

**TADEUSZ ŚMIAŁOWSKI**

**JANUSZ BUREK**

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin — PIB  
Zakład Roślin Zbożowych w Krakowie

## Analiza genetyczna wybranych populacji żyta ozimego (*Secale cereale* L.) pod względem ważnych cech użytkowych

### Część I. Epistatyczny sposób działania genów

#### **A genetic analyses of selected winter rye (*Secale cereale* L.) populations in regard to the important agricultural traits** **Part I. The epistatic effect of the genes**

Celem prac było sprawdzenie epistatycznego sposobu działania genów kontrolujących: przezimowanie, termin kłoszenia, liczbę kłosów na poletku, wysokość roślin, plon ziaren z poletka, długość kłosa, liczbę ziaren w kłosie, masę ziarna z kłosa, masę 1000 ziaren, masę hektolitra, zawartość białka w ziarnie i liczbę opadania w mące u 5 populacji żyta ozimego: Dańkowskie Złote, Dańkowskie Diament, Słowiańskie, Skat, Bosmo w 2010 i 2011 roku. Stwierdzono, że w dziedziczeniu ważnych cech użytkowych u żyta ozimego znaczną rolę odgrywa epistatyczny sposób działania genów. Jeśli epistaza występowała to najczęściej typu „j,l” wynikająca z działania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznych z heterozygotycznymi dla większości badanych cech. Tylko dla nielicznych cech w 2010 roku i 2011 stwierdzono epistazę typu „i” tj. wynikającą ze współdziałania loci homozygotycznych z homozygotycznymi. Oszacowane istotne dodatnie efekty epistazy dla niektórych badanych odmian w 2010 roku miały ujemne efekty w 2011. Epistaza podwyższała wartość niektórych badanych cech w 2010 roku, w następnym obniżała u badanych odmian. Przeprowadzone na podstawie doświadczeń polowych i laboratoryjnych analizy genetyczne wskazują, że epistatyczny sposób dziedziczenia cech u żyta ozimego istotnie zależał od zróżnicowanych czynników środowiska w kolejnych latach badań.

**Słowa kluczowe:** epistaza, dziedziczenie cech, środowisko, żyto ozime

The purpose of the study was to recognize the epistatic actions of genes controlling 12 of quantitative traits (winter hardiness, heading time, grain number per plot, plant height, grain yield per plot, length of ear, grain number per ear, grain mass per ear, 1000 grain weight, test weight, protein content in grain and falling number) in 5 cultivars of winter rye (Dańkowskie Złote, Dańkowskie Diament, Słowiańskie, Skat and Bosmo) in years 2010–2011. We confirmed that epistatic gene

actions play a significant role in inheritance of important agricultural traits of winter rye. If epistasis was discovered, it was more often of type „*j,l*”, resulting mainly from interactions of homozygous loci with heterozygous ones and interactions between heterozygous loci for most of the investigated traits. Only for a small number of traits in 2010 and 2011, we confirmed epistasis of type “*i*” resulting from interactions of homozygous loci with homozygous loci. The estimated significant positive epistatic effects for some investigated varieties in year 2010, in year 2011 were negative. The epistasis increased values of some investigated traits in 2010 while next year epistasis reduced values of these traits. On the basis of field and laboratory experiments as well as executed genetic analyses we confirmed that epistatic gene action for winter rye depended on environmental factors different in subsequent years of study.

