

MAREK GRZYWA**TADEUSZ ŚMIAŁOWSKI**

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Oddział w Krakowie

Zastosowanie translokacji do lokalizacji genów krótkoźdźbłowości u mutantu jęczmienia odmiany Delisa. Część I.

Utilization of translocation for localization of short straw genes of barley mutant from Delisa variety. Part I.

Krótkoźdźbłowy mutant odmiany Delisa skrzyżowano z testerami translokowanymi. Mutant zastosowano jako formę mateczną. W pokoleniu F_1 obserwowano częściową sterylność kłosów. W pokoleniu F_2 wykonano pomiary wysokości roślin wszystkich mieszańców. W zależności od stopnia płodności kłosów podzielono rośliny na dwie grupy: częściowo sterylne i płodne. W tym pokoleniu przeprowadzono analizy genetyczne. Intensywność połączenia pomiędzy punktami pęknięcia translokacji i genem lub genami, które warunkują krótkoźdźbłowość obliczono metodą iloczynów Immerra za pomocą rachunku prawdopodobieństwa.

Słowa kluczowe: geny krótkoźdźbłowości, jęczmień, metoda Immerra

A short-straw mutant of cultivar Delisa was crossed with translocation tester. In generation F_1 semi sterility was observed. Hybrids of F_2 were multiplied. Statistical analysis in F_2 was carried out. Evaluated plants segregated in two groups: fertile and semisterile. Plants of each group were evaluated biometrically for their height. Only two lines in estimated breeding material were chosen (mutant Delisa $\times$ T₂-7b, mutant Delisa $\times$ T₃-7c). Intensity of linkage between the breaking points of translocation and the gene or genes which conditioning short strawness was calculated by Immer's products method and maximum likelihood.

Key word: barley, genes short stem, Immer's products, translocation

WSTĘP

Translokacje jęczmienia były szeroko wykorzystywane do lokalizacji genów, wyznaczania grup sprzężeniowych i podwajania efektów genów wskaźnikowych. Stosowanie translokacji okazało się efektywniejsze od zastosowania aneuploidów ze względu na jednakową transmisję translokowanych chromosomów przez obydwa rodzaje genów. Przydatność ta wynikała stąd, że mogły być stosowane do krzyżowania zarówno jako formy mateczne lub ojcowskie. Ponadto translokowane linie homozygotyczne cechowały

się wysoką płodnością. Prawidłowa lokalizacja genów tą metodą zależy w dużym stopniu od poprawnego rozdziału homozygot i heterozygot translokowanych na podstawie wizualnej oceny częściowej sterylności.

Właściwa segregacja roślin pod względem badanych cech w grupie roślin płodnych i częściowo sterylnych jest podstawą skutecznej analizy genetycznej. Zasada lokalizacji genów za pomocą testera translokowanego sprowadza się do określenia położenia genów w stosunku do punktu pęknięcia translokacji.

W ten sposób zlokalizowano wiele genów warunkujących różne cechy jęczmienia. Andrews (1954) zlokalizował geny pasiałości liści jęczmienia i odporności na główną pyłkową. Giese i wsp. (1981) określiła położenie genu odporności na mączniaka. Hagaard i wsp. (1984) zlokalizował geny inhibitory proteazy, natomiast Jenesen (1971) wyznaczył położenie 10 genów warunkujących nekrotyczne plamy na liściach jęczmienia. Za pomocą translokacji zbadano sprzężenia pomiędzy sześcioma zmutowanymi genami (Konishi i in., 1984) oraz sprzężenia pomiędzy genami na siódmym chromosomie odkryte przez Ramage i Sunsen w 1961 roku. Turcotte (1957) zastosował translokacje do lokalizacji niektórych cech kłosa. Badania nad translokacjami w Polsce prowadzili; Ruebenbauer i Nalepa (1972), Grzywa i Nalepa (1975), Ruebenbauer i wsp. (1976), Nalepa i Grzywa (1981). W pracach tych otrzymano rośliny trisomiczne jęczmienia w oparciu o mieszańce uzyskane z linii translokowanych (Ruebenbauer, Nalepa, 1972). W 1976 roku Ruebenbauer i wsp. opracowali metodę wykorzystania linii translokowanych w celu podniesienia wysokiej aktywności β -amylazy do odmiany o wysokiej wartości browarnej, lecz niskiej sile diastycznej słodu, a w 1981 roku Nalepa i Grzywa zlokalizowali gen lub geny na 3 chromosomie w odległości 10,5 i 18,5 jednostek rekombinacyjnych w stosunku do punktu pęknięcia, warunkujące krótkie źdźbło.

