

Teresa Piętka, Krystyna Krótka, Jan Krzymański  
Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Oddział w Poznaniu

## Zdolność kombinacyjna i heterozja zawartości glukozynolanów w nasionach rzepaku ozimego z pokoleń F<sub>1</sub> i F<sub>2</sub>, oznaczone metodą krzyżowań diallelicznych pomiędzy liniami podwojonych haploidów

Combining ability and heterosis in glucosinolate content in seeds  
of winter rape (*Brassica napus* L.) estimated with diallel crossings  
between doubled haploid lines

**Słowa kluczowe:** glukonapina, progoitryna, 4-hydroksybrassicyna, ogólna zdolność kombinacyjna, specyficzna zdolność kombinacyjna, heterozja

Do badań użyto sześć linii podwojonych haploidów (DH) o wyraźnie zróżnicowanej zawartości glukozynolanów. Linie te skrzyżowano w układzie diallelicznym kompletnym. Uzyskane mieszańce pokolenia F<sub>1</sub> wysiano wraz z liniami rodzicielskimi w doświadczeniu polowym w układzie losowanych bloków kompletnych w czterech powtórzeniach. W celu otrzymania nasion pokolenia F<sub>2</sub> na każdym poletku pokolenia F<sub>1</sub> zaizolowano pojedyncze rośliny. Jesienią wysiano doświadczenie z pokoleniem F<sub>2</sub> w dwóch powtórzeniach. Analizy na zawartość i skład glukozynolanów wykonano metodą chromatografii gazowej silylowych pochodnych desulfoglukozynolanów. Obliczenia ogólnej (OZK) i specyficznej zdolności kombinacyjnej (SZK) wykonano według Griffinga. Na podstawie analizy wariancji stwierdzono wysoką istotność efektów OZK dla badanych glukozynolanów. Również wysoką istotność efektów SZK stwierdzono dla zawartości glukonapiny i progoitryny. Natomiast dla zawartości 4-hydroksybrassicyny nie stwierdzono istotności efektów SZK. Brak również efektów istotności dla krzyżowań odwrotnych. Efekty heterozji obliczono dla potomstwa linii względem rodzica i dla mieszańców względem średniej rodziców. Wysoce istotne efekty heterozji w pokoleniu F<sub>1</sub> mieszańców lub potomstwa linii traciły swoją istotność w pokoleniu F<sub>2</sub>. Średni efekt heterozji miał wartość dodatnią.

**Key words:** gluconapin, progoitrin, 4-hydroxybrassicin, GCA, SCA, heterosis

Six DH lines with very different glucosinolate content were crossed in complete diallel design. Obtained hybrids of F<sub>1</sub> generation and parental lines were grown in field trial in complete random block design in four replications. Seeds of F<sub>2</sub> generation were obtained from F<sub>1</sub> plants through inbreeding. In next autumn trial the hybrids of F<sub>2</sub> generation and parents were grown in two replications. Analyses of glucosinolate content and composition were made using gas chromatography of silyl derivatives of desulphoglucosinolates. Calculations of GCA and SCA were performed following Griffings method. The analysis of variance showed that the GCA effects for

investigated glucosinolates were statistically very significant. Significant effects of SCA were found for gluconapin and progoitrin. SCA for 4-hydroxybrassicin was not significant. Differences between reciprocal crosses were not significant, either. Heterosis effects were calculated for pedigrees of individual parents and for hybrids as compared with parent means. Highly significant heterosis effects in  $F_1$  generation lost their significance in  $F_2$  generation. Heterosis effects for individual hybrids were directed to higher or lower values in respect to parent means, but average effect of heterosis was directed to higher value.

