

ROMUALD KOSINAInstytut Biologii Roślin
Uniwersytet Wrocławski

Numeryczna klasyfikacja genetycznych parametrów cech zarodka oraz tetraploidalnych taksonów pszenicy opisanych tymi parametrami

Clustering of genetic parameters of embryo characters and taxa of tetraploid wheat

Metody taksonomii numerycznej zastosowano do klasyfikacji parametrów genetycznych m , $[d]$, $[h]$, $[i]$, $[j]$, $[l]$ oraz niezależnie mieszańcowych taksonów pszenic tetraploidalnych. Skupianie obiektów przeprowadzano przy wielkości korelacji kofenetycznych $> 0,90$. Transformacje skal nie poprawiały wyraźnie skuteczności stosowanych metod. Parametry m wyodrębniane są w niezależne skupienie. Rozmieszczanie parametrów w przestrzeni 3D wskazuje na odrębność i integralność natury genetycznej epiblastu. Związki pomiędzy parametrami genetycznymi w parach $[h]$ – $[i]$ i $[d]$ – $[l]$ wskazują na funkcjonowanie naddominacji i nadinterakcji nieallelicznych w kontroli ekspresji cech zarodka. Prezentacja taksonów w przestrzeni drzewa najkrótszych rozgałęzień ujawniła rozdzielenie par mieszańców przeciwnych na dwie grupy mateczno-ojcowskiego pochodzenia od endemicznej *Triticum carthlicum*. Dendrogram najbliższego sąsiedztwa wydziela grupę pochodzącą od *T. carthlicum* i *T. dicoccoides*. Świadczy to o odrębności genetycznej endemicznej pszenicy perskiej i dzikiej płaskurki w grupie analizowanych tetraploidów.

Słowa kluczowe: parametry genetyki ilościowej, pszenice tetraploidalne, taksonomia numeryczna, zarodek

Methods of numerical taxonomy were applied for classification of genetic parameters m , $[d]$, $[h]$, $[i]$, $[j]$, $[l]$ as well as for cluster analysis of hybrid taxa of tetraploid wheats. Clustering of objects was made at the level of cophenetic correlation > 0.90 . Transformations of scale did not improve distinctly the efficacy of the used methods. The parameters m are set in a separate cluster. Distribution of parameters within the 3D-space shows special genetic nature of epiblast. Relationships within pairs of genetic parameters, i.e. $[h]$ – $[i]$ and $[d]$ – $[l]$ show that overdominance and non-allelic overinteractions control the expression of embryo characters. Presentation of taxa within a space of minimum-length spanning tree exhibits separation of reciprocal hybrid pairs in two groups of the maternal-paternal *Triticum carthlicum* origin. Neighbour-joining dendrogram sets apart a group of hybrids of *T. carthlicum* and *T. dicoccoides* origin. This is an evidence of genetic peculiarity of endemic Persian wheat as well as wild emmer within group of tetraploids studied.

Key words: embryo, numerical taxonomy, parameters of quantitative genetics, wheat tetraploids

WSTĘP

W taksonomii numerycznej roślin najczęstszą procedurą jest wykorzystywanie oryginalnych cech (ewentualnie cech transformowanych) do klasyfikacji operacyjnych jednostek taksonomicznych, OTUs — operational taxonomic units (Sneath i Sokal, 1973). Sporadycznie zdarza się zastosowanie parametrów równań regresji, w szczególności do analizy zmienności kształtów roślin (Phillips, 1983; Kosina, 1996). Również za wyjątkowe w taksonomii należy uznać studia nad cechami mikrostrukturalnymi ziarniaka pszenicy (Kosina, 1984, 1995, 1999). W owocu tego typu można wyróżnić trzy rodzaje tkanek i organów o zróżnicowanych genotypach: zarodek — młodą roślinę o *sensu stricto* mieszańcowym charakterze (po skrzyżowaniu roślin) i w pewnym stopniu zdiploidyzowanych genomach, np. u allopoliploidów (Feldman i in., 1986); bielmo — tkankę triploidalną, również mieszańcową o różnym udziale genomów rodziców oraz szereg tkanek (okrywa owocowo-nasienna, tkanki przewodzące i transferowe) o ściśle matecznym pochodzeniu. Zainteresowanie genetyką zarodka (Kosina, 1993) jest w pełni uzasadnione ze względu na wielogenową regulację jego morfogenezy, czego dowodzą analizy licznych mutantów zarodków kukurydzy i ryżu (Sheridan i Neuffer, 1982; Nagato i in., 1989; Clark i Sheridan, 1991). Użycie parametrów genetyki ilościowej do celów klasyfikacyjnych w taksonomii roślin jak i ocena tych parametrów metodami taksonomii numerycznej są w literaturze zupełnie nowatorskie. Istotny w poniższych analizach jest fakt, że badany organ rośliny, zarodek, jest konserwatywny rozwojowo i zapewne genetycznie.