W ostatnich latach wprowadzono do badań genetycznych na szeroką skalę molekularne mapowanie roślinnych genomów. Mapy QTL (ilościowe loci cech) były użyte do wyrażenia ekspresji cech agronomicznych (Hayes i in., 1993 a, b; Backes i in., 1995; Tinker i in., 1996; Mather i in., 1997). Uzyskane rezultaty badań QTL w jęczmieniu przedstawili Jenesen (1971), Kjaer i wsp. (1991), Barma i wsp. (1993) oraz Laurie i wsp. (1995). Pomimo ustawicznego rozwoju nowych metod mapowania i określenia dziedziczenia cech roślin, wcześniej stosowane metody są również wartościowym narzędziem pomocnym w hodowli twórczej jęczmienia. Wykorzystując obecnie rozwinięte techniki molekularne należałoby zastosować je do bardziej precyzyjnej analizy sprzężeń.

Celem niniejszej pracy było określenie położenia genów warunkujących krótko-źdźbłowość mutantu jęczmienia odmiany Delisa i wyznaczenie wartości sprzężenia tych genów z punktami pęknięcia translokacji.

MATERIAŁ I METODA

Do badań wykorzystano krótkoźdźbłowego mutantu jęczmienia odmiany Delisa o długości źdźbła = 74 cm oraz 6 translokowanych homozygotycznych linii T_2-7b , T_2-7k , T_2-4n , T_3-7c , T_6-7t , charakteryzujących się dobrą płodnością (sterylnością kłosa do 10%)

i średnią wysokością około 90 cm. Linie homozygotyczne otrzymano z USA z Uniwersytetu Rolniczego w Tuscon w Nebrasce od prof. Ramage.

Analizę genetyczną wykonano wg metody zastosowanej przez Ramage (1961), Ruebenbauera i Nalepę (1972), Ruebenbauera i wsp. (1976) oraz Grzywę i Nalepę (1975). W celu otrzymania pokolenia F_1 przeprowadzono krzyżowanie mutantu Delisa z 6 liniami translokowanymi. W następnym roku ziarniaki wysiano w rozstawie 20 x 5 cm celem samozapylenia pokolenia F_1 . Analizę genetyczną wysokości źdźbła przeprowadzono w pokoleniu F_2 mieszańców. Na podstawie wizualnej oceny płodności kłosa utworzono procentowe klasy od 0 do 100% o przedziale klasowym 5% (Ramage, Suneson, 1961; Grzywa, Nalepa, 1975; Ruebenbauer i in., 1976; Nalepa, Grzywa, 1981). Stwierdzono duży udział procentowy kłosów płodnych w klasie 0–5 i 5–10%. Kierując się tymi wyliczeniami mieszańce pokolenia F_2 rozdzielono na dwie klasy; do 20% płodne, natomiast sterylne do klasy powyżej 20%. W związku z tym rośliny o sterylności kłosa do 20% (płodne) zaliczono do grupy homozygot translokowanych, natomiast o sterylności powyżej 20% (sterylne) do grupy heterozygot translokowanych.

W obydwu grupach roślin wykonano pomiary długości źdźbła. Wyniki pomiarów opracowano statystycznie za pomocą testu χ^2 . Intensywność sprzężenia pomiędzy punktem pęknięcia translokacji a genami krótkoźdźbłowości obliczono metodą iloczynów Immera (Immer, Hendreson, 1943) i formułą maksymalnego prawdopodobieństwa według następujących wzorów:

$$F = \frac{a}{1-x} + \frac{2b}{1+2x} + \frac{c}{x} - \frac{2d}{1-2x} = 0$$

gdzie: a, b, c, d , — stanowią obserwowaną częstość fenotypów w F_2 ,
 x — procent rekombinacji $p/1-p$.

