

PARAMETRY GENETYCZNE - ICH INTERPRETACJA I SPOSOBY WYZNACZANIA

ZYGMUNT KACZMAREK, MARIA SURMA, TADEUSZ ADAMSKI

Instytut Genetyki Roślin PAN
w Poznaniu

Praca wpłynęła 19 października 1983; w wersji ostatecznej 20 stycznia 1984

Kaczmarek Z., Surma M., Adamski T., 1984. Some genetic parameters - their interpretation and estimation. Listy Biometryczne XXI, z. 1, Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu (Adam Mickiewicz University Press), pp. 3-20. 5 tabl., PL ISSN 0458-0036.

The genetic parameters associated with additive, dominance and non-allelic interaction effects of gene action are presented. The mathematical definitions of genetic parameters and their interpretation are given. The methods of estimation of genetic parameters for three sets of generations: 1) $P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2$, 2) P_1, P_2, F_1, F_2, F_3 , 3) F_1, F_2 , and doubled haploid lines, are describe. The theoretical considerations are illustrated by an example concerning 1000 grain weight of barley.

1. WSTĘP

Analiza dziedziczenia cech ilościowych, z uwagi na ich poligeniczny charakter oraz duży wpływ warunków środowiska na kształtowanie się wartości fenotypowych tych cech, wymaga stosowania odpowiednich metod statystyczno-genetycznych. Wśród tych metod najbardziej interesujące są te, które umożliwiają określenie sposobu działania genów w badanej populacji roślin.

Jakkolwiek teoretyczne osiągnięcia genetyki ilościowej są znaczne, to praktyczne ich wykorzystanie jest wciąż jeszcze niezadowolające. Wynika to z wielu przyczyn. Jedną z nich jest konieczność stosowania odpowiednich schematów krzyżowania, często pracochłonnych i czasochłonnych. Podstawową przyczyną wydaje się jednak zbyt mała znajomość podstaw teoretycznych genetyki ilościowej wśród eksperymentatorów, która utrudnia wybór odpowiednich metod, jak również poprawną interpretację uzyskanych wyników.

W badaniach dotyczących dziedziczenia cech ilościowych podstawowe informacje genetyczne uzyskuje się poprzez ocenę parametrów związanych z określo-

nyimi efektami działania genów. W zależności od systemów krzyżowania oraz stosowanych metod statystycznych uzyskane informacje dotyczyć mogą bądź to zestawów badanych form rodzicielskich i ich mieszańców, bądź też pojedynczych kombinacji krzyżówkowych. Należy zaznaczyć, że informacje dotyczące zestawów odmian są bardziej ogólne i służą przede wszystkim do wyboru najlepszych komponentów do krzyżówek. W pracy przedstawimy metody znajdujące zastosowanie w analizie genetycznej pojedynczych kombinacji krzyżówkowych, to znaczy w analizie różnych generacji mieszańców otrzymanych ze skrzyżowania dwu form homozygotycznych. Zajmiemy się szczegółowo interpretacją parametrów genetycznych oraz sposobem wyznaczania ich ocen, wykorzystując wyniki badań przeprowadzonych przez Mathera (1949), Mathera i Jinksa (1971) oraz wyniki badań własnych (Kaczmarek, Surma, Adamski, 1982; Surma, Adamski, Kaczmarek, 1983), a rozważania teoretyczne zilustrujemy odpowiednimi przykładami.

2. SPOSOBY PRZEDSTAWIANIA WARTOŚCI GENOTYPÓW JAKO KOMBINACJI LINIOWYCH PARAMETRÓW GENETYCZNYCH

Dla przedstawienia oczekiwanych wartości fenotypowych genotypów (wartości genotypowych), otrzymanych w wyniku segregacji genów w k loci, stosowane są odpowiednie parametry genetyczne. Parametry te określają efekty związane z różnymi sposobami działania genów, to jest efekty addytywnego działania genów, dominacji i nieallelicznej interakcji. W literaturze (Mather, 1949, Hayman i Mather, 1955, Jinks i Jones, 1958) parametr określający addytywne działanie genów oznaczany jest przez d , parametr związany z dominowaniem przez h , natomiast parametry określające efekty współdziałania genów z różnych loci (nieallelicznej interakcji) oznaczane są przez i , j , l , przy czym i dotyczy współdziałania genów addytywnych ($d \times d$), j - współdziałania genów addytywnych z genami dominującymi ($d \times h$), zaś l - współdziałania genów dominujących ($h \times h$).

Rozważając przykładowo cechę mierzalną, kontrolowaną przez jeden gen z dwoma allelami $A-a$ można zauważyć, że w tym przypadku występują trzy rodzaje genotypów: AA , Aa , aa . Dla łatwiejszego przedstawienia wartości wyżej wymienionych genotypów posłużymy się, zaproponowaną przez Haymana (1954), zmienną θ_a przyjmującą wartości: 1 dla AA , 0 dla Aa oraz -1 dla aa .

W literaturze spotyka się trzy sposoby zapisywania oczekiwanych wartości fenotypowych genotypów, a mianowicie tak zwany zapis " F_{∞} -metric" spotykany między innymi w pracach Mathera (1971) oraz Smitha i Robsona (1959), "Mixed-metric" stosowany przez Haymana i Mathera (1955) oraz Jinksa i Jonesa (1958), a także " F_2 -metric" występujący między innymi w pracach Haymana (1958) i Kempthorne'a (1957). Z uwagi na różnice występujące we wspomnianych zapisach, które pociągają za sobą różnice w formułowaniu odpowiednich wzorów służących do określania między innymi estymatorów parametrów genetycznych, przedstawimy wszystkie trzy zapisy oraz podamy, wzorując się na Van der Veenie (1959), sposoby przechodzenia z jed-

T a b l i c a 1. Relacje między parametrami występującymi w różnych sposobach zapisu wartości genotypowych