**Key words:** epistasis, inheritance, environments, winter rye

#### WSTĘP

Poznanie sposobów dziedziczenia ważnych cech rolniczych roślin uprawnych, w tym żyta ozimego ma istotne znaczenie dla hodowli nowych plenniejszych i charakteryzujących się odpowiednimi cechami użytkowymi odmian (Simonds, 1987). Hodowla nowych populacji żyta pomimo istotnego postępu w hodowli heterozyznej żyta ozimego (Kolasińska, 2009), będzie miała nadal podstawowe znaczenie tego gatunku w naszym kraju. Nowoczesna hodowla nowych populacji żyta powinna wykorzystywać wiedzę o mechanizmach dziedziczenia ważnych cech użytkowych. Zwykle zakłada się addytywno dominujący model dziedziczenia cech. Okazuje się jednak, że ważnym sposobem dziedziczenia cech u żyta jest epistatyczny sposób ich przekazywania na potomstwo (Jedyński i in., 1989, Kaczmarek i in. 1989, Węgrzyn, 1985, Węgrzyn i in., 1989, 1993, 1995, Śmiałowski i in.; 1989, 1998, 1999, 2003, 2007, Śmiech i in. 1996). Termin epistaza jest używany do opisu szeregu zjawisk biologicznych, w tym funkcjonalnych interakcji między genami, mutacji genetycznych działających w ramach tych samych związków genetycznych, a także wyjaśnienia istotnych odchyłeń statystycznych od modelu zakładającego addytywne działania genów (Phillips, 2006). Epistaza, jeśli występuje wpływa na pojawianie się w potomstwie nieprzewidywalnych rozszczepień stwarzających niespotykaną różnorodność, często jednak przeszkadza w podjęciu prawidłowej selekcji (Śmiałowski i in., 2001, 2003, 2007). Przyczyną jest charakter tej zmienności w znacznej części niedziedziczny, ponieważ wynika ze współdziałania *loci* homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznych z heterozygotycznymi czyli tzw. epistazy typu „*j,l*”, a tylko niewielka część epistazy tzw. typu „*i*” (addytywna), wynikająca ze współdziałania *loci* homozygotycznych z homozygotycznymi ma charakter dziedziczny (Comstock i in., 1952; Jinks i in., 1968, 1969). W dotychczas prowadzonych pracach badano wpływ epistazy na dziedziczenie licznych ważnych cech ilościowych u żyta ozimego, pszenicy i jęczmienia jarego dla plonu ziarna z poletka, masy 1000 ziaren, masy hektolitra, odporności na choroby i wyleganie, wysokości roślin długości kłosa, liczby ziaren w kłosie, a także cech technologicznych; zawartości białka i liczby opadania. U żyta ozimego Jedyński i in., 1989; Kaczmarek i in., 1989; Węgrzyn, 1985; Węgrzyn i in., 1989, 1993, 1995; Śmiałowski i in., 1989, 1998, 1999, 2003, 2007; Śmiech i in., 1996) stwierdzili istotny wpływ obu typów epistazy tj. „*j,l*” i „*i*” na sposób

dziedziczenia wysokość roślin, masy 1000 ziaren, długości kłosa, zawartości białka i wielu innych badanych cech. Również u pszenicy (Witkowski, 1988) i u jęczmienia (Kjaer i in., 1996) stwierdzono znaczny udział epistazy zarówno typu „j,l” i „i” w dziedziczeniu plonu a także cech struktury plonu. Na podstawie własnych badań (Śmiałowski, 2007) ujawnił, że efekty epistazy wielu cech u badanych populacji żyta silnie reagują na czynniki środowiska (rozumianych jako lata badań). Stwierdzono u populacji Dańkowskie Złote, że działanie epistazy w jednym roku istotnie podwyższało plon ziarna a kolejnym obniżało. Podobnie dla populacji Motto epistaza obniżała w jednym roku liczbę ziaren z kłosa a kolejnym podwyższała. Dłatego celem niniejszych badań było sprawdzenie wpływu środowisk (rozumianych jako lata badań) na efekty epistazy kilkunastu cech u 5 populacji żyta ozimego.