Błąd sprzężenia obliczono ze wzorów:

$$SE_p = \frac{1}{I_x(1-4x)}$$

przy czym

$$I_x = \frac{1}{2x(1-x)} + \frac{2}{1-4x^2}$$

WYNIKI I DYSKUSJA

W tabeli 1 zamieszczono segregację fenotypów oczekiwanych w pokoleniu F_2 otrzymanym z krzyżowań typu marker x translokacja, dotyczącą płodności kłosa i wysokości roślin. Z rozkładu fenotypów w potomstwie F_2 przedstawionego w tabeli 1, gdzie litera T oznacza translokację, litera W — wysokie źdźbło, litera N — chromosom normalny, a litera w — niskie źdźbło; oczekiwano wystąpienie segregantów w stosunku: 3 płodne wysokie; 3 sterylne wysokie; 1 sterylny niski; 1 płodny niski. Rozkład taki ma

miejsce w populacji mieszańców F_2 uzyskanych z krzyżowania typu marker x translokacja przy swobodnej rekombinacji genów, jeżeli badany gen jest recesywny. Zatem w grupie roślin płodnych fenotypy wysokie i niskie występują w stosunku 3:1. Taki sam stosunek wysokości był obserwowany w grupie roślin częściowo sterylnych, co świadczy o braku sprzężenia, a więc tym samym oznacza, że badany gen nie leży na części chromosomu odpowiadającego translokacji. Jeżeli istniałoby sprzężenie, wówczas wśród częściowo sterylnych i w grupie roślin płodnych należałoby oczekiwać osobników wysokich i niskich w stosunku 1:1. Występowanie innych stosunków rozszczepień, różnych od podanych skrajnych liczb pozwala założyć, że zachodzi sprzężenie pomiędzy badanym genem a punktem pęknięcia translokacji i można je określić.

Poprawne określenie położenia genów w stosunku do punktu pęknięcia translokacji uzależnione jest od prawidłowego rozdziału homozygot i heterozygot translokowanych. Podziału tego można dokonać na podstawie analizy sterility kłosa. Do grupy roślin częściowo sterylnych zgodnie z przyjętym założeniem zaliczono w badanym materiale te rośliny, których sterility kłosa przewyższyła 20%. Przedstawione w tabeli 2 wyniki wskazują, że większość badanych linii mieści się w granicach istotności, z wyjątkiem mieszańców translokowanych linii T_2-5n .

Tabela 1

Segregacja genotypów w drugim pokoleniu heterozygot translokowanych
The segregation of genotypes in second generation of translocated heterozygotes

Gamety Gametes	TW	Tw	NW	Nw
TW	TTWW	TTWw	TNWW	TNWw
Tw	TTWw	TTww	TNWw	TNww
NW	TNWW	TNWw	NNWW	NNWw
Nw	TNWw	TNww	NNWw	NNww

Tabela 2

Segregacja roślin na fenotypy płodne i częściowo sterylne w pokoleniu F_2 mieszańców testera translokowanego z mutantem odmiany Delisa
Segregation of plants on fertile and partly sterile phenotypes in F_2 generations of hybrids of translocation testers with mutant of variety Delisa

Linia Lines			Liczba roślin badanych No. of investigated plants	Fenotypy Phenotypes		χ^2 1:1	P
				sterylnie sterile	częściowo sterylne part sterile		
Delisa	×	T ₂ -7b	187	90	97	0,26	0,70 — 0,50
	×	T ₂ -7k	197	85	112	3,70	0,10 — 0,05
	×	T ₂ -4n	174	82	92	0,56	0,50 — 0,30
	×	T ₂ -5n	197	123	74	12,18	0,001
	×	T ₃ -7c	186	85	101	1,36	0,30 — 0,20
	×	T ₂ -7i	155	67	88	2,84	0,10 — 0,05

Tabela 3

Segregacja roślin pod względem wysokości źdźbła w pokoleniu F₂ płodnych i sterylnych mieszańców testera translokowanego z krótko źdźbłowym mutantem odmiany Delisa
The segregation for height among fertile and sterile plant of hybrids of translocation testers with short-stem mutant of Delisa cultivar in F₂ generation

