadrat Mean squares											
		wysokość roślin plant height	masa ziaren z kłosa grain weight per ear	liczba ziaren z kłosa number of grains per ear	liczba kłosów z poletka number of ears per plot	długość kłosów length of ear	długość dokłosa length of internode	masa 1000 ziaren weight of 1000 grains	ciężar hektolitra test weight	rdza brunatna brown rust	plon ziarna z poletka grain yield per plot	zawartość białka protein content	liczba opadania falling number
Epistaza Epistasis	11	515,7**	0,47*	235,6**	4452,2*	7,3**	67,6*	36,02*	43,1**	5,9*	11205,7**	1,9**	79,6*
Typ „i” Type „i”	1	22,4	0,07	27,3	1258,7	1,1	52,9*	8,03	2,5	2,9	2089,3	0,7	1,5
Typ „j,l” Type „j,l”	32	176,6**	0,16**	80,2**	491,1*	2,5**	21,6**	12,1*	14,7**	1,9*	3786,7**	0,63**	27,3**
Błąd Error	60	61,5	0,11	79,6	2117,1	0,64	8,9	16,3	12,4	2,7	5570,7	0,59	32,7

*, ** Istotne odpowiednio dla poziomu P = 0,05 lub P = 0,01

*, ** Significant at P = 0.05 and P = 0.01, respectively

Tabela 2

Efekty epistazy w odmianach żyta
Epistatic effects for evaluated varieties

Odmiany Varieties	Oszacowane efekty epistazy Estimation of epistatic effects											
	wysokość roślin plant height	masa ziaren z kłosa grain weight per ear	liczba ziaren z kłosa number of grains per ear	liczba kłosów z poletka number of ears per plot	długość kłosów length of ear	długość dokłosa length of internode	masa 1000 ziaren weight of 1000 grains	ciężar hektolitra test weight	rdza brunatna brown rust	plon ziarna z poletka grain yield per plot	zawartość białka protein content	liczba opadania falling number
Dańkowskie Żłote	-18,2**	-0,07	-2,00	-34,3	-2,03**	-5,53**	-1,87	0,5	0,7	-59,1	0,07	0,001
Dańkowskie Nowe	-14,6**	-0,57**	-11,67*	27,3	-0,3	2,70	-4,07	-7,1**	0,7	-82,4	0,5	-14,7**
Motto	7,7	-0,001	-6,67	-46,7	2,6**	2,13	4,57	7,9**	2,3**	7,9	0,73	1,7
Warko	-8,9	0,33	5,33	-50,7	2,2	-213	2,7	2,8	0,7	44,9	1,83**	-4,3
Wibro	-5,6	-0,13	-2,33	-48,7	2,0	6,7**	-1,7	-3,4	-1,0	-5,9	-0,53	5,0
Zduno	-1,1	-0,43*	-15,67**	31,0	-0,17	9,67**	-0,33	3,8	2,3*	-62,2	-1,23**	2,3
Adar	-0,3	0,3	3,67	-26,7	0,1	0,03	7,6**	-1,8	-1,0	37,97	0,07	0,001
Arant	0,9	0,07	0,001	21,3	0,3	2,07	0,9	-0,5	1,3	-22,3	0,37	0,001
Amilo	9,4*	0,3	4,67	-24,7	-1,23**	1,03	1,7	2,2	1,7	45,8	-0,27	4,7
Kier	23,8**	0,93**	16,67**	61,7*	1,67**	7,57**	-3,2	1,5	-0,3	90,1*	0,53	1,7
Walet	22,8**	0,17	-9,33	-24,3	-1,63**	-0,1	3,1	-0,7	-1,7	-99,5*	0,7	-0,3

*,** Istotne dla poziomu P = 0,05 lub P = 0,01

*,** Significant at P = 0.05 and P = 0.01, respectively

W przypadku form żyta, u których nie ujawniono epistazy, większe znaczenie dla dziedziczenia badanej cechy będzie miał addytywno-dominujący sposób działania genów.

W tabeli 2 zamieszczono oszacowane efekty epistazy dla badanych populacji żyta ozimego. Jeśli epistaza w ogóle wystąpiła, wówczas w sposób istotny wpływała na ekspresję cech u badanych odmian. Okazało się, że największy wpływ epistazy na wartość cech odnotowano u odmiany Kier.