#### MATERIAŁ I METODY

Skrzyżowano 5 populacji żyta ozimego: Dańkowskie Złote, Dańkowskie Diament, Słowiańskie, Skat, Bosmo, z 3 testerami  $T_1, T_2, T_3$ . Testerami były linie pochodzące częściowo z hodowli wsobnej (populacja rozmnażana w izolacji z wybranych roślin o zbliżonym wyglądzie morfologicznym) dwie populacje żyta ozimego ( $L_1$ -SMH-49) i ( $L_2$ -SMH-75) różniące się pomiędzy sobą wieloma cechami min. kolorem ziarniaków, wysokością, masą 1000 ziaren itd., a testerem  $T_3$  był mieszaniec  $F_1$  otrzymany z krzyżowania  $T_1 \times T_2$ . Mieszańce  $F_1$  wysiewano w doświadczeniach polowych w 3 powtórzeniach na poletkach o pow.  $0,5 \text{ m}^2$  w 1 miejscowości kolejno przez 2 lata. Oznaczono przezimowanie, termin kłoszenia, liczbę kłosów na poletku, wysokość roślin i plon ziarna z poletka. Po zbiorze w laboratorium zmierzono długości kłosa, policzono ziarna w kłosie, określono masę ziarna z kłosa, masę 1000 ziaren i masę hektolitra oraz wykonano analizę zawartości białka w ziarnie i liczbę opadania w mące. Uzyskane wyniki opracowano statystycznie. Obejmowały one analizę wariancji dla epistazy. W analizie wariancji epistazy z całkowitej sumy kwadratów wydzielono sumy kwadraty efektów epistazy dla typu „j,l”, „i” oraz błędu. Istotność obliczonych średnich kwadratów oceniono „testem  $F$ ”. Następnie dla każdej populacji oszacowano efekty epistatyczne ze wzoru:  $\bar{I}_i = \bar{L}_{1i} - \bar{L}_{2i} + 2\bar{L}_{3i}$ , gdzie  $\bar{L}_{1i}, \bar{L}_{2i}, \bar{L}_{3i}$  są średnimi wartościami cech dla mieszańców uzyskanych ze skrzyżowania i-tej odmiany z 3 testerami (Comstock i Robinson, 1952; Kearsy i Jinks, 1967; Jinks i in., 1968, 1969). Istotność ich odchyłeń od średniej oceniono testem „t” (Węgrzyn, 1985).

#### WYNIKI BADAŃ

Warunki prowadzenia doświadczeń przedstawiono w tabeli 1. Typ gleby i poziom zastosowanego nawożenia oraz terminy siewów, terminy i sposoby zabiegów starano się dobierać podobnie w każdym roku. Odnotowano jednak znacznie większą ilość opadów oraz niższą przeciętną temperaturę w okresie wegetacji w 2010 roku, niż w roku 2011 (tab. 1). Wymienione czynniki środowiskowe mogły mieć wpływ na poziom badanych cech, na co wskazują różnice pomiędzy średnimi wartościami cech, a szczególności:

wysokością roślin, zagęszczeniem kłosów na poletku, masą 1000 ziaren, zawartością białka w ziarnie, liczbą opadania i plonem ziaren z poletka, u mieszańców żyta ozimego (tab. 2).

Tabela 1

**Warunki przeprowadzenia doświadczeń**  
**Experimental conditions**

Rok Year	Opad (suma X-VII) Precipitation (sum X-VII) (mm)	Temperatura (średnia X-VII) Temperature ((mean X-VII)	Klasa gleby Type of soil	NPK Fertilization kg/ha
2009/2010	783,7	5,4	IV a	105
2010/2011	634,9	8,4	IV a	105

IVa — kompleks; żytnio ziemniaczany — IVa — complex; potato - rye

Tabela 2

**Średnie wartości, odchylenie standardowe i współczynniki zmienności cech 5 badanych populacji żyta ozimego**  
**Mean values, standard deviations and coefficient of variability of traits tested in 5 populations of winter rye**