Linia Lines	Liczba roślin płodnych No. fertile of plant	Fenotypy Phenotypes		Procent roślin niskich Percentage of short plant	χ^2 13:3	P	Liczba roślin sterylnych No. of plant sterile	Fenotypy Phenotypes		Procent roślin niskich Percentage of short plant	χ^2 13:3	P	
		wysokie tall	niskie short					wysokie tall	niskie short				
Delisa	× T ₂ -7b	90	61	29	32,2	10,8	0,01 — 0,001	97	55	42	43,3	38,4	0,001
	× T ₂ -7k	85	75	10	11,8	2,7	0,20 — 0,10	112	90	22	19,6	0,06	0,90 — 0,80
	× T ₂ -4n	82	65	17	20,7	3,9	0,05 — 0,02	92	61	31	33,7	3,11	0,10 — 0,05
	× T ₂ -5n	123	107	16	13,0	14,4	0,001	74	58	16	21,6	0,36	0,70 — 0,50
	× T ₃ -7c	85	33	52	61,2	100,5	0,001	101	36	65	64,4	58,5	0,001
	× T ₆ -7i	67	59	8	11,9	2,01	0,20 — 0,10	88	78	10	11,4	4,96	0,05 — 0,025
	× T ₆ -7t	56	54	2	3,6	6,14	0,02 — 0,01	51	46	5	9,8	2,61	0,20 — 0,10

Tabela 4

Porównanie fenotypów segregujących na wysokie i niskie rośliny w grupie płodnych i sterylnych linii translokowanych z mutantem Delisy charakteryzujących się najwyższym procentem roślin krótkoźdźbłowym
Comparison of phenotypes segregating on tall and short plants in group of fertile and sterile translocation lines with Delisa mutant characterized with the highest percentage of short stem plants

Linia Lines			Rośliny płodne Plants of fertile					Rośliny sterylne Plants of sterile				
			Liczba badanych roślin Number investigated plant	wysokie tall	niskie short stem	χ^2 3:3	P	Liczba badanych roślin Number investigated plant	wysokie tall	niskie short stem	χ^2 9:7	P
Delisa	×	T ₂ -7b	90	61	29	2,503	0,30 — 0,10	97	55	42	0,008	1,0 — 0,99
	×	T ₃ -7c	85	33	52	0,394	0,95 — 0,80	101	36	65	1,830	0,30 — 0,10

Odchylenie w rozkładzie fenotypów płodnych i sterylnych tej linii może być dla niej charakterystyczne, bowiem częściowa sterylność zależy często od pochodzenia translokacji, bądź też może być powodem modyfikującym wpływem środowiska (Hanson, Kramer, 1950; Burnham, i in., 1954; Chang-Sheng Shin, Shebeski, 1960; Ruebenbauer, Nalepa, 1972; Grzywa, Nalepa, 1975).

W populacjach mieszańcowych roślin płodnych i częściowo sterylnych dokonano rozdzielenia na wysokie i niskie. Do grupy wysokich zaliczono segreganty o długości źdźbła zbliżonej do markera translokowanego, zaś do niskich zbliżone do formy matecznej.