Epistaza u tej odmiany wpływała korzystnie na masę i liczbę ziaren z kłosa, liczbę kłosów z poletka, długość kłosów, plon ziarna z poletka. Niekorzystnie działanie epistazy u odmiany Kier odnotowano w przypadku długości źdźbła i dokłosa. Również u odmiany Dańkowskie Złote odnotowano niekorzystny wpływ epistazy na wysokość roślin i długość kłosów. W przypadku populacji Dańkowskie Nowe epistaza korzystnie oddziaływała na wysokość roślin, masę i liczbę ziaren z kłosa oraz liczbę opadania. U odmiany Zduno odnotowano niekorzystną ekspresję epistazy w przypadku masy i liczby ziaren z kłosa, długości dokłosa i zawartości białka, natomiast zaobserwowano nieznacznie korzystny wpływ epistazy na zawartości białka. Epistaza u odmiany Amilo i Walet niekorzystnie modyfikowała wysokość roślin i długości kłosów. W przypadku odmiany Walet odnotowano niekorzystny wpływ epistazy na plon ziarna z poletka. Epistaza u odmiany Motto dodatkowo wpływała na długość kłosów, ciężar hektolitra i odporności na rdzę brunatną. Dodatkowo efekty epistazy stwierdzono dla zawartości białka u populacji Warko, dla długości dokłosa u odmiany Wibro i dla masy 1000 ziaren u populacji Adar (tab. 2). Prezentowane wyniki potwierdzają tezę, że w dziedziczeniu badanych cech ważną rolę odgrywają niealleliczne formy działania genów.

Jednak poszczególne formy epistazy w sposób odmienny wpływały na cechy badanych odmian. Epistaza, która wydłużała długość dokłosa u odmiany Zduno, Wibro, Kier, a skracała u populacji Dańkowskie Złote, wynikała ze współdziałania loci homozygotycznych z homozygotycznymi (epistaza typu „i”). Ten typ epistazy jest częścią addytywnej wariancji genetycznej, która jest w wysokim stopniu odziedziczalna. Natomiast epistaza, która wynikała ze współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznych z heterozygotycznymi, czyli epistaza typu „j,l”, jest częścią zmienności genetycznej zaliczanej do nieaddytywnych form działania genów, w niskim stopniu odziedziczalna. Właśnie ten typ epistazy odnotowano dla większości badanych cech.

Stosownie do założenia przeprowadzono również analizę wariancji według modelu addytywno-dominującego (tab. 3).

Stwierdzono istotne efekty dominowania dla wysokości roślin, masy ziaren z kłosa, liczby ziaren z kłosa, długości dokłosa i kłosa, ciężaru hektolitra, plonu ziarna z poletka i liczby opadania. Natomiast addytywny sposób działania genów odnotowano tylko dla długości kłosa (tab. 3). Obliczony stopień dominacji wykazał również silną naddominację u kilku cech: wysokości roślin, liczby ziaren z kłosa, długości dokłosa, rdzy brunatnej i liczby opadania (tab. 4). Kierunek dominacji okazał się na ogół nieokreślony z wyjątkiem: liczby ziaren z kłosa ($r = 0,59$), długości dokłosa ($r = -0,80$) i liczby opadania ($r = -0,82$) (tab. 4).

Tabela 3

Analiza wariancji dla modelu addytywno-dominującego
Analysis of variance for additive and dominance model

Źródło zmienności Source of variability	Liczba stopni swobody Degrees of freedom	Średni kwadrat Mean squares											
		wysokość roślin plant height	masa ziaren z kłosa grain weight per ear	liczba ziaren z kłosa number of grains per ear	liczba kłosów z poletka number of ears per plot	długość kłosów length of ear	długość dokłosa length of internode	masa 1000 ziaren weight of 1000 grains	ciężar hektolitra test weight	rdza brunatna brown rust	plon ziarna z poletka grain yield per plot	zawartość białka protein content	liczba opadania falling number
Addytywność Additivity	10	126,2	0,04	41,8	793,0	3,3*	15,5	26,8	6,9	2,1	1879	0,66	30,8
Błąd Error	60	78,9	0,14	87,9	2813,7	1,0	11,1	23,1	19,2	4,2	7552	1,03	45,5
Dominowanie Dominance	10	156,7**	0,19*	101,5**	1355,1	1,95**	23,8**	11,3	15,7*	2,9	4545*	0,71	35,9*
Błąd Errorr	40	22,5	0,04	18,8	817,3	0,36	2,95	7,23	6,6	1,5	2049	0,39	13,9