Para- metry	Transformacja F_{∞} -metric w		Transformacja Mixed-metric		Transformacja F_2 -metric w	
	Mixed- metric	F_2 - metric	w F_{∞} - metric	w F_2 - metric	F_{∞} - metric	F_2 - metric w Mixed- metric
m	$m + \frac{1}{4}l_{ab}$	$m - \frac{1}{2}(h_a+h_b) + \frac{1}{4}l_{ab}$	$m - \frac{1}{4}l_{ab}$	$m - \frac{1}{2}(h_a+h_b)$	$m + \frac{1}{2}(h_a+h_b) + \frac{1}{4}l_{ab}$	Mixed-metric
d_a	$d_a - \frac{1}{2}j_{ab}$		$d_a + \frac{1}{2}j_{ab}$	d_a	$d_a + \frac{1}{2}j_{ab}$	d_a
d_b	$d_b - \frac{1}{2}j_{ba}$		$d_b + \frac{1}{2}j_{ba}$	d_b	$d_b + \frac{1}{2}j_{ba}$	d_b
h_a	$h_a - \frac{1}{2}l_{ab}$		$h_a + \frac{1}{2}l_{ab}$	h_a	$h_a + \frac{1}{2}l_{ab}$	h_a
h_b	$h_b - \frac{1}{2}l_{ba}$		$h_b + \frac{1}{2}l_{ba}$	h_b	$h_b + \frac{1}{2}l_{ba}$	h_b
i_{ab}	i_{ab}		i_{ab}	i_{ab}	i_{ab}	i_{ab}
j_{ab}	j_{ab}		j_{ab}	j_{ab}	j_{ab}	j_{ab}
j_{ba}	j_{ba}		j_{ba}	j_{ba}	j_{ba}	j_{ba}
l_{ab}	l_{ab}		l_{ab}	l_{ab}	l_{ab}	l_{ab}

nego zapisu w drugi. I tak w przypadku dwóch niezależnie segregujących genów A-a i A-b możemy przyjąć następujący wektor parametrów genetycznych

$$g = [m, d_a, d_b, h_a, h_b, i_{ab}, j_{ab}, j_{ba}, l_{ab}]', \quad (2.1)$$

gdzie m jest stałe (w zapisie F_∞ -metric jest średnią wartości genotypowych homozygot AABB, AABb, aABb i aabb, a w zapisie F_2 -metric jest średnią wartości genotypowych mieszańców pokolenia F_2), natomiast pozostałe składowe wektora zostały zdefiniowane wcześniej w postaci ogólnej. Wówczas wartość genotypu $M(\theta_a, \theta_b)$, w zależności od stosowanego zapisu, przyjmuje postać

$$M(\theta_a, \theta_b) = t_i' g, \quad (i=1,2,3), \quad (2.2)$$

gdzie t_i jest wektorem współczynników parametrów dla i -tego zapisu, to znaczy kolejno dla F_∞ -metric, Mixed-metric i F_2 -metric. Wektory te mają odpowiednio postaci:

$$t_1 = [1, \theta_a, \theta_b, 1 - \theta_a^2, 1 - \theta_b^2, \theta_a \theta_b, \theta_a(1 - \theta_b^2), \theta_b(1 - \theta_a^2), (1 - \theta_a^2)(1 - \theta_b^2)]',$$

$$t_2 = [1, \theta_a, \theta_b, 1 - \theta_a^2, 1 - \theta_b^2, \theta_a \theta_b, \theta_a(\frac{1}{2} - \theta_b^2), \theta_b(\frac{1}{2} - \theta_a^2), (\frac{1}{2} - \theta_a^2)(\frac{1}{2} - \theta_b^2)]',$$

$$t_3 = [1, \theta_a, \theta_b, \frac{1}{2} - \theta_a^2, \frac{1}{2} - \theta_b^2, \theta_a \theta_b, \theta_a(\frac{1}{2} - \theta_b^2), \theta_b(\frac{1}{2} - \theta_a^2), (\frac{1}{2} - \theta_a^2)(\frac{1}{2} - \theta_b^2)]'.$$

Dla ułatwienia odczytania powyższych zapisów podamy przykład dotyczący określenia wartości genotypu AaBB, $M(0,1)$. Tak więc:

w zapisie F_∞ -metric $M_1(0,1) = m + d_b + h_a + j_{ba}$,

w zapisie Mixed-metric $M_2(0,1) = m + d_b + h_a + \frac{1}{2}j_{ba} - \frac{1}{4}l_{ab}$,

a w zapisie F_2 -metric $M_3(0,1) = m + d_b + \frac{1}{2}h_a - \frac{1}{2}h_b + \frac{1}{2}j_{ba} - \frac{1}{4}l_{ab}$.

Relacje zachodzące między parametrami występującymi w wymienionych sposobach zapisu podajemy w tablicy 1.

W dalszej części pracy posługiwać się będziemy zapisem F_∞ -metric z uwagi na łatwość określania wartości genotypów wynikającą z faktu, że w tym zapisie niezerowe współczynniki parametrów związane są jedynie z homozygotycznością i heterozygotycznością genów w rozpatrywanych loci. I tak na przykład w F_∞ -metric interakcja loci w stanie heterozygotycznym l_{ab} jest składnikiem oczekiwanej wartości fenotypowej tylko genotypu AaBb, podczas gdy w pozostałych sposobach zapisu parametr ten występuje także jako składnik oczekiwanych wartości fenotypowych wszystkich innych genotypów.

3. GENETYCZNA I MATEMATYCZNA INTERPRETACJA WAŻNIEJSZYCH PARAMETRÓW GENETYCZNYCH

W rozdziale 2 podaliśmy ogólne definicje ważniejszych parametrów genetycznych, to znaczy parametrów związanych z addytywnym działaniem genów,

dominowaniem i niealleliczną interakcją. Obecnie dokonamy bardziej szczegółowego omówienia tych parametrów uwzględniając także przypadek większej liczby genów.

W sytuacji gdy cecha mierzalna kontrolowana jest przez jeden gen z dwoma allelami A-a, występują trzy rodzaje genotypów: AA, Aa i aa. Poszczególnym genotypom można przypisać (Fisher, Immer i Tedin, 1932; Mather, 1949) odpowiednio wartości d_a , h_a , $-d_a$.

W przypadku działania dwóch genów A-a i B-b występuje dziewięć genotypów. Do pełnego ich opisu oprócz parametrów d_a , d_b , h_a i h_b konieczne jest wprowadzenie dodatkowo parametrów związanych ze współdziałaniem genów A-a i B-b. Są nimi: i_{ab} - interakcja loci w stanie homozygotycznym, $d_a x d_b$; j_{ab} (j_{ba}) - interakcja loci homozygotycznych z heterozygotycznymi, $d_a x h_b$ ($d_b x h_a$); l_{ab} - interakcja loci w stanie heterozygotycznym, $h_a x h_b$.