W badanym materiale, zarówno w grupie roślin płodnych jak i częściowo sterylnych potraktowano jako całość. Rozkład fenotypów wysokich i niskich odbiega od mendelowskiego stosunku 3:1 i jest zbliżony do stosunku 13:3 (tab. 2). Pozwala to przypuszczać, że krótkoźdźbłość mutantu Delisy jest uwarunkowana współdziałaniem więcej niż jedną parą genów. Spośród badanych populacji wysokim procentem roślin niskich, tak w grupie płodnych, jak i sterylnych wyróżniają się linie: Delisa $\times$ T₂-7b i Delisa $\times$ T₃-7c. Linie te charakteryzują się też wysokim odchyleniem wartości χ^2 obliczonego dla teoretycznego rozkładu 13:3. Na tej podstawie linie te wydzielono i analizowano oddzielnie (tab. 3). Przedstawione w tabeli 4 stosunki rozszczepień mieszańców Delisy z testerem translokowanym T₂-7b wskazują, że rozszczepienia na wysokie i niskie fenotypy w grupie roślin płodnych mieszczą się w granicach istotności dla stosunku 3:1 z prawdopodobieństwem $P = 0,30-0,10$, zaś w grupie roślin częściowo sterylnych stosują się do rozkładu 9:7 z prawdopodobieństwem $P = 0,99$. Dla mieszańców Delisy z testerem translokowanym T₃-7c rozszczepienie na fenotypy wysokie i niskie jest zgodne z rozkładem 27:37 zarówno w grupie płodnych i sterylnych. W obrębie rekombinantów płodnych prawdopodobieństwo zgodności rozkładu jest wyższe od stwierdzonego dla grupy sterylnych i wynosi $P = 0,95-0,80$. Wśród roślin częściowo sterylnych przyjmuje wartości $P = 0,30-0,10$. Wyniki te wydają się wskazywać, że krótkie źdźbło jęczmienia mutantu Delisy uwarunkowane jest współdziałaniem kilku genów recesywnych, które znajdują się prawdopodobnie na drugim i trzecim chromosomie. Jak wiadomo wysokość źdźbła roślin zbożowych jest cechą złożoną. Badania Kumpa (1947) nad długością źdźbła jęczmienia wykazały, że cecha ta zależy od obecności co najmniej jednego genu dominującego. Zlokalizowane geny krótkoźdźbłości u niektórych odmian jęczmienia wskazuje na ich częstą obecność w drugim i trzecim chromosomie. Karłowatość typu *brachitic* lub *semibrachitic* niektórych form jęczmienia spowodowana jest obecnością odpowiednich genów w drugim chromosomie (Kasha 1958; Kasha, Walker, 1960). Znana jest lokalizacja genu karłowatości *uzu*, warunkującego krótkie źdźbło wielu japońskich odmian jęczmienia. Gen ten znajduje się na krótkim ramieniu chromosomu trzeciego i często jest używany jako marker (Takahashi i Hayashi, 1959; Mann, 1953; Leonard i in., 1957; Ramage, Suneson, 1961). Oprócz genu *uzu* w trzecim chromosomie jęczmienia występuje często gen *dwarf 1* (Eslick, Hockett, 1976). Geny krótkoźdźbłości jęczmienia Golden Promise i Spring barley także znajdują się na trzecim chromosomie (Nalepa, Grzywa, 1981). Zatem zlokalizowanie genów krótkiego źdźbła na chromosomie drugim i trzecim mutantu Delisy znajduje potwierdzenie w wynikach wcześniejszych prac.

W naszych badaniach, stosując konwencjonalną analizę genetyczną wyodrębniono dwie linie spośród badanych mieszańców, odróżniające się od pozostałych stosunkiem rozszczepień na niskie i wysokie fenotypy. Linie te przeanalizowano stosując formułę maksymalnego prawdopodobieństwa i metodę iloczynów Immera celem potwierdzenia lub wykluczenia sprzężenia pomiędzy genami krótkoźdźbłowości z punktem pęknięcia translokacji. Uzyskane wyniki sugerują, że sprzężenia pomiędzy genami krótkoźdźbłowości mutantu Delisy i punktem pęknięcia translokacji obu testerów istnieje, a uzyskane wartości sprzężeń dla obu metod są zbliżone (tab. 5).

Tabela 5

Porównanie wartości rekombinacji obliczonych w procentach metodą iloczynów Immera, rachunku prawdopodobieństwa występujących pomiędzy genami krótkiego źdźbła mutantu Delisy i punktem pęknięcia translokacji T₂-7b oraz T₃-7c

Comparison of recombination values calculated in percentage with the Immer's products method, probability estimation, present between short stem genes of Delisa mutant and break point of the T₂-7b and T₃-7c translocation

Linia Lines		χ^2	Procent rekombinacji wg Immera Percentage of recombination by Immer's method	Błąd standartowy Standard error by Immer's method	Procent rekombinacji Percentage of recombination	Błąd standartowy Standard error of likelihood method
Delisa	× T ₂ -7b	1,914	43,01	±1,2371	42,5	±1,3087
	× T ₃ -7c	3,161	38,49	±1,3572	54,2	±2,2729