Zastosowanie wspomnianych metod numerycznych oraz analiza genetycznego statusu zarodka pszenic tetraploidalnych jest celem poniższych badań. Genetyczna struktura roślin jest opisywana tutaj z wykorzystaniem modelu 6-parametrowego (m , $[d]$, $[h]$, $[i]$, $[j]$, $[l]$) zgodnie z propozycjami Mathera i Jinksa (1982). Ze względu na wagę związków pomiędzy parametrami istotne jest zastosowanie techniki R do ich oceny (Sneath i Sokal, 1973). Badane taksony należą do form uprawnych i dzikich (*Triticum dicoccum* vs. *T. dicoccoides*), o wąskim i szerokim zasięgu (*T. carthlicum* vs. *T. durum*), o mieszańcowym lub mutacyjnym pochodzeniu (*T. ispahanicum*, *T. polonicum*). Tak zróżnicowana grupa OTU może być szczególnie interesująca w badaniach techniką Q (Sneath i Sokal, 1973). Jedną z grup metod porządkujących OTU są metody skupiania i one były głównym narzędziem w niniejszej pracy (Sneath i Sokal, 1973; Rohlf, 1994).

Poniższe opracowanie jest interdyscyplinarnym rozważaniem z zakresu taksonomii i analizy procesu ewolucji roślin, w szczególności organizacji genetycznej zmienności w populacjach roślin uprawnych. Rozważania te są zgodne z poglądem Stuessy'ego (1990) na temat obszaru badań systematyki roślin.

MATERIAŁ I METODY

Jako zmienne (cechy) opisujące OTU zostały wykorzystane parametry genetyczne m , $[d]$, $[h]$, $[i]$, $[j]$, $[l]$ modelu Mathera i Jinksa (1982) publikowane częściowo (Kosina, 1995) oraz w większości niepublikowane. Oceny tych parametrów uzyskano na podstawie

danych z pokoleń F_1 do F_4 , BC_1 , BC_2 oraz P_1 i P_2 dla następujących kombinacji krzyżówkowych i krzyżowań odwrotnych (w nawiasach podano symbole literowe używane w diagramach):

1. *Triticum durum* $\times$ *T. dicoccum* (DDc, DcD),
2. *T. durum* $\times$ *T. carthlicum* (DC, CD),
3. *T. carthlicum* $\times$ *T. ispahanicum* (CI, IC),
4. *T. carthlicum* $\times$ *T. polonicum* (CP, PC),
5. *T. carthlicum* $\times$ *T. dicoccoides* (CDs, DsC),
6. *T. carthlicum* $\times$ *T. dicoccoides* (CDs', Ds'C).

Wykorzystane do krzyżowań taksony pszenicy są zróżnicowane pod względem ich pochodzenia oraz wzoru ewolucji:

- *Triticum durum* — pszenica twarda, o dużej zmienności ekologicznej (8 grup). Mniej plastyczna niż heksaploidalna *T. aestivum*. Pierwotne centrum zmienności w Etiopii (Asins i Carbonell, 1989). Nadal w uprawie. Może odgrywać ważną rolę na nowych terenach przy globalnym ocieplaniu klimatu. Jej genomy są silnie zdiploidyzowane (Feldman i in., 1986).
- *T. polonicum* — pszenica polska. Występuje rzadko jako domieszka w zasiewach *T. durum* na obszarze śródziemnomorskim, Etiopii, Bliskiego Wschodu, Zakaukazia i w Chinach. Kłos o ekstremalnie długich plewach, plewkach i ziarniakach. Prawdopodobnie mutacja z *T. durum* (Bekele, 1984).
- *T. carthlicum* — pszenica perska. Endemiczna pszenica Zakaukazia, uprawiana do 2500 m n.p.m. Uważana jest za rekombinanta z krzyżowań tetraploidów z pszenicą zwyczajną (Mac Key, 1966). Genetycznie najbardziej odległa od innych tetraploidów z genomami AABB (Joshi i Singh, 1979).
- *T. ispahanicum* — płaskurka isfahańska, występuje w Iranie. Według Chelaka (1978) produkt spontanicznych krzyżowań w obrębie uprawnej płaskurki, *T. dicoccum*.
- *T. dicoccum* — pszenica płaskurka, uprawiana od neolitu do wczesnego średniowiecza. Obecnie sporadycznie w uprawie na Bliskim Wschodzie, w Hiszpanii, Maroku i Indii. Jej genomy są silnie zdiploidyzowane (Feldman i in., 1986).
- *T. dicoccoides* — dzika płaskurka. Takson polimorficzny. Endemit Bliskiego Wschodu. Cenna w badaniach molekularnej zmienności populacji. Ma słabo zdiploidyzowane genomy (Feldman i in., 1986).
- Powyższych dwanaście prostych i odwrotnych mieszańców (poz. 1–6) opisano parametrami genetycznymi czterech cech zarodka (numery cech zastosowano w diagramach przy oznakowaniu parametrów):
 1. stosunek długości tarczki i osi zarodka,
 2. kształt epiblastu,
 3. kształt tarczki,
 4. kształt osi zarodka.