*, ** Istotne odpowiednio dla poziomu P = 0,05 lub P = 0,01

*, ** Significant at P = 0.05 and P = 0.01, respectively

Tabela 4

Oszacowane efekty addytywne, dominujące, stopień dominacji z oszacowanych składników, odziedziczalność w wąskim i szerokim sensie oraz kierunki dominacji (r)

Estimation of additive effects, dominant effects, dominance ratio, heritability in narrow and broad sense and directions of domination (r)

Parametry genetyczne The genetic parameters	Oszacowane wartości parametrów genetycznych dla badanych cech Estimation of genetic parameters for investigated traits											
	wysokość roślin plant height	masa ziaren z kłosa grain weight per ear	liczba ziaren z kłosa number of grains per ear	liczba kłosów z poletka number of ears per plot	długość kłosów length of ear	długość dokłosa length of internode	masa 1000 ziaren weight of 1000 grains	ciężar hektolitra test weight	rdza brunatna brown rust	plon ziarna z poletka grain yield per plot	zawartość białka protein content	liczba opadania falling number
$(\hat{D})$ Addytywność; Additivity	88,5	0,004	11,1	128,77	2,66	10,52	16,97	0,43	0,65	478,24	0,29	13,9
$(\hat{H})$ Dominowanie; Dominance	178,9	0,195	110,22	717,13	2,11	27,77	5,44	12,13	1,88	33227,9	0,43	29,16
$\sqrt{\frac{H_1}{D}}$ Stopień dominacji Dominance ratio	1,42	—	3,15	—	0,89	1,62	0,57	5,3	1,7	—	1,23	1,45
h^2 (wąski) (narrow sense heritability)	0,30	0,016	0,74	0,08	0,52	0,25	0,56	0,023	0,17	0,09	0,24	0,24
h^2 (szeroki) (broad sense heritability)	0,90	0,80	0,80	0,39	0,93	0,91	0,7	0,66	0,64	0,54	0,68	0,74
Kierunki dominacji Directions of domination (r)	-0,12	0,26	0,59	0,099	0,27	-0,80	0,083	0,16	-0,29	-0,47	-0,10	-0,82

Dodatni kierunek dominacji dla liczby ziaren z kłosa wskazywał, że cecha dążyła do gorszego rodzica, natomiast ujemny dla długości dokłosa i liczby opadania, że do lepszego. Konsekwencją przewagi dominującego nad addytywnym sposobem działania genów były wysokie wartości współczynników odziedziczalności h^2 w szerokim sensie dla większości badanych cech. Wysokie współczynniki odziedziczalności w wąskim sensie h^2 stwierdzono tylko dla długości kłosów i masy tysiąca ziaren (tab. 4).

Prezentowane wyniki badań potwierdzają Jedyński (1989), Kaczmarek (1993), Śmiałowski (1993, 2001), Węgrzyn (1989, 1993) i Śmiech i wsp. (1996). Szczególnie dużą rolę zarówno epistazy, jak i dominującego sposobu w dziedziczeniu wysokości roślin u żyta opisuje Kaczmarek i wsp. (1993). Wysoki 62% udział epistazy wynikającej ze współdziałania loci heterozygotycznych z heterozygotycznymi w dziedziczeniu liczby ziaren z kłosa u żyta stwierdził Śmiałowski i wsp. (1993). Istotną rolę epistazy w dziedziczeniu zawartości białka w ziarnie i liczby opadania odnotował Węgrzyn i wsp. (1993), a potwierdził dla zawartości białka Śmiech i wsp. (1996). Natomiast w przypadku jęczmienia Kjaer i Jensen (1996) odnotowali aż 80% zmienności wywołanej epistazą dla masy 1000 ziaren i plonu ziarna.

W naszej pracy jednak na szczególną uwagę zasługuje odmienny pod względem wartości i kierunku wpływ epistazy na dziedziczenie ważnych cech plonotwórczych i jakościowych u żyta ozimego. Przyczyny mogą tkwić w różnorodności genetycznej badanego materiału. Innym spostrzeżeniem przydatnym do praktycznej hodowli, wynikającym z występowania epistazy, jest możliwość wykorzystania jej efektów w potomstwie. Utrwalenie zmian będzie jednak napotykać duże trudności ze względu na niską odziedziczalność niektórych analizowanych cech, co wykazano w niniejszej pracy.