W przypadku mieszańca Delisa z linią T₂-7b procent rekombinacji obliczony metodą iloczynów Immera wynosił 43%, natomiast dla formuły maksymalnego prawdopodobieństwa — 42%, przy średnim błędzie standardowym ±1,24 do ±1,31. Procent rekombinacji ustalony za pomocą obu metod dla mieszańca Delisy z linią T₃-7c wskazuje mniejszą zgodność. Wartości te wynoszą odpowiednio dla metody Immera 38% zaś dla rachunku prawdopodobieństwa 54%. Wyniki te obciążone są błędem standardowym, które w metodzie Immera wynosi ±1,36, natomiast dla rachunku prawdopodobieństwa ±2,27. Wysokie wartości procentów rekombinacji sugerują, że geny krótkoźdźbłowości Delisy są słabo sprzężone z punktem pęknięcia translokacji i wydaje się prawdopodobnym, że na zwiększenie liczby roślin niskich w populacjach obu mieszańców mają wpływ geny typu *brachitic* na chromosomie drugim oraz gen *uz* i *dwarf* na chromosomie trzecim pochodzące z linii translokowanych T₂-7b, T₃-7c, których użyto jako testera w krzyżowaniach. Przyjęcie tego założenia byłoby pomocne do wyjaśnienia mendlowskich stosunków rozszczepień, wskazujących na obecność więcej niż jednego genu krótkiego źdźbła w chromosomach badanych mieszańców.

WNIOSKI

1. Krótkoźdźbłowość mutacyjnej linii jęczmienia odmiany Delisa jest uwarunkowana obecnością genów recesywnych.
2. Geny krótkoźdźbłowości zlokalizowane są na drugim i trzecim chromosomie, charakteryzują się słabym sprzężeniem z punktem pęknięcia translokacji T₂–7b, T₃–7c.

LITERATURA

- Andrews J. E. 1954. Inheritance of reaction to loose smut and stem rust in barley. Diss. Abstr. 14: 899.
- Burnham C. R. F., White F. H., Livers R. 1954. Chromosomal interchanges in barley. Cytologia 19: 191 — 202.
- Barma U. M., Chalmers K. J., Thomas W. T. B., Hackett C. A., Lea V., Jack P., Forster B. P., Vangh R., Powell W. 1993. Molecular mapping of genes determine height, time to heading and growth habit in barley (*Hordeum vulgare*). Genome 36: 1080 — 1087.
- Backes G., Grauer A., Foroughi-Wehr B., Fischbeck G., Wenzel G., Jahoor A. 1995. Localization of quantitative trait loci (QTL) for agronomic important characters by use of RFLP map in barley (*Hordeum vulgare*). Theor. Appl. Genet. 90: 294 — 302.
- Chang-Sheng Shin, Shebeski L. B. 1960. Sterility in interchange heterozygous of barley. Can. J. Genet. Cytol. 2: 429 — 434.
- Eslick R. R., Hockett E. A. 1976. A second locus for high lysine barley In: Barley Genetics III. Proc. Third Intl. Barley Genet. Symp. H. Gaul (ed.). Verlag Karl Thieme, Munchen: 634.
- Giese H., Jorgensen J. H., Jensen J. 1981. Linkage relationships of ten powdery mildew resistance genes of barley chromosome 5. Hereditas 95: 43 — 50.
- Grzywa M., Nalepa S. 1975. Badania nad możliwością użycia translokowanych heterozygot w pokoleniu F₂ dla lokalizacji genów powodujących krótkoźdźbłowość jęczmienia. Biul. IHAR 124/125: 33 — 36.
- Hagaard J., Bjorn SE., Nielsen G. 1984. Localization of linkage to chromosomes of structural genes for the major protease inhibitors of barley grains. Theor. Appl. Genet. 68: 127 — 130.
- Hanson W. D., Kramer H. G. 1950. The determination of linkage intensities from F₂ and F₃ genetic data involving chromosomal interchanges in barley. Genetics 35: 556 — 569.
- Hayes P. M., Blake T., Chen T. H. H., Tragoonzung S., Chen F., Pan A., Lin B. 1993 a. Quantitative trait loci on barley (*Hordeum vulgare* L.) chromosome 7 associated with components of winter-hardiness. Genome 36: 66 — 71.
- Hayes P. M., Lin B. H., Knapp S. J., Chen F., Jones B., Blake T., Franckowiak J., Rasmusson D., Somells M., Ulrich S. E., Wesenberg D., Kleinhofs A. 1993 b. Quantitative trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barley germplasm. Theor. Appl. Genet. 87: 392 — 401.
- Immer F. R., Henderson M. T. 1943. Linkage studies in barley. Genetics 28: 419 — 440.
- Jenesen J. 1971. Mapping of 10 mutant genes for necrotic spotting in barley by means of translocations. In: Barley Genetics II. Proc. Second Intl. Barley. Symp. R. A. Nilan (ed.). Washington State Univ. Press, Pullman: 213 — 219.
- Kjaer B., Haar V., Jensen J. 1991. Associations between 23 quantitative traits and 10 genetic markers in a barley cross. Plant Breed. 106: 261 — 274.
- Konishi T., Hayashi T., Moriya T., Takahashi R. 1984. Inheritance and linkage studies in barley VII location of six new mutant genes on chromosome 3. Bev. Ohara Inst. Landw. Biol., Okayama Univ. 18: 251 — 64.
- Kump M. 1947. The inheritance of stalk length in barley (*Hordeum sativum* Jess). Poljoprivredna Znanstvena Smotra, Zagreb. 10–11: 36 — 48.
- Laurie D. A., Pratchett N., Bezaut J. H., Snape J. W. 1995. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flower time in winter × spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross. Genome 38: 575 — 585.
- Leonard W. W. H. Mann H. O., Powers L. 1957. Partitioning method of genetics analysis applied to plant height inheritance in barley. Colorado Agric. St. Tech. Bull. Co. 24.