Macierz danych oryginalnych (mieszańce $\times$ parametry genetyczne) analizowano techniką R (dla zbadania relacji pomiędzy parametrami genetycznymi) oraz techniką Q (związki pomiędzy taksonami). Do skupiania parametrów lub taksonów zastosowano trzy metody (Rohlf, 1994):

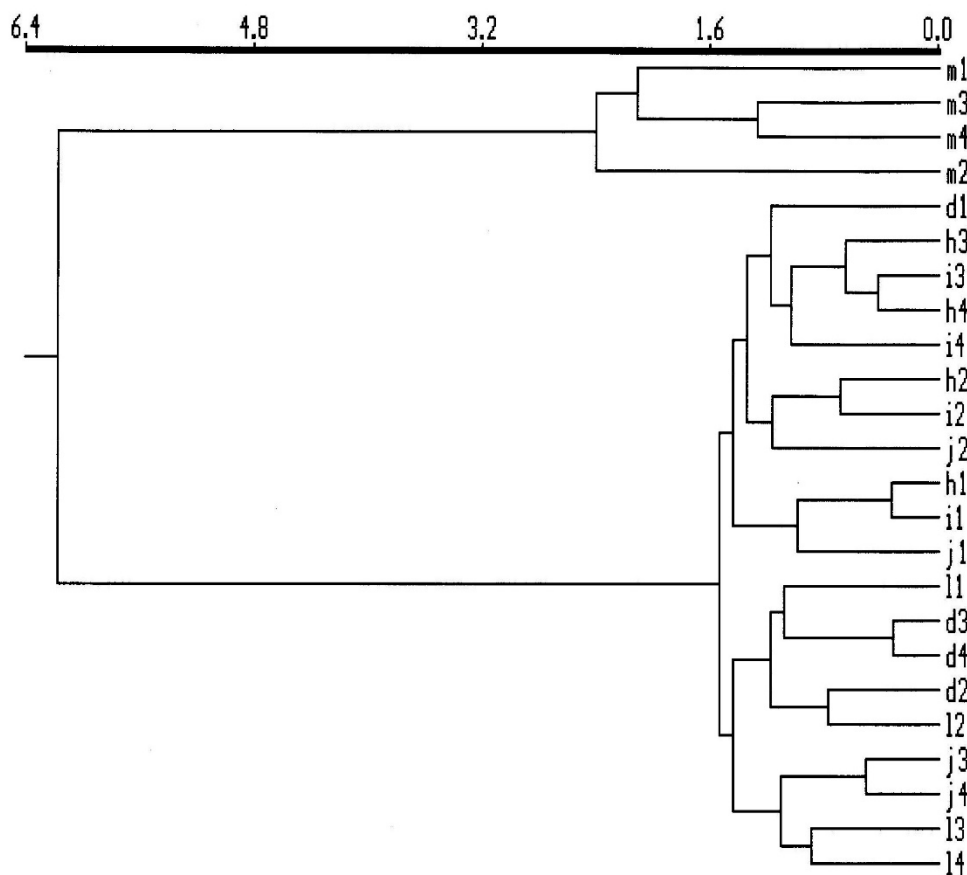
- UPGMA (unweighted pair-group method, arithmetic average) — metoda skupia parami OTU porównując nieważone średnie arytmetyczne grup. Jest to metoda najczęściej stosowana również w badaniach botanicznych (Duncan i Baum, 1981), ze względu na jej znaczną skuteczność (wysoki poziom korelacji macierzy odległości lub współczynników podobieństwa oraz macierzy wartości kofenetycznych, czyli poziomów łączenia OTU w dendrogramie).
- NJOIN (neighbor-joining method) — metoda skupiania opracowana przez Saitou i Nei (Rohlf, 1994) do konstruowania „zakorzenionych” drzew filogenetycznych. Ideą metody jest minimalizacja sumy wszystkich połączeń w drzewie — kryterium minimalnej ewolucji. Jest szczególnie skuteczna w rekonstrukcji filogenezy dla małej liczby taksonów (Pearson i in., 1999). Daje ona drzewa bardziej dokładne (w sensie pokrewieństwa) niż metoda UPGMA. Drzewa można „zakorzeniać” w punkcie środkowym (i tak postępowano w pracy) lub wobec wybranej „zewnątrznej” OTU.
- MST (minimum-length spanning tree) — metoda wyznacza niezakorzenione drzewo najmniejszych rozgałęzień z macierzy odległości lub współczynników podobieństwa. Graf może być prezentowany w przestrzeni 3D, jak uczyniono poniżej.