Wartości genotypów występujących przy segregacji dwóch genów, wyrażone za pomocą omówionych parametrów, podaje tablica 2.

T a b l i c a 2. Wartości genotypów występujących przy segregacji dwóch genów (zapis F_{∞} -metric)

		AA	Aa	aa
		d_a	h_a	$-d_a$
BB	d_b	$d_a + d_b$ + i_{ab}	$h_a + d_b$ + j_{ba}	$d_b - d_a$ - i_{ab}
	h_b	$d_a + h_b$ + j_{ab}	$h_a + h_b$ + l_{ab}	$h_b - d_a$ - j_{ab}
bb	$-d_b$	$d_a - d_b$ - i_{ab}	$h_a - d_b$ - j_{ba}	$-d_a - d_b$ + i_{ab}

W metodach statystycznych dotyczących określania efektów działania genów parametry genetyczne, po uogólnieniu ich na wszystkie k segregujące geny, zapisywane są jako $[d]$, $[h]$, $[i]$, $[j]$, $[l]$. Ponieważ wielkości te nie są tylko iloczynem liczby genów i efektu pojedynczego genu, podamy ich dokładną definicję matematyczną.

Parametr $[d]$

Jak wynika z podanych wyżej oznaczeń wartości genotypów AA, Aa, aa, parametr d dla jednego genu przedstawić można jako połowę różnicy wartości genotypowych homozygot AA i aa. Parametr ten dla dowolnej liczby genów zdefiniować można na podstawie zróżnicowanych genetycznie form homozygotycznych. Biorąc pod uwagę wszystkie geny w liczbie k dla danej formy homozygotycznej (na przykład dla form rodzicielskiej P₁) i zakładając,

że w formie tej występuje $k-k'$ genów zwiększających wartość danej cechy (tak zwane $/+/$ allele) i k' genów zmniejszających wartość cechy (tak zwane $/-/$ allele), to w przypadku gdy $d_a = d_b = \dots = d$, suma wielkości d ze wszystkich k loci będzie równa $d(k-2k')$. Wprowadzając za Matherem (1949) współczynnik r równy

$$r = \frac{k-2k'}{k}, \quad (3.1)$$

który jest miarą rozkładu genów (dla $k > 1$), wyrażenie to przybiera postać

$$rkd = rS(d),$$

gdzie $S(d) = kd$ jest sumą efektów d ze wszystkich k loci. Iloczyn $rS(d)$ określany jest jako parametr $[d]$

$$[d] = rS(d). \quad (3.2)$$

Parametr ten jest więc sumą efektów addytywnych ze wszystkich loci, pomnożoną przez współczynnik rozkładu genów r . W związku z tym przybiera on maksymalną wartość przy $r=1$, to jest wtedy, gdy wszystkie (+) allele są w jednej z linii rodzicielskich (P_1), a wszystkie (-) allele w drugiej (P_2), to znaczy przy pełnej asocjacji genów zwiększających lub zmniejszających wartość danej cechy u form rodzicielskich. W układzie gdy każda z form zawiera połowę (+) alleli i połowę (-) alleli, współczynnik r jest równy zeru, tym samym wartość parametru $[d]$ jest równa zeru. Oznacza to brak różnic między wartościami fenotypowymi linii rodzicielskich P_1 i P_2 przy istnieniu różnic genetycznych między nimi.

Parametr $[h]$

Parametr $[h]$ można zdefiniować na przykładzie mieszańców pokolenia F_1 , otrzymanych w wyniku skrzyżowania homozygotycznych form P_1 i P_2 . Mieszańce te są heterozygotami we wszystkich k loci. Suma $S(h)$ wielkości h z k loci, przy założeniu $h_a = h_b = \dots = h$, równa iloczynowi kh , jest sumą efektów dominacji ze wszystkich segregujących loci, którą określa się za pomocą parametru $[h]$. Tak więc

$$[h] = kh = S(h). \quad (3.3)$$

Parametr $[i]$

Rozpatrując formy homozygotyczne z $k > 1$ loci warunkujących badaną cechę można zauważyć, że liczba wszystkich par genów równa jest $\frac{1}{2}k(k-1)$. Każda para genów typu AABB lub aabb będzie wносиła $+i$ do wartości genotypowej tej formy, natomiast każda para genów typu AAbb będzie wносиła $-i$. Ogólny efekt interakcji loci w stanie homozygotycznym będzie więc równy $S(+i) - S(-i)$.

Jeżeli spośród k rozpatrywanych genów występuje $k-k'$ genów o efektach zwiększających wartość danej cechy i k' zmniejszających wartość tej cechy, wówczas liczba par genów typu AABB oraz aabb ($+i$) wynosi

$\frac{1}{2}k(k-1) - k'(k-k')$, natomiast liczba par genów typu AAbb (-1) jest równa $k(k-k')$. Zakładając, że $i_{ab} = i_{ac} = i_{bc} = \dots = i$, udział interakcji i w wartości genotypowej rozpatrywanej formy jest równy $S(+1) - S(-1) = [\frac{1}{2}k(k-1) - k'(k-k')]i - k'(k-k')i = [\frac{1}{2}(k-2k)^2 - \frac{1}{2}k]i$.

Uwzględniając współczynnik rozkładu genów r , wyrażenie to można zapisać jako $\frac{1}{2}k(kr^2-1)i$. Ponieważ jest ono sumą efektów interakcji i ze wszystkich $\frac{1}{2}k(k-1)$ par genów, zatem średni efekt dla każdej pary genów wynosi $\frac{kr^2-1}{k-1}i$. Biorąc pod uwagę ten fakt, sumę efektów interakcyjnych

homozygot dla wszystkich par genów, którą oznacza się symbolem $[i]$, można zapisać równoważnie w postaci

$$[i] = \frac{1}{2}k(kr^2-1)i = \frac{kr^2-1}{k-1} S(i). \quad (3.4)$$

Jak z powyższego wynika, wartość parametru $[i]$ jest zależna, podobnie jak parametru $[d]$, od rozkładu genów u form rodzicielskich.