- Mann H. O. 1953. Height inheritance in barley. M. Sc. Thesis. Colorado State Univ.: 1—103.
- Mather D. E., Tinker N. A., Laberge D. E., Edney M., Jones B. L., Rossnagel B. G., Legge W. G., Briggs K. G., Irvine R. B., Falk D. E., Kasha K. J. 1997. Regions of the genome effect grain and malt quality in North American two-row barley cross. *Crop Sci.* 37: 544 — 554.
- Nalepa S., Grzywa M. 1981. Localization of genes for short-straw characters in two varieties of spring barley by using a translocation tester. *Genet. Pol.* 22, 1: 37 — 43.
- Persson G. 1969. An attempt to find suitable genetic markers for dense ear loci in barley II. *Hereditas* 63: 1 — 28.
- Ramage R. T., Suneson C. A. 1961. Translocation gene linkages on barley chromosome 7. *Crop Sci.* 319 — 320.
- Ruebenbauer T., Nalepa S. 1972. Badania nad mieszańcami uzyskanymi z translokowanymi liniami jęczmienia z odmianą Antalek. *Biul. IHAR* 108/109: 3 — 5.
- Ruebenbauer T., Nalepa S., Kowalska M., Ruśniak L. 1976. Określenie położenia genu *Dip* przy pomocy form translokowanych jako podstawa do wyboru roślin jęczmienia o dużej sile diastatycznej. *Hod. Rośl. Aklim.* 20/3: 283 — 291.
- Takahashi R., Hayashi J. 1959. Linkage study of albini lemma character in barley. *Ber. Ohara Inst. Landw. Biol. Okayama Univ.* 11: 132 — 140.
- Tinker N. A., Mather D. E., Rossnagel B. G., Kasha K. J., Kleinhofs A., Hayes P. M., Falk D. E., Ferguson T., Slurgar L. P., Legge W. G., Irvine R. B., Choo T. M., Briggs K. G., Ulrich S. E., Franckowiak J., Blake T. K., Graf R. J., Dofing S. M., Saghai Maroof M. A., Sedes G. J., Hoffman D., Dahleen L. S., Kilian A., Chen F., Biyashev R. M., Kudrna D. A., Steffenson B. J. 1996. Region of the genome that affect agronomic performance in two-row barley. *Crop Sci.* 36: 1053 — 1062.
- Turcotte E. L. 1957. The use of translocations in analyzing the inheritance of brittle rachis and dehiscent awns in barley. M. Sc. Thesis, Univ. Minnesota: 50.