WYNIKI I DYSKUSJA

Analiza skupień genetycznych parametrów cech zarodka (technika R w A-przestrzeni)

Dobroć zastosowanych współczynników podobieństwa lub odległości pomiędzy sześcioma parametrami genetycznymi w metodzie skupień UPGMA badano poziomem korelacji kofenetycznej (korelacja macierzy, np. odległości, oraz macierzy wartości kofenetycznych). Analizy przeprowadzono dla 15 różnych współczynników podobieństwa lub odległości. Dla parametrów nietransformowanych uzyskano bardzo dobry poziom korelacji kofenetycznych ($r_{\text{kofenetyczne}} > 0,90$) w 47% przypadków, zaś poziom dobry ($r_{\text{kofenetyczne}} = 0,80\text{--}0,90$) dla 13% analiz. Szereg metryk Minkowskiego, jak średnia odległość taksonomiczna, odległość euklidesowa oraz ich kwadraty, odległość Manhattan, jak i współczynniki: kształtu Penrose’a i procentowego podobieństwa Renkonena, w połączeniu z metodą skupiania UPGMA dały najwyższe wartości korelacji kofenetycznej. Transformacja parametrów obniżała ilość przydatnych do analizy skupień współczynników lub odległości $r_{\text{kofenetyczne}} > 0,90$ uzyskano dla 27% analiz. Dane przedstawione na rysunku 1 wskazują, że standaryzowane parametry m (średnie wartości genotypowe homozygot) dla wszystkich cech zarodka są wydzielone od pozostałych w odrębne skupienie. Parametr $m2$ (kształt epiblastu) jest wyraźnie odległy od średnich ($m1$, $m3$, $m4$) pozostałych cech. Względna bliskość parametrów $m3$ i $m4$ dowodzi, że morfogeneza tarczki i osi zarodka jest procesem spójnym genetycznie. Ujawnia się to również we wzajemnej bliskości pozostałych parametrów ($[d, h, i, j, l]$) dla obu cech. Według Mathera i Jinksa (1982) dobór skali decyduje o ujawnieniu niezależności parametru m od $[d]$ i $[h]$. Taką niezależność można obserwować zarówno w dendrogramie UPGMA dla danych transformowanych (rys. 1), jak i nietransformowanych w diagramie MST (rys. 2). Tam również parametr $m2$ jest skrajnie położony w przestrzeni opisanej

trzema OTU (CD, DC, CI). Rysunek 1 ujawnia specyficzne rozmieszczenie parametrów genetycznych. Widoczny jest dystans parametrów cechy 1 oraz kształtu epiblastu od cech 3 i 4 (parametry genetyczne kształtów tarczki i osi zarodka).

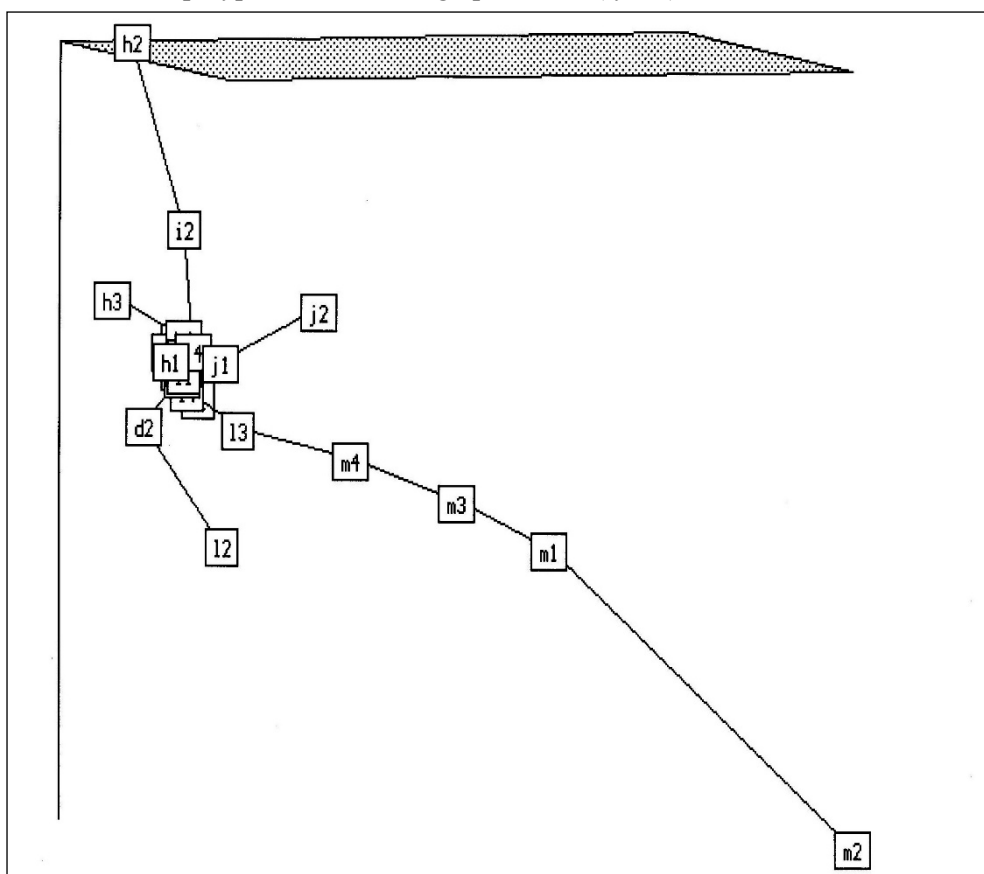


Rys. 1. Dendrogram UPGMA standaryzowanych parametrów genetycznych 4 cech zarodka pszenic tetraploidalnych. Odległości pomiędzy parametrami wyrażone średnią odległością taksonomiczną $r_{kofenetyczne} = 0,964$