Cechy Traits		2010			2011		
		średnia mean	odchylenie standardowe S.D	CV (%) CV (%)	średnia mean	odchylenie Standardowe S.D	CV (%)
Zimotrwałość Winterhardiness	skala -scale (1-9)	8,6	0,35	4,1	7,7	1,2	15,3
Wysokość roślin Plant height	cm	129,2	5,78	4,5	160,3	8,2	5,1
Długość kłosa Length of ear	cm	11,1	0,64	5,8	11,0	0,7	6,3
Liczba kłosów na poletku The ear number per plot	liczba number	121,1	14,13	11,7	139,1	21,0	15,1
Kłoszenie Heading	*liczba number	8,7	1,07	12,3	11,1	0,6	5,9
Liczba ziaren na kłos The grain number per ear	liczba number	63,1	4,34	6,9	64,5	3,5	5,4
Masa ziaren w kłosie The grain weight per plot	g	2,3	0,22	9,7	2,8	0,1	5,0
Masa 1000 ziaren 1000 grain mass	g	30,9	2,26	7,3	36,1	1,4	3,9
Masa hektolitra Test weight	kg	64,3	1,24	1,9	70,2	1,2	1,6
Zawartość białka w ziarnie Protein content	%	12,6	0,50	4,0	8,8	0,5	5,5
Liczba opadania Falling number	liczba number	62,1	0,73	1,2	194,4	31,6	16,2
Plon ziarna z poletka Yield per plot	g	183,2	29,3	16,0	305,1	55,9	18,3

\* Liczba dni od 1.01 do kłoszenia; Number of days from 1.01 to heading

Analiza wariancji ujawniła istotne średnie kwadraty epistazy dla większości badanych cech (tab. 3). Wystąpiła głównie epistaza typu „i,l”, która jest wynikiem współdziałania

*loci* heterozygotycznych z heterozygotycznymi i *loci* heterozygotycznych z homozygotycznymi. W obu latach badań istotne okazały się efekty epistazy dla wysokości roślin, długości kłosa, terminu kłoszenia, masy ziaren z kłosa, zawartości białka w ziarnie i plonu ziaren z poletka. Nie stwierdzono w obu latach istotnej epistazy dla masy 1000 ziaren a także gęstości kłosów na poletku (tab. 3).

Tabela 3

**Analiza wariancji epistazy dla badanych populacji żyta ozimego**  
**The epistatic effects for investigated populations of winter rye**

Źródło zmienności Source of variability	Liczba stopni swobody D.F.	Średnie kwadraty dla badanych cech Means squares for investigated traits											
		przezi- mowa- nie winter- hardi- ness	wyso- kość roślin plant height	długość kłosów length of ear	liczba kłosów z poletka ear number per plot	termin kłosze- nia heading date	liczba ziaren z kłosa grain number per ear	masa ziaren z kłosa grain weight per ear	masa 1000 ziaren 1000 grain weight	ciężar hekto- litra test weight	liczba opada- nia falling number	zawar- tość białka protein content	plon ziarna z poletka grain yield per plot
<b>2010 rok</b>													
Epistaza Epistasis	5	12,13	469,6**	6,01*	3444,8	23,07**	104,53	0,58*	25,82	20,18	6,67**	6,82**	16789,7*
typu "i" of type „i”	1	0,8	22,76	0,06	226,7	28,80*	18,18	0,03	2,01	22,19	0,09	2,69	441,2
typu "j,l" of type „j,l”	14	4,28	166,0**	2,14**	1215,9	6,18*	36,04	0,20*	9,08	5,62	2,37**	2,24**	5964,8*
Błąd Error	24	6,4	126,78	1,56	2150,4	5,92	47,82	0,20	22,56	8,87	1,42	1,24	4786,4
<b>2011 rok</b>													
Epistaza Epistasis	5	19,67**	1366,67**	4,73**	2329,4	5,33**	273,20**	0,60**	12,25	28,24**	6101,0	5,55**	30042,57**
typu "i" of type „i”	1	24,20**	1502,22*	1,09	616,1	0,09	289,05**	0,60*	1,25	15,79*	211,3	0,43	14176,39
typu "j,l" of type „j,l”	14	5,30**	380,79**	1,61**	787,9	1,90**	76,92**	0,17**	4,29	8,96**	2163,8	1,95**	9716,89**
Błąd Error	24	1,69	282,64	0,87	1550,1	1,28	21,63	0,12	9,04	3,44	3662,9	0,59	6648,15