Parametr $[l]$

Interakcja loci w stanie heterozygotycznym l , będąca sumą efektów interakcyjnych dla poszczególnych par genów, przy założeniu $l_{ab}=l_{ac}=l_{bc}=\dots=1$, jest równa iloczynowi liczby par genów w stanie heterozygotycznym $\frac{1}{2}(k-1)k$ i efektu współdziałania pojedynczej pary genów l . Iloczyn ten przyjęto oznaczać symbolem $[l]$. Zatem

$$[l] = S(l) = \frac{1}{2}k(k-1)l. \quad (3.5)$$

Jak łatwo zauważyć, parametry $[h]$ oraz $[l]$ nie zależą od rozkładu genów u form rodzicielskich.

Parametr $[j]$

Jak wspomnieliśmy wcześniej wielkość j jest miarą interakcji loci homozygotycznych z heterozygotycznymi. Można zauważyć, że ten typ interakcji nie występuje w homozygotycznych formach rodzicielskich, jak również w pokoleniu F_1 . Pojawia się natomiast w pokoleniu F_2 i w dalszych, a także w pokoleniach otrzymanych w wyniku krzyżowań wstecznych B_1 i B_2 .

Przy założeniu równości efektów interakcyjnych dla wszystkich par loci $j_{ab} = j_{ba} = j_{ca} = \dots = j$, udział interakcji j w średniej, na przykład pokolenia $B_1 = P_1 \times P_1$, wynosi $\frac{1}{2}kr(k-1)j$. Średni efekt interakcji homozygot z heterozygotami dla jednej pary genów jest równy $\frac{1}{4}rj$. Tym samym udział interakcji j w średniej pokolenia B_1 można zapisać równoważnie jako sumę efektów interakcyjnych dla wszystkich par genów równą $\frac{1}{4}rS(j)$. Sumę tę przyjmuje się jako parametr $[j]$. Zatem

$$[j] = \frac{1}{2}kr(k-1)j = \frac{1}{4}rS(j). \quad (3.6)$$

4. WYZNACZANIE OCEN PARAMETRÓW GENETYCZNYCH

Jak pokazaliśmy w rozdziale 2, za pomocą parametrów genetycznych można określić oczekiwaną wartość fenotypową dowolnego genotypu, co z kolei pozwala przedstawić wartości oczekiwane średnich dla różnych generacji jako funkcje liniowe tych parametrów. Odpowiednio dobrane zestawy generacji pozwalają znaleźć estymatory interesujących parametrów genetycznych.

W pracy przedstawimy sposoby wyznaczania ocen parametrów genetycznych dla trzech zestawów generacji:

- 1) $P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2$;
- 2) P_1, P_2, F_1, F_2, F_3 ;
- 3) F_1, F_2, L .

Generacje występujące w pierwszych dwóch zestawach są na ogół dostępne w klasycznych metodach hodowlanych. Zestaw trzeci obejmuje, oprócz mieszańców pokoleń F_1 i F_2 , linie autodiploidalne L uzyskiwane drogą haploidyzacji mieszańców pokolenia F_1 , a następnie podwajania liczby chromosomów u haploidów.

4.1. OCZEKIWANE ŚREDNIE FENOTYPOWE GENERACJI W ZAPISIE E_{∞} -metric

Oczekiwane średnie fenotypowe różnych generacji w zapisie E_{∞} -metric można przedstawić za pomocą funkcji liniowych parametrów $[d], [h], [i], [j], [l]$. Obecnie podamy ogólne formuły dla najczęściej spotykanych generacji uzyskanych w wyniku skrzyżowania dwóch form homozygotycznych P_1 i P_2 , to jest dla kolejnych n pokoleń mieszańców F_1, F_2, F_3 , itd., dla kolejnych s pokoleń wstecznych uzyskanych przez samozapylenie, $B_{1s} = (F_1 \times P_1)_s$ i $B_{2s} = (F_1 \times P_2)_s$ oraz dla pokoleń wstecznych uzyskiwanych przez kolejne n krzyżowań z tą samą formą rodzicielską, $B_{1(n)} = \{[(F_1 \times P_1) \times P_1] \times P_1\} \times \dots \times P_1$ i $B_{2(n)} = \{[(F_1 \times P_2) \times P_2] \times P_2\} \times \dots \times P_2$. Są one następujące:

$$\bar{F}_n^e = m + 2^{-(n-1)} [h] + 2^{-2(n-1)} [l], \quad (n=1, 2, 3, \dots) \quad (4.1)$$

$$\bar{B}_{1s}^e = m + 2^{-1} [d] + 2^{-s} [h] + 2^{-2} [i] + 2^{-(s+1)} [j] + 2^{-2s} [l], \quad (4.2)$$

$$\bar{B}_{2s}^e = m - 2^{-1} [d] + 2^{-s} [h] + 2^{-2} [i] - 2^{-(s+1)} [j] + 2^{-2s} [l],$$

($s=1, 2, 3, \dots$)

$$\bar{B}_{1(n)}^e = m + (1-2^{-n}) [d] + 2^{-n} [h] + (1-2^{-n})^2 [i] + (1-2^{-n}) 2^{-n} [j] + 2^{-2n} [l], \quad (4.3)$$

$$\bar{B}_{2(n)}^e = m - (1-2^{-n}) [d] + 2^{-n} [h] + (1-2^{-n})^2 [i] - (1-2^{-n}) 2^{-n} [j] + 2^{-2n} [l], \quad (n=1, 2, 3, \dots),$$

gdzie \bar{F}_n^e , \bar{B}_{1s}^e , \bar{B}_{2s}^e , $\bar{B}_{1(n)}^e$ i $\bar{B}_{2(n)}^e$ oznaczają oczekiwane średnie fenotypowe dla określonych wyżej generacji.

Zauważmy, że dla $n=1$ i $s=1$ średnie oczekiwane $B_{11}^e = B_{1(1)}^e = B_1$ oraz $B_{21}^e = B_{2(1)}^e = B_2$, gdzie B_1 i B_2 są tradycyjnymi oznaczeniami mieszańców odpowiednio $F_1 \times P_1$ i $F_1 \times P_2$.