Fig. 1. UPGMA tree for standardized genetic parameters for four traits of tetraploid wheat embryo. Differentiation of parameters is expressed as average taxonomic distance $r_{cophenetic} = 0.964$

Szczególnie bliskie sobie są efekty dominowania $[h]$ oraz nieallelicznych interakcji homozygotycznych $[i]$ dla wszystkich cech. Pozostałe parametry nieallelicznych interakcji $[j, l]$ wydzielone są w niezależne skupienie dla cech nr 3 i 4 — dowodzi to podobieństwa kontroli genetycznej obu cech. Parametry $[l]$ — niealleliczne interakcje heterozygot łączone są z parametrami $[d]$ — $[l1, l2]$. Prezentacja nietransformowanych parametrów

(rys. 2) w przestrzeni tylko trzech OTU (CD, DC, CI) ujawnia oddalenie genetycznych parametrów dla kształtu epiblastu (cecha nr 2) od parametrów cech pozostałych, co potwierdza odrębność genetyczną tego organu. Ekspresja genów kontrolujących rozwój epiblastu ulega silnej modyfikacji u oddalonych mieszańców *Triticeae* (Kosina, 1989 a). Rozwój ten jest wyraźnie odmienny w stresie środowiskowym. Zmiany powyższe ujawniają się w postaci mozaikowej budowy zarodka (z epiblastem lub bez) w obrębie jednego kłosa (Kosina, 1989 b). Pokazanie wszystkich parametrów w przestrzeni 3D może być utrudnione w przypadku ich bliskiego położenia (rys. 2).



Rys. 2. Drzewo minimalnych rozgałęzień parametrów genetycznych 4 cech zarodka pszenic tetraploidalnych. Osie x, y, z wyznaczone odpowiednio przez wartości parametrów dla taksonów CD, DC, CI. Bezpośrednie połączenia pomiędzy parametrami są średnimi odległościami taksonomicznymi obliczanymi dla wszystkich taksonów $r_{kofenetyczne} = 0,962$

Fig. 2. Minimum-length spanning tree (MST) for genetic parameters of four traits of tetraploid wheat embryo. Axes x, y, z are for parameters of CD, DC, CI taxa, respectively. Direct links between parameters are average taxonomic distances counted for all the taxa $r_{cophenetic} = 0.962$

Jednak szczegółowa obserwacja diagramu podczas jego rotacji ujawnia, że większość parametrów genetycznych cechy 1 (relacje wzrostowe zarodka) jest umieszczona w centrum grupy, zaś obwodowo parametry kształtów organów zarodka. Oba prezentowane diagramy (rys. 1 i 2) dowodzą genetycznej odrębności epiblastu, spójności kontroli genetycznej kształtów tarczki i osi zarodka oraz podobieństwa parametrów w parach $[h]-[i]$ i $[d]-[l]$. Wyniki analizy diallelicznej dla grupy *Triticum dicoccum*-*T. durum*-*T. polonicum*-*T. carthlicum* (Kosina, 1995) wskazują na istotną naddominację, przynajmniej dla cech nr 2, 3, 4. Jak podaje Jinks (1983) dla analizy heterozji, oceny zmienności parametrów $[d, h, i, l]$ pozwalają na szacowanie poziomu naddominacji oraz „nadinterakcji” nieallelicznych, wyrażanych zależnościami składowych wariancji genetycznych: $\sqrt{H/D} > 1$ (naddominowanie) oraz $\sqrt{L/I} > 1$ (nadinterakcje niealleliczne). Dla rozważanej grupy taksonów $\sqrt{H/D} = 3,67$ do $8,71$ (rozstęp dla czterech cech), zaś $\sqrt{L/I} = 1,36$ do $2,33$, co dowodzi współistnienia obu powyższych procesów. Badane mieszańce pochodzą od gatunków pszenic (w rozumieniu gatunku taksonomicznego) łączących w sobie dwa genomy o odmiennej naturze, A — genom autogamiczny oraz B — genom allogamiczny (Mac Key, 1970). Analizy Feldmana i wsp. (1986) dowiodły istotnego zdiploidyzowania, poprzez represję części genów, genomów *Triticum durum*, *T. dicoccum* oraz słabszego u *T. dicoccoides*. Dotyczy to w głównej mierze autogamicznego genomu A. Studia Asins i Carbonella (1986) nad zmiennością wewnątrz- i międzypopulacyjną izoenzymów ziarniaka w rodzaju *Triticum* wskazują, że wzory zmienności u *Triticum dicoccoides* i *T. carthlicum* są implikowane ich systemami kojarzenia, odpowiednio bardziej auto- vs. allogamia. Zatem istniałaby tutaj zbieżność pomiędzy autogamią *T. dicoccoides* oraz większą stabilnością jej autogamicznego genomu A (słabsza diploidyzująca represja genów). Biorąc pod uwagę takie zróżnicowanie genomów, słuszne jest twierdzenie Mac Keya (1970), że u pszenicy mamy do czynienia z disomiczną tetraploidalnością, która przy homozygotycznym układzie homeologicznych *loci* obu genomów, np. *AAaa*, prowadzi do naddominacji określanej przez Mac Keya jako „homozygotyczno genomowa” lub „homeologiczna heterozja”. Wniosek: subtelne różnice w systemie reprodukcji, w poziomie homeologii genomów A i B zależnym od stopnia ich zdiploidyzowania skutkują w zróżnicowaniu naddominacji i nadinterakcji genów. Analiza korelacji parametrów genetycznych dla badanych czterech cech zarodka wykazała, że $[h]$ i $[i]$ są skorelowane dodatnio dla grupy 12 mieszańców, zaś $[h]$ i $[l]$ ujemnie. Oba typy zależności dowodzą dynamicznej równowagi pomiędzy naddominacją i nadinterakcjami nieallelicznymi w kontroli ekspresji cech zarodka.