\*, \*\* — istotne dla P = 0,05 lub P = 0,01

\*, \*\* — significant for P = 0.05 or P = 0.01

Dziedziczenie innej ważnej cechy żyta ozimego, tj. liczby opadania tylko w 2010 roku, zależało od epistazy, jak i liczby ziaren z kłosa w 2011 roku (tab. 3). Dla 6 cech: terminu kłoszenia w 2010 roku oraz w 2011 roku: przezimowania, wysokości roślin, liczby ziaren z kłosa, masy 1000 ziaren i masy hektolitra wystąpiła również epistaza typu „i”, tj. wynikająca ze współdziałania *loci* homozygotycznych z homozygotycznymi (tab. 3). Przeprowadzone doświadczenia pozwoliły oszacować efekty epistazy dla pięciu badanych odmian Dańkowskie Złote, Dańkowskie Diament, Słowiańskie, Skat, Bosmo (tab. 4). Stwierdzono, że u jednych populacji epistaza istotnie podwyższała, a u innych

obniżała wartość cech. Kierunek epistazy u badanych odmian zmieniał się w zależności od roku badań. Dla przykładu dla populacji Dańkowskie Złote epistaza w 2010 roku istotnie podwyższyła plon z poletka, a w 2011 roku obniżyła. Dla populacji Skat epistaza podwyższała wysokość roślin w 2010 roku, a w 2011 obniżała. Podobnie zjawisko odnotowano dla pozostałych cech u badanych populacji żyta ozimego (tab. 4).

Tabela 4

**Oszacowane efekty epistazy dla badanych populacji żyta ozimego**  
**The estimated epistatic effects for investigated populations of winter rye**

Populacje Populations	Przezi- mowanie Winter- hardi- ness	Wysokość roślin Plant height	Długość kłosów Length of ear	Liczba kłosów z poletka Ear number per plot	Termin kłosze- nia Heading	Liczba ziaren z kłosa Grain number per ear	Masa ziaren z kłosa Grain weight per ear	Masa 1000 ziaren 1000 grain weight	Ciężar hekto- litra Test weight	Liczba opada- nia Falling number	Zawar- tość białka Protein content	Plon ziarna z poletka Grain yield per plot
<b>2010 rok</b>												
Dańkowskie Złote	0,67	-6,67	0,70	38,00	2,33	1,93	0,83**	4,13	-0,33	2,00**	0,27	125,83**
Dańkowskie Diament	3,00	-1,67	1,50*	-40,67	2,67	6,93	0,23	0,73	-2,6	0,001	2,47**	-65,53
Słowiańskie	0,001	-15,00	-2,57**	-36,33	0,33	-3,67	-0,23	-4,23	-2,4	0,001	1,2	-37,3
Skat	-3,00	21,00**	0,5	28,33	4,67**	-7,83	-0,4	-1,53	-0,67	0,001	1,23	9,47
Bosmo	1,33	-8,33	-0,67	-23	2,00	-6,9	-0,03	-2,27	-4,53	-2,37**	-1,50*	-81,43
<b>2011 rok</b>												
Dańkowskie Złote	-2,67**	1,67	-0,001	-28,83	1,67*	-8,13**	-0,37	0,90	-1,11	61,33	-0,97*	-166,98**
Dańkowskie Diament	-2,33**	-28,33**	-1,67**	-20,00	-0,67	-11,83**	-0,65**	1,30	-2,19	4,67	-0,17	-21,59
Słowiańskie	-3,33**	-28,33**	0,33	15,67	-0,33	3,61	0,15	-2,57	-5,24**	-14,84	-0,30	70,57
Skat	-3,00**	-25,00*	1,00	-44,00	1,67*	-10,00**	-0,58**	3,33	-2,77*	-78,33	2,86**	-127,77*
Bosmo	0,33	-6,67	-2,00**	21,67	-1,67*	-11,67**	-0,29	-0,47	2,43*	-5,33	0,03	-20,47