Oczekiwane wartości średnich dla form rodzicielskich P_1 i P_2 , wyrażone za pomocą omawianych parametrów, mają postać

$$\begin{aligned} \bar{F}_1^e &= m + [d] + [i], \\ \bar{F}_2^e &= m - [d] + [i]. \end{aligned} \quad (4.4)$$

W przypadku linii autodiploidalnych wyprowadzonych z mieszańców $F_1 (F_1 \times P_2)$ można wykazać (Surma, Adamski, Kaczmarek, 1983), że oczekiwana wartość średniej dla wszystkich linii L równa jest

$$\bar{L}^e = m, \quad (4.5)$$

natomiast dla linii o maksymalnej ekspresji cechy L_{\max} oraz o minimalnej wartości cechy L_{\min} oczekiwane wartości średnich są, podobnie jak u form rodzicielskich P_1 i P_2 , postaci

$$\begin{aligned} \bar{L}_{\max}^e &= m + [d] + [i], \\ \bar{L}_{\min}^e &= m - [d] + [i]. \end{aligned} \quad (4.6)$$

4.2. WYZNACZANIE OCEN PARAMETRÓW GENETYCZNYCH NA PODSTAWIE GENERACJI $P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2$

Znając średnie oczekiwane dla poszczególnych pokoleń oraz przyjmując określony zestaw generacji można wyznaczyć estymatory interesujących nas parametrów genetycznych z równania

$$b = Ag, \quad (4.7)$$

gdzie: b jest wektorem wartości średnich eksperymentalnych generacji, g jest wektorem odpowiednich parametrów genetycznych, natomiast A jest macierzą współczynników tych parametrów, określonych w (4.1), (4.2) i (4.4).

Jedną z częściej spotykanych metod pozwalających ocenić parametry genetyczne jest metoda wykorzystująca zestaw generacji $P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2$, opisana przez Jinksa i Jonesa (1958) oraz Mathera i Jinksa (1971). Przedstawimy ją stosując wprowadzone wcześniej wielkości b, g i A . Wektory b i g w metodzie tej są odpowiednio równe

$$b = [P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2]', \quad (4.8)$$

$$g = [m, [d], [h], [i], [j], [l]]', \quad (4.9)$$

natomiast macierz A jest postaci

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & -1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \frac{1}{2} & 0 & 0 & \frac{1}{4} \\ 1 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} \\ 1 & -\frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & -\frac{1}{4} & \frac{1}{4} \end{bmatrix}. \quad (4.10)$$

Rozwiązując dla tak określonych wektorów b i g oraz macierzy A układ równań (4.7), znajdujemy następujące estymatory parametrów:

$$\begin{aligned} [\hat{m}] &= \frac{1}{2}(P_1 + P_2) + 4F_2 - 2(B_1 + B_2) \\ [\hat{d}] &= \frac{1}{2}(P_1 - P_2), \\ [\hat{h}] &= 6(B_1 + B_2) - 8F_2 - F_1 - \frac{3}{2}(P_1 + P_2), \\ [\hat{i}] &= 2(B_1 + B_2) - 4F_2, \\ [\hat{j}] &= 2(B_1 - B_2) - (P_1 - P_2), \\ [\hat{l}] &= P_1 + P_2 + 2F_1 + 4F_2 - 4(B_1 + B_2). \end{aligned} \quad (4.11)$$

Istotność poszczególnych parametrów może być testowana za pomocą statystyki t , będącej ilorazem oceny parametru i odpowiadającego mu błędowi standardowego. Jako błędy standardowe przyjmuje się pierwiastki wariancji poszczególnych parametrów, wyznaczonych w następujący sposób:

$$\begin{aligned} V_m &= \frac{1}{4}(V_{P_1} + V_{P_2}) + 16V_{F_2} + 4(V_{B_1} + V_{B_2}), \\ V_{[d]} &= \frac{1}{4}(V_{P_1} + V_{P_2}), \\ V_{[h]} &= \frac{9}{4}(V_{P_1} + V_{P_2}) + V_{F_1} + 64V_{F_2} + 36(V_{B_1} + V_{B_2}), \\ V_{[i]} &= 16V_{F_2} + 4(V_{B_1} + V_{B_2}), \\ V_{[j]} &= V_{P_1} + V_{P_2} + 4(V_{B_1} + V_{B_2}), \\ V_{[l]} &= V_{P_1} + V_{P_2} + 4V_{F_1} + 16V_{F_2} + 16(V_{B_1} + V_{B_2}), \end{aligned} \quad (4.12)$$

gdzie V_{P_1} , V_{P_2} , V_{F_1} , V_{F_2} , V_{B_1} , V_{B_2} są ocenami wariancji średnich odpowiednich generacji (uzyskanymi z doświadczenia).

W szczególności hipotezę $H_{[d]}$: $[d] = 0$, to jest hipotezę o braku efektów addytywnego działania genów, testuje się za pomocą statystyki

$$t = \frac{[\hat{d}]}{S_{[d]}}$$

gdzie $S_{[d]} = \sqrt{V_{[d]}}$ jest błędem standardowym parametru $[d]$.

Hipotezę $H_{[h]}$: $[h] = 0$, to jest hipotezę o braku efektów dominacji weryfikuje się za pomocą statystyki

$$t = \frac{[\hat{h}]}{S_{[h]}}$$

gdzie $S_{[h]} = \sqrt{V_{[h]}}$ jest błędem standardowym parametru $[h]$.

Podobnie, korzystając z ocen wariancji przedstawionych w (4.12), sprawdza się hipotezy dotyczące parametrów nieallelicznej interakcji, a więc hipotezy

$H_{[i]}$: $[i] = 0$, o braku interakcji homozygot, $(d \times d)$,

$H_{[j]}$: $[j] = 0$, o braku interakcji homozygoty z heterozygotą, $(d \times h)$,

$H_{[l]}$: $[l] = 0$, o braku interakcji heterozygot, $(h \times h)$.

4.3. WYZNACZANIE OCEN PARAMETRÓW GENETYCZNYCH NA PODSTAWIE GENERACJI P_1, P_2, F_1, F_2, F_3

W praktyce hodowlanej często uzyskanie dostatecznej liczby nasion dla pokoleń B_1 i B_2 może być zbyt trudne. Wówczas zamiast tych pokoleń można wziąć do analizy łatwiejsze do uzyskania obserwacje dla pokolenia F_3 . Zestaw generacji P_1, P_2, F_1, F_2, F_3 pozwala dokonać oceny parametrów $m, [d], [h], [i], [l]$, nie daje natomiast możliwości uzyskania informacji o parametrze $[j]$, to znaczy informacji o współdziałaniu loci homozygotycznych z heterozygotycznymi.