Analiza skupień mieszańcowych taksonów (OTU) pszenic tetraploidalnych

Technikę Q (analizy w I-przestrzeni) zastosowano do podobnych zestawów metod skupień i współczynników podobieństwa lub odległości jak w przypadku parametrów genetycznych. Tylko dla współczynników wielkości Penrose’a i procentowego podobieństwa Renkonena uzyskano $r_{\text{kofenetyczne}} > 0,90$ dla danych nietransformowanych. Transformacja skali pozwoliła dla większej ilości współczynników lub odległości uzyskać wysokie $r_{\text{kofenetyczne}}$, ale na obniżonym poziomie (0,80–0,90). Dotyczyło to 53% analiz. W tym miejscu należy przytoczyć symulacje Rohlf’a i Fischera (1968) nad skutecznością

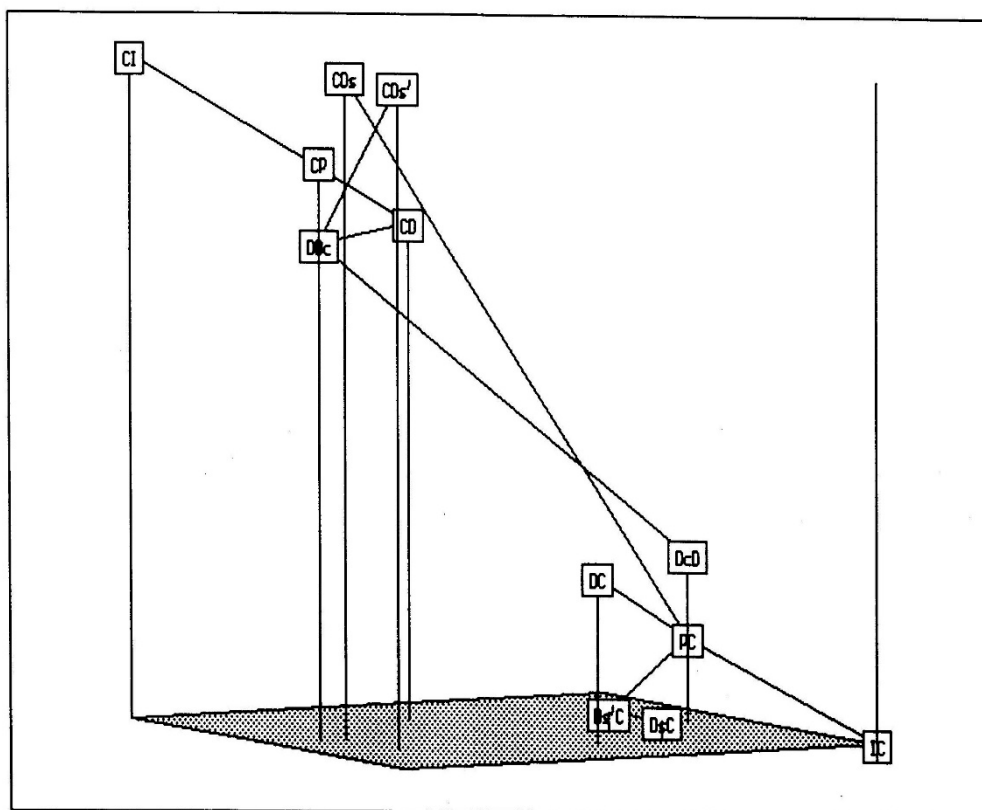
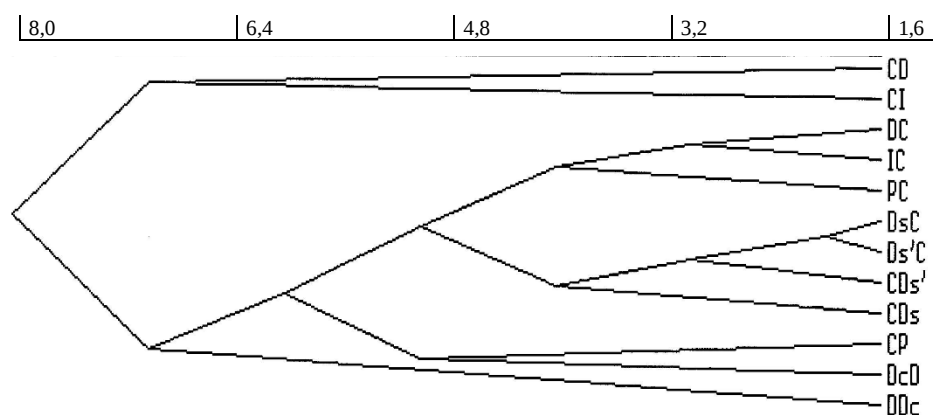