WNIOSKI

1. Dziedziczenie cech użytkowych żyta ozimego kontrolowane jest w epistatyczny oraz addytywno-dominujący sposób działania genów. Sposób tego dziedziczenia jest specyficzny dla określonej populacji i cechy.
2. Jeśli epistaza wystąpiła to wynikała głównie ze współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i loci heterozygotycznych heterozygotycznymi (epistaza typu „j,l”).
3. Analiza wariancji według addytywno-dominującego modelu wykazała przewagę dominującego sposobu działania genów nad addytywnym dla większości badanych cech. Stwierdzono również wysoką naddominację dla wysokości roślin, liczby ziaren z kłosa, długości dokłosa, stopnia porażenia rdzą brunatną, ciężaru hektolitra i liczby opadania.
4. Współczynniki odziedziczalności w szerokim sensie były wyższe od współczynników w wąskim sensie. Świadczy to o przewadze nieaddytywnych form działania genów w dziedziczeniu ważnych cech u żyta ozimego.

LITERATURA

- Comstock R. E., Robinson H. F. 1952. Heterosis. Chap. 30. Iowa State Col. R.
- Kaczmarek J., Bujak H. 1993. Analiza dziedziczenia 6 cech ilościowych dwóch linii wsobnych żyta. Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 223: 127 — 134.
- Kearsey M. J., Jinks J. L. 1967. A General Method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. I. Theory. Heredity 23: 403 — 409.
- Kjaer B., Jensen J. 1996. Quantitative trait loci for grain yield and components in a cross between a six-rowed and two-rowed barley. Euphytica 90: 1 39 — 48.
- Jedyński S., Kaczmarek H. 1989. Efekty epistatycznego działania genów u żyta. Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 382: 231 — 238.
- Jinks J. L., Perkins J. M., Breese E. L. 1968. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. II Application to inbred lines. Heredity 24: 45 — 57.
- Jinks J. L., Perkins J. M. 1969. A general method of detecting additive, dominance and epistasis variation for metrical traits. III F₂ and backcross populations. Heredity 25: 419 — 428.
- Jinks J. L., Perkins J. M., Pooni H. S. 1973. The incidence of epistasis in normal and extreme environments. Heredity 31 (2): 263 — 269.
- Simmonds N. M. 1987. Podstawy hodowli roślin. PWR i L, Warszawa.
- Śmiech M., Przybecki Z., Malepszy S. 1996. Dziedziczenie zawartości białka i masy 1000 ziaren w liniach wsobnych żyta (*Secale cereale* L.). Biul. IHAR 209: 93 — 98.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 1998. The influence of environments on the forms of the epistatic effects at some of winter rye population. J. Appl. Genet. 38 A: 114.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 1999. Działania genów epistatycznych kontrolujących dziedziczenie cech u wybranych populacji żyta ozimego. Biul. IHAR 211: 249 — 257.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 2001. Addytywno-dominujący sposób działania genów odpowiedzialnych za dziedziczenie ważnych cech rolniczych żyta ozimego. Pam. Puł. 128: 247 — 256.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 2001. The influence of environments on epistatic effects of genes controlling some traits in winter rye. Eucarpia Rye Meeting. Book Abstr.: 53.
- Węgrzyn S. 1985. Genetyczne podstawy niektórych cech u żyta. Prace zespołu hodowli żyta. IHAR, Radzików: 14 — 21.
- Węgrzyn S., Śmiałowski T. 1989. Sposoby działania genów kontrolujących niektóre cechy morfologiczne żyta ze szczególnym uwzględnieniem epistazy. Hod. Rośl. Aklim. 33 z. 5/6: 1 — 7.
- Węgrzyn S., Śmiałowski T. 1993. Sposoby działania genów ze szczególnym uwzględnieniem epistazy. Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 223: 91 — 100.
- Węgrzyn S., Śmiałowski T. 1995. Sposoby działania genów epistatycznych, dominujących i addytywnych kontrolujących ważne cechy użytkowe w odmianach populacyjnych żyta (*Secale cereale* L.). Biul. IHAR 195/196: 273 — 281.