Dla powyższego przypadku wielkości b, g, A , występujące w równaniu (4.7), przyjmują postaci

$$b = [P_1, P_2, F_1, F_2, F_3]' \quad (4.13)$$

$$g = [m, [d], [h], [i], [l]]' \quad (4.14)$$

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & -1 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{4} \\ 1 & 0 & \frac{1}{4} & 0 & \frac{1}{16} \end{bmatrix} . \quad (4.15)$$

Po wstawieniu ich do układu równań (4.7) i następnie rozwiązaniu tego układu znajdujemy następujące estymatory parametrów :

$$\begin{aligned} \hat{m} &= \frac{1}{3}F_1 - 2F_2 + \frac{8}{3}F_3 , \\ [\hat{d}] &= \frac{1}{2}(P_1 - P_2) , \\ [\hat{h}] &= -2F_1 + 10F_2 - 8F_3 , \\ [\hat{i}] &= \frac{1}{2}(P_1 + P_2) - \frac{1}{3}F_1 + 2F_2 - \frac{8}{3}F_3 , \\ [\hat{l}] &= \frac{8}{3}F_1 - 8F_2 + \frac{16}{3}F_3 . \end{aligned} \quad (4.16)$$

Hipotezy o braku efektów poszczególnych parametrów weryfikujemy w analogiczny sposób jak przedstawiono to w paragrafie poprzednim. Oceny wariancji parametrów są następujące:

$$\begin{aligned} V_m &= \frac{1}{9}V_{F_1} + 4V_{F_2} + \frac{64}{9}V_{F_3} , \\ V_{[d]} &= \frac{1}{4}(V_{P_1} + V_{P_2}) , \\ V_{[h]} &= 4V_{F_1} + 100V_{F_2} + 64V_{F_3} , \\ V_{[i]} &= \frac{1}{4}(V_{P_1} + V_{P_2}) + \frac{1}{9}V_{F_1} + 4V_{F_2} + \frac{64}{9}V_{F_3} , \\ V_{[l]} &= \frac{64}{9}V_{F_1} + 64V_{F_2} + \frac{256}{9}V_{F_3} , \end{aligned} \quad (4.17)$$

gdzie V_{P_1} , V_{P_2} , V_{F_1} , V_{F_2} i V_{F_3} są ocenami wariancji średnich odpowiednich generacji (uzyskanymi z doświadczenia).

4.4. WYZNACZANIE OCEN PARAMETRÓW GENETYCZNYCH NA PODSTAWIE LINII AUTODIPLOIDALNYCH ORAZ GENERACJI F_1 i F_2

Metody opisane w dwóch ostatnich paragrafach są na ogół znane i bywają często stosowane w badaniach dotyczących dziedziczenia cech ilościowych roślin. W związku z opracowaniem w ostatnich latach metody umożliwiającej otrzymanie, drogą haploidyzacji roślin, linii autodiploidalnych u niektórych gatunków roślin oraz zastosowaniem tej metody w niektórych programach hodowlanych, interesujące jest zbadanie możliwości wykorzystania linii

do oceny efektów addytywnego działania genów, dominacji i nieallelicznej interakcji.

Zaproponujemy poniżej metodę wyznaczania ocen parametrów $m, [d], [h], [i], [l]$ na podstawie linii autodiploidalnych oraz mieszańców pokoleń F_1 i F_2 .

Zauważmy, że wartości genotypowe linii autodiploidalnych, będących formami całkowicie homozygotycznymi, są funkcjami liniowymi wyłącznie parametrów związanych z addytywnym działaniem genów $[d]$ oraz ze współdziałaniem loci w stanie homozygotycznym $[i]$. Tym samym oczekiwana wartość średniej fenotypowej dla pełnego zestawu linii, reprezentujących wszystkie typy segregacji, równa jest m (patrz (4.5)), natomiast oczekiwane średnie dla linii o ekstremalnych wartościach cechy równe są oczekiwanym średnim dla rodziców P_1 i P_2 (patrz (4.4)). Analizując zatem wyłącznie linie autodiploidalne można znaleźć oceny parametrów $[d]$ i $[i]$ (Surma, Adamski, Kaczmarek, 1983). Oba te parametry są ważne w badaniach zjawiska transgresji. Chcąc jednakże uzyskać informacje o efektach dominowania (parametr $[h]$) oraz współdziałania genów w stanie heterozygotycznym (parametr $[l]$) należy założyć doświadczenie, które obejmowałoby linie autodiploidalne oraz mieszańce pokoleń F_1 i F_2 . Taki skład generacji pozwala więc uzyskać oceny parametrów $m, [d], [h], [i]$ i $[l]$, nie daje jednak oceny parametru $[j]$. Oceny wymienionych parametrów można otrzymać stosując przedstawiany wcześniej układ równań (4.7). Wielkości występujące w tym równaniu przyjmują obecnie postaci

$$b = [F_1, F_2, L, L_{\max}, L_{\min}]' \quad (4.18)$$

$$g = [m, [d], [h], [i], [l]]' \quad (4.19)$$

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{4} \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & -1 & 0 & 1 & 0 \end{bmatrix} \quad (4.20)$$

Rozwiązując układ równań (4.7) znajdujemy następujące estymatory parametrów:

$$\begin{aligned} \hat{m} &= L, \\ [\hat{d}] &= \frac{1}{2}(L_{\max} - L_{\min}), \\ [\hat{h}] &= 4F_2 - F_1 - 3L, \\ [\hat{i}] &= \frac{1}{2}(L_{\max} + L_{\min}) - L, \\ [\hat{l}] &= 2F_1 - 4F_2 + 2L. \end{aligned} \quad (4.21)$$

Weryfikacja interesujących hipotez dotyczących braku efektów poszczególnych parametrów może być przeprowadzona w analogiczny sposób, jak w metodach opisanych w rozdziałach 4.2 i 4.3. Oceny wariancji parametrów występujących w niniejszej metodzie są następujące :

$$\begin{aligned}
 V_m &= V_L, \\
 V_d &= \frac{1}{4}(V_{L_{\max}} + V_{L_{\min}}), \\
 V_h &= 16V_{F_2} + V_{F_1} + 9V_L, \\
 V_{11} &= \frac{1}{4}(V_{L_{\max}} + V_{L_{\min}}) + V_L, \\
 V_{11} &= 4V_{F_1} + 16V_{F_2} + 4V_L,
 \end{aligned} \tag{4.22}$$

gdzie V_L , $V_{L_{\max}}$, $V_{L_{\min}}$, V_{F_1} , V_{F_2} są ocenami wariancji średnich odpowiednich generacji (uzyskanymi z doświadczenia).