Fig. 3. Minimum-length spanning tree (MST) for hybrid taxa of wheat tetraploids. Axes x, y, z are for parameters [d2], [d3], [d4], respectively. Direct links between taxa are Renkonen's percentage similarity coefficients counted from all the genetic parameters of four embryo traits $r_{\text{cophenetic}} = 0.934$



Rys. 4. Dendrogram najbliższego sąsiedztwa mieszańcowych taksonów pszenic tetraploidalnych. Średnia odległość taksonomiczna obliczana z wartości wszystkich parametrów genetycznych 4 cech zarodka $r_{\text{kofenetyczne}} = 0,964$

Fig. 4. Neighbour-joining tree (NJOIN) for hybrid taxa of wheat tetraploids. The average taxonomic distance counted from all the genetic parameters of four embryo traits $r_{\text{cophenetic}} = 0.964$

Prezentacja taksonów opisanych nietransformowanymi parametrami w drzewie najkrótszych rozgałęzień (MST), którego przestrzeń wyznaczana jest przez parametry [d] cech kształtu (osie x, y, z odpowiednio dla cech 2, 3, 4) rozdziela je na dwie grupy o ojcowsko versus matecznym udziale *Triticum carthlicum* (rys. 3). Połączenia pomiędzy OTU są syntezą informacji ze wszystkich parametrów genetycznych. Powyższe rozdzielanie odnosi się do par mieszańców przeciwnych, bez bezpośrednich połączeń w parach. Bezpośrednie połączenie istnieje jedynie dla *T. durum* <x> *T. dicoccum* i odległość ta jest szczególnie mała dla parametrów [h], [i], [l] trzech cech opisujących kształty zarodka. Ten obraz informuje o niewielkim genetycznym zróżnicowaniu obu rodziców (*T. durum* — *T. dicoccum*) i jest potwierdzany przez Feldmana i wsp. (1986) podobnym stopniem diploidyzacji ich autogamicznego genomu A oraz podobieństwem morfologicznym (Joshi i Singh, 1979). Podobieństwo genetyczne obu gatunków wykazała również analiza dialleliczna wykonana dla badanych powyżej cech zarodka (Kosina, 1995).

Dendrogram najbliższego sąsiedztwa, NJOIN (rys. 4), wykorzystujący informację o wszystkich parametrach czterech cech, ujawnia bliskość genetyczną mieszańcowych taksonów z matecznym lub ojcowskim udziałem *Triticum dicoccoides* (skupienie w centrum drzewa) z dodatkowym rozdziałem w skupieniu na C-matka vs. C-ojciec. Podobny rozdział dotyczy innych mieszańców z udziałem *Triticum carthlicum*. Wpływ tej pszenicy jako ojca widoczny jest w postaci bardziej zwartego skupienia. Formy z matecznym udziałem pszenicy perskiej są bardzo odległe od odpowiednich mieszańców przeciwnych.

WNIOSKI

1. Parametry genetyczne kształtu epiblastu są oddzielane od parametrów innych cech zarodka, świadcząc o odmienności i integralności natury genetycznej tego organu.
2. Wykazane związki pomiędzy parametrami genetycznymi, w szczególności *[h]* i *[i]*, dowodzą działania naddominacji i nadinterakcji nieallelicznych w kontroli ekspresji cech zarodka. Istotnym czynnikiem jest tutaj system genomowy pszenicy — disomiczna tetraploidalność.
3. Mieszaniec przeciwne pszenic tetraploidalnych z genomami *AABB* są rozdzielane na dwie grupy o mateczno-ojcowskim udziale endemicznej pszenicy Kaukazu, *Triticum carthlicum*. Uwidacznia się to w szczególności przy wykorzystaniu parametru *[d]* kształtów zarodka, co dowodzi istotnego wpływu genomów cytoplazmy lub epigenetycznego tkanek matecznych pszenicy perskiej na ekspresję genów kontrolujących cechy zarodka.
4. Parametry genetyczne zarodka wydzielają grupę mieszańców pochodzących od endemicznej *T. carthlicum* i dzikiej płaskurki, *T. dicoccoides*. Decyduje o tym szczególna natura genetyczna obu pszenic wynikająca z odmienności ich systemów kojarzenia oraz poziomu zdiploidyzowania genomów.