\*, \*\* - istotne dla P = 0,05 lub P = 0,01

\*, \*\* - significant for P = 0.05 or P = 0.05

Stwierdzone odmiennie kierunki działania epistazy u tych samych populacji w kolejnych latach badań sygnalizują wpływ odmiennych czynników środowiska ujawniający się w sposobie dziedziczenia badanych odmian żyta ozimego. Jest to złożony problem wymagający badań w dłuższym okresie i w liczniejszych odmiennych środowiskach. Podobne zjawiska odnotowano w latach poprzednich (Jinks i in., 1973; Węgrzyn i in., 1993, 1995; Śmiałowski i in., 2003, 2007) dla innych populacji żyta ozimego. Okazało się, że zarówno kierunki, jak i poziom efektów epistazy dla badanych cech, reagowały odmiennie w zależności od środowiska w jakim były badane. Oznacza to, że ekspresja cech w potomstwie, pomimo że mechanizmy dziedziczenia są oparte na stabilnych systemach genetycznych, podlega silnej presji środowiska. Praktycznie zjawisko to oznacza, że jest możliwa silna naturalna presja selekcyjna, która występuje niezależnie od sposobu dziedziczenia. To zjawisko może utrudnić pracę hodowcy, dodatkowo ją komplikując ze względu na nieprzewidywany efekt epistatyczny, a więc w znacznym stopniu niedziedziczny charakter tej zmienności u badanych cech żyta ozimego.

#### WNIOSKI

1. W dziedziczeniu ważnych cech użytkowych u żyta ozimego znaczną rolę odgrywa epistatyczny sposób działania genów.
2. Dla większości badanych cech jeśli epistaza występuje, to najczęściej typu „j,l” wynikająca z działania *loci* homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznych z heterozygotycznymi. Tylko dla nielicznych cech w 2010 roku i 2011 stwierdzono epistazę typu „i”, tj. wynikającą ze współdziałania *loci* homozygotycznych z homozygotycznymi.
3. Oszacowane istotne efekty epistazy dla badanych odmian żyta ozimego ujawniły odmienne kierunki działania w kolejnych latach badań dla większości cech. W jednym roku epistaza przyjmowała wartość dodatnią, zatem epistaza podwyższała wartość cechy u badanej populacji żyta ozimego, a w kolejnym roku epistaza przyjmowała wartość ujemną, czyli obniżała wartość cechy.
4. Przeprowadzone na podstawie doświadczeń polowych i laboratoryjnych analizy genetyczne wskazują, że epistatyczny sposób dziedziczenia cech u żyta ozimego istotnie zależał od zróżnicowanych czynników środowiska.

#### 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. Zeszyty naukowe 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. Nr 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.
- Kolasińska I. 2009. Monografie i rozprawy naukowe. IHAR Radzików. 31/2009.
- Jedyński S., Kaczmarek H. 1989. Efekty epistatycznego działania genów u żyta. Zeszyty Naukowe 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 epistatic 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.
- Phillips P. C. 2008. Epistasis — the essential role of gene interactions in the structure and evolution of genetic systems. Nat. Rev Genet. 9 (11): 855 — 867. November, 2008, (on-line [http://en.wikipedia.org/wiki/Epistasis#cite\\_ref-Phillips\\_2008\\_6-0](http://en.wikipedia.org/wiki/Epistasis#cite_ref-Phillips_2008_6-0)).
- Simmonds N. M. 1987. Podstawy hodowli roślin. PWRL, 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 winter rye population. J. Appl. Gen. 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. Z. 128: 247 — 256.

- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 2003. The influence of environments on epistatic effects of genes controlling some traits in winter rye. *Plant Breeding and Seed Science* 47 No. 1–2: 57 — 68.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 2003. Genetyczno-statystyczne parametry dziedziczenia cech użytkowych żyta ozimego (*Secale cereale* L.). *Biul. IHAR* 230: 205 — 214.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 2007. Sposoby epistatycznego działania genów u żyta ozimego. *Biul. IHAR* 244:173-181.
- 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.* Nr 33 (5/6): 1 — 7.
- Węgrzyn S., Śmiałowski T. 1993. Sposoby działania genów ze szczególnym uwzględnieniem epistazy. *Zesz. Nauk. Akad. Roln. we Wrocławiu.* Nr 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.
- Witkowski E. 1988. Sposoby działania genów warunkujących niektóre cechy użytkowe pszenicy ozimej. Praca doktorska. Biblioteka IHAR, Kraków.