5. PRZYKŁAD

W latach 1981 - 1982 w Pracowni Heterozji i Transgresji Instytutu Genetyki Roślin PAN w Poznaniu przeprowadzono doświadczenia polowe, obejmujące formy rodzicielskie, mieszańce oraz linie autodiploidalne jęczmienia, mające na celu znalezienie ocen ważniejszych parametrów genetycznych na podstawie różnych zestawów generacji. W doświadczeniu pierwszym występowały wszystkie te generacje, które są wymagane w przypadku stosowania metod przedstawionych w paragrafach 4.2 i 4.3, a więc generacje P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , F_3 , B_1 , B_2 . Doświadczenie drugie obejmowało generacje konieczne do zastosowania metody opisanej w paragrafie 4.4, czyli generacje F_1 i F_2 oraz 43 linie autodiploidalne otrzymane z mieszańców pokolenia F_1 .

Linie autodiploidalne zostały uzyskane tak zwaną metodą bulbosową, wykorzystującą zjawisko eliminacji chromosomów zachodzące w krzyżówkach pomiędzy *H. vulgare* x *H. bulbosum*. Po skrzyżowaniu tych gatunków między sobą w zarodku mieszańcowym następuje stopniowa eliminacja chromosomów *H. bulbosum* aż do momentu, w którym pozostają wyłącznie chromosomy *H. vulgare*. Z otrzymanych tą drogą roślin haploidalnych, po podwojeniu liczby chromosomów, otrzymuje się całkowicie homozygotyczne linie autodiploidalne. Dla zilustrowania prezentowanych w niniejszej pracy metod przedstawimy wyniki obliczeń dotyczące masy 1000 ziarn jęczmienia w krzyżówce Emir x Himalaya.

Średnie i wariancje średnich analizowanych w obu doświadczeniach generacji podane są w tablicach 3 i 4. Wartości parametrów genetycznych, znalezione trzema omówionymi w pracy metodami, oraz ich błędy standardowe podane są w tablicy 5.

T a b l i c a 3. Wartości średnie i wariancje średnich generacji P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , F_3 , B_1 , B_2 dla masy 1000 ziarn w krzyżówce Emir x Himalaya

Generacja	Liczba obserwacji	Średnia	Wariancja średniej
P_1 (Emir)	50	36,11	0,159
P_2 (Himalaya)	50	30,07	0,138
F_1	50	54,02	0,256
F_2	200	44,99	0,300
F_3	200	43,95	0,312
B_1	100	43,43	0,329
B_2	100	38,55	0,499

T a b l i c a 4. Wartości średnie i wariancje średnich generacji F_1 , F_2 oraz linii autodiploidalnych dla masy 1000 ziarn w krzyżówce Emir x Himalaya

Generacja	Średnia	Wariancja średniej
F_1	53,85	0,205
F_2	40,40	0,305
L	42,93	0,249
L_{max}	51,84	0,317
L_{min}	30,82	0,355

Z zamieszczonych w tabelicy 5 ocen parametrów genetycznych, otrzymanych na podstawie danych z doświadczenia pierwszego za pomocą metod I i II, istotne okazały się w obu przypadkach parametry związane z addytywnym działaniem genów oraz współdziałaniem loci w stanie homozygotycznym i heterozygotycznym. Oceny parametru [h] wskazują na dominowanie w kierunku obniżenia masy 1000 ziarn, przy czym parametr ten istotny był tylko w przypadku metody I. Parametr [j], określający efekty współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi, wyznaczony tylko dla metody I, okazał się nieistotny. Tym samym brak ocen tego parametru w dwu pozostałych przypadkach nie wpływa zasadniczo na interpretację genetyczną wyników.

Rezultaty obliczeń wykonanych za pomocą metody III są zbliżone do wyników uzyskanych metodami I i II. Uwagę zwraca jedynie znacznie wyższa wartość parametru [d], równa 10,51. Wartości obu wspomnianych parametrów

T a b l i c a 5. Oceny parametrów genetycznych i ich błędy standardowe dla masy 1000 ziarn w krzyżówce Emir x Himalaya

Parametry genetyczne	Metoda I generacje $P_1, P_2,$ F_1, F_2, B_1, B_2	Metoda II generacje $P_1, P_2,$ F_1, F_2, F_3	Metoda III generacje F_1, F_2 oraz L, L_{max}, L_{min}
m	49.09 ± 2.86	45.23 ± 1.86	42.93 ± 0.50
[d]	3.02 ± 0.27	3.02 ± 0.27	10.51 ± 0.41
[h]	-21.23 ± 7.06	-9.74 ± 7.14	-21.04 ± 2.71
[i]	-16.00 ± 2.85	-12.14 ± 1.85	-1.60 ± 0.65
[j]	3.72 ± 1.90	- -	- -
[l]	26.26 ± 4.40	18.53 ± 5.47	31.96 ± 1.29

[d] i [i], jak wykazano w rozdziale 3, są zależne od współczynnika rozkładu genów u form rodzicielskich r (patrz wzory (3.2) i (3.4)). Współczynnik ten w przypadku linii autodiploidalnych o maksymalnej i minimalnej ekspresji cechy może być bliższy 1 aniżeli u form rodzicielskich, ponieważ w przypadku L_{max} i L_{min} asocjacja odpowiednio (+) i (-) alleli jest większa niż w P_1 i P_2 . Stąd też oceny parametrów [d] i [i] uzyskane na podstawie linii autodiploidalnych są bliższe "prawdziwym", nieznanym wartościom tych parametrów.