LITERATURA

- Asins M. J., Carbonell E. A. 1986. A comparative study on variability and phylogeny of *Triticum* species. 1. Intraspecific variability. *Theor. Appl. Genet.* 72: 551 — 558.
- Asins M. J., Carbonell E. A. 1989. Distribution of genetic variability in a durum wheat world collection. *Theor. Appl. Genet.* 77: 287 — 294.
- Bekele E. 1984. Analysis of regional patterns of phenotypic diversity in the Ethiopian tetraploid and hexaploid wheats. *Hereditas* 100: 131 — 154.
- Chelak V. R. 1978. Filogenetika isfahanskoj polby — *T. ispahanicum* Heslot. *Citologiya i Genetika* 12: 322 — 330.
- Clark J. K., Sheridan W. F. 1991. Isolation and characterization of 51 embryo-specific mutations of maize. *Plant Cell* 3: 935 — 951.
- Duncan T., Baum B. R. 1981. Numerical phenetics: its uses in botanical systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 387 — 404.
- Feldman M., Galili G., Levy A. A. 1986. Genetic and evolutionary aspects of allopolyploidy in wheat. In: Barigozzi C., The origin and domestication of cultivated plants. Elsevier, Amsterdam: 83 — 100.
- Jinks J. L. 1983. Biometrical genetics of heterosis. In: Heterosis. Frankel R (ed.). Springer Verlag, Berlin: 17 — 70.
- Joshi M. G., Singh B. 1979. Genetic divergence among tetraploid *Triticum* species. *Indian J. Gen. Pl. Breed.* 39: 188 — 193.
- Kosina R. 1984. Morphology of the crease of wheat caryopsis and its usability for identification of some species — a numerical approach. In: Plants and ancient man. Balkema. Van Zeist W., Casparie W. A. (ed.), Rotterdam: 177 — 191.
- Kosina R. 1989 a. Response of caryopsis structure to stress conditions. *Proc. XIIth Congr. EUCARPIA*, Göttingen: 23 — 1.
- Kosina R. 1989 b. Mozaika morfologiczna pszenicy. X Zjazd PTG, Wrocław: 189.
- Kosina R. 1993. Genetics of embryo of wheat tetraploids. *Abstr. 17th Int. Congr. Genetics*, Birmingham: 224.
- Kosina R. 1995. Tetraploids of the genus *Triticum* in the light of caryopsis structure. *Acta Univ. Wratislaviensis* 1785. Uniwersytet Wrocławski, Wrocław.

- Kosina R. 1996. A contribution to taxonomy — examples from morphology of fossil and contemporary plants. Proc. XIIIth Int. Congr. Prehist. Protohist. Sci., Forlì: 35 — 45.
- Kosina R. 1999. Selected items of wheat variation — from palaeobotany to molecular biology. Acta Soc. Bot. Pol. 68: 129 — 141.
- Mac Key J. 1966. Species relationship in *Triticum*. Hereditas, Suppl. 2: 237 — 276.
- Mac Key J. 1970. Significance of mating systems for chromosomes and gametes in polyploids. Hereditas 66: 165 — 176.
- Mather K., Jinks J. L. 1982. Biometrical genetics. Chapman & Hall, London, New York.
- Nagato Y., Kitano H., Kamijima O., Kikuchi S., Satoh H. 1989. Developmental mutants showing abnormal organ differentiation in rice embryos. Theor. Appl. Genet. 78: 11 — 15.
- Pearson W. R., Robins G., Zhang T. 1999. Generalized neighbor-joining: more reliable phylogenetic tree reconstruction. Mol. Biol. Evol. 16: 806 — 816.
- Phillips R. B. 1983. Shape characters in numerical taxonomy and problems with ratios. Taxon 32: 535 — 544.
- Rohlf J. F. 1994. NTSYS-pc v. 1.80. Exeter Software, New York.
- Rohlf J. F., Fisher D.R. 1968. Tests for hierarchical structure in random data sets. Syst. Zool. 17: 407 — 412.
- Sheridan W. F., Neuffer M. G. 1982. Maize developmental mutants. J. Hered. 73: 318 — 329.
- Sneath P. H. A., Sokal R. R. 1973. Numerical taxonomy. WH Freeman Comp., San Francisco.
- Stuessy T. F. 1990. Plant taxonomy. Columbia Univ. Press, New York.