Istotność efektów addytywnego działania oraz współdziałania genów addytywnych wskazuje na możliwość uzyskania w wyniku selekcji rodów transgresyjnych pod względem masy 1000 ziarn. Wniosek ten, wysunięty na podstawie wczesnych pokoleń, znalazł w naszym wypadku bezpośrednie potwierdzenie w liniach autodiploidalnych, które są w pełni homozygotyczne. Linia o maksymalnej masie 1000 ziarn (tabl.4) przewyższa pod względem tej cechy formy rodzicielskie, które w tym doświadczeniu miały masę 1000 ziarn równą 45,7g dla P_1 i 38,9g dla P_2 .

6. DYSKUSJA

Jak już wspomnieliśmy we Wstępie, w badaniach dotyczących dziedziczenia cech ilościowych podstawowe informacje genetyczne uzyskuje się poprzez ocenę parametrów związanych z określonymi efektami działania genów.

Interpretując wyniki doświadczeń należy uwzględnić fakt, czy badany parametr jest zależny od rozkładu genów u form rodzicielskich. Jak pokazaliśmy w rozdziale 3, tylko parametry [h] i [l] są niezależne od współczynnika rozkładu genów. Tym samym parametr [h] przedstawia sumę efektów dominacji we wszystkich segregujących loci, a parametr [l] jest sumą efektów

interakcyjnych wszystkich loci wykazujących dominację. Zatem parametry te są równe zeru tylko wtedy, gdy brak jest odpowiednio dominowania i nieallelicznej interakcji heterozygotycznych loci.

Inaczej jest w przypadku parametrów $[d]$, $[i]$ oraz $[j]$, które są zależne^o od współczynnika rozkładu genów u form rodzicielskich. Zgodnie ze wzorami (3.2) i (3.6) parametry $[d]$ oraz $[j]$ mogą być równe zeru, gdy odpowiednio d i j są równe zeru, bądź też gdy $r = 0$. W związku z tym wnioskowanie o braku addytywnego działania genów w przypadku gdy $[d] = 0$ oraz o braku nieallelicznej interakcji $d \times h$ w przypadku $[j] = 0$ jest niemożliwe z uwagi na brak, jak do tej pory, metod pozwalających określić wielkość współczynnika rozkładu genów r .

Jeszcze bardziej złożona sytuacja ma miejsce w przypadku parametru $[i]$. Ze wzoru (3.4) wynika, że parametr ten może być równy zeru zarówno gdy $[i] = 0$, jak też gdy $k r^2 = 1$. Tak więc jeśli parametr $[i] = 0$, wnioskowanie o braku współdziałania loci w stanie homozygotycznym jest także niemożliwe.

Z opisanych trzech sposobów wyznaczania ocen parametrów genetycznych, pierwszy - bazujący na generacjach P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 i B_2 - umożliwia uzyskanie pełnych informacji o efektach addytywnego działania genów, dominacji oraz o efektach dotyczących wszystkich trzech typów współdziałania genów nieallelicznych. Metoda ta wymaga jednak wykonania dodatkowych krzyżowań dla uzyskania pokoleń B_1 i B_2 , które nie zawsze są wykorzystywane w dalszym procesie hodowlany. Lepsza w tym względzie jest metoda wykorzystująca generacje P_1 , P_2 , F_1 , F_2 i F_3 , które otrzymywane są w kolejnych etapach hodowli, z założeniem nie przeprowadzania selekcji w pokoleniach F_2 i F_3 . Należy jednak pamiętać, że w obu przypadkach wszystkie generacje muszą być analizowane w tym samym doświadczeniu. Jak wiadomo z paragrafu 4.3, zestaw 5 generacji P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , F_3 nie pozwala wyznaczyć oceny parametru $[j]$. Podobnie jest w przypadku ostatniej z omówionych przez nas metod, opartej na zestawie generacji L , L_{\max} , L_{\min} , F_1 i F_2 . Może być ona stosowana w programach hodowlanych wykorzystujących linie autodiploidalne otrzymane drogą haploidyacji mieszańców F_1 , z założeniem nie przeprowadzania wcześniejszej selekcji na poziomie haploidalnym bądź diploidalnym. Zaletą tej metody jest uzyskiwanie bardziej wiarygodnych ocen parametrów $[d]$ oraz $[i]$ aniżeli w przypadku pozostałych dwu metod. Ponadto metoda ta umożliwia prowadzenie obserwacji na materiale homozygotycznym, a dodatkowe włączenie do doświadczenia, oprócz linii i mieszańców F_1 i F_2 również form rodzicielskich, pozwala uzyskać informacje dotyczące zjawisk heterozji i transgresji.

LITERATURA

Fisher, R.A., Immer, F.R., Tedin, O. (1932). The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance. *Genetics* 17, 107-124.

- Hayman, B.I. (1954). The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39, 789-809.
- Hayman, B.I., Mather, K. (1955). The description of genic interactions in continuous variation. *Biometrics* 11, 69-82.
- Hayman, B.I., (1958). The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity* 12, 371-390.
- Jinks, J., Jones, R.H. (1958). Estimation of the components of heterosis. *Genetics* 43, 223-234.
- Kaczmarek, Z., Surma, M., Adamski, T. (1982). Genetyczna i matematyczna interpretacja ważniejszych parametrów genetycznych oraz ich wykorzystanie w analizie pojedynczych kombinacji krzyżówkowych. Dwunaste Colloquium Metodologiczne z Agrobiometrii, PAN, 285-305.
- Kempthorne, O. (1957). An introduction to genetic statistics. John Wiley, New York.
- Mather, K., Jinks, J. (1971). Biometrical genetics. London.
- Smith, H., Robson, D. (1959). Inheritance of dimensions of flower parts in Tobacco. *Proc. Intern. Symp. Biometrical Genetics Ottawa, 1959.*
- Surma, M., Adamski, T., Kaczmarek, Z. (1983). Wyznaczenie ocen parametrów genetycznych na podstawie linii autodiploidalnych. Trzynaste Colloquium Metodologiczne z Agrobiometrii, PAN, 346-356.
- Van der Veen, J.H. (1959). Tests of non-allelic interaction and linkage for quantitative characters in generations derived from two diploid pure lines. *Genetics* XXX, 201-232.