## Wstęp

---

Jednym z aktualnych zadań zarówno badawczych, jak i hodowlanych jest dostosowanie jakości odmian rzepaku ozimego dla różnych celów użytkowych. Wycofanie z żywienia zwierząt mączek odpadowych i znaczne ograniczenie produkcji mączek rybnych spowodowało wzrost zapotrzebowania na poekstrakcyjną śrutę sojową i rzepakową (Pastuszewska, Raj 2003). W tej sytuacji dalsze obniżanie zawartości glukozynolanów w nasionach rzepaku ozimego jest wciąż pożądane tak w hodowli odmian populacyjnych, jak i mieszańcowych (Bartkowiak-Broda 1998; Kudła 1997; Friedt 1999; Raney i in. 2003; Hill i in. 2003). Badania żywieniowe wykazały bowiem, że dla polepszenia wartości biologicznej i zwiększenia konkurencyjności śruty rzepakowej w stosunku do śruty sojowej celowe i konieczne jest kontynuowanie prac w kierunku obniżania zawartości tych związków (Rakowska i in. 1981; Fenwick, Heaney 1983; Rakowska, Ochodzki 1995; Frankiewicz i in. 1995; Shone i in. 2003; Wang Y. i in. 2003).

Dla hodowli rzepaku duże znaczenie ma poznanie i zbadanie zdolności kombinacyjnych: ogólnej i specyficznej oraz wyjaśnienie jaką rolę odgrywa heterozja u mieszańców w pokoleniach  $F_1$  i  $F_2$  pod względem zawartości glukozynolanów.

Dotychczas przeprowadzono badania nad zdolnością kombinacyjną rzepaku ozimego dotyczącą plonu nasion, w których uwzględniono również zawartość glukozynolanów w nasionach. Badania te przeprowadzono wykorzystując mieszańce międzyrodowe uzyskane w wyniku krzyżowań w układzie czynnikowym i diallelicznym (Krzymański i in. 1983, 1992, 1993, 1994, 1995), mieszańce międzyliniowe form niskoglukozynolanowych otrzymane w wyniku krzyżowań w układzie diallelicznym (Krzymański i in. 1998) oraz pomiędzy liniami wsobnymi o bardzo niskiej zawartości glukozynolanów (poniżej  $5 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ ) i odmianami (Piętka i in. 2003). Efekty heterozji i zdolności kombinacyjnych ze szczególnym uwzględnieniem bardzo niskiej zawartości glukozynolanów badano w krzyżowaniach: międzyrodowych (Krzymański i in. 1994) w pokoleniach  $F_1$  i  $F_2$ , a w pokoleniu  $F_1$  (Krzymański i in. 1995) badano współzależność plonu i zawartości glukozynolanów pod względem zdolności kombinacyjnych i heterozji.

Przedstawione w tej pracy wyniki dotyczą badań wykonanych w układzie diallelicznym pomiędzy liniami podwojonych haploidów o większym zróżnico-

waniu zawartości glukozynolanów (tab. 1). Umożliwi to wykonanie bardziej precyzyjnej analizy genetycznej dla zawartości poszczególnych glukozynolanów.

Zastosowanie diallelicznej analizy wariancji (tab. 3) umożliwi oszacowanie ogólnej i specyficznej zdolności kombinacyjnej, obliczenie efektów krzyżowań odwrotnych i efektów heterozji.

Tabela 1

Charakterystyka linii rodzicielskich DH — zawartość glukozynolanów w nasionach  
*Characteristics of parental DH lines — glucosinolate content in seeds*

Linia DH <i>DH lines</i>	Glukozynolany — <i>Glucosinolates</i> [ $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ ]				
	glukonapina <i>gluconapin</i>	progoitryna <i>progoitrin</i>	4-hydroksy- brassicyna <i>4-hydroxy- brassicin</i>	suma glukozyno- lanów alkenowych <i>total of alkenyl glucosinolate</i>	suma glukozynolanów <i>total of glucosinolate</i>
H1-112	0,5	0,6	3,4	1,2	4,6
H5-771	0,3	0,4	3,7	0,8	4,4
H5-925	0,3	0,4	3,8	0,8	4,5
W-86	1,2	3,3	0,7	4,8	5,4
174-26	14,7	24,5	3,1	40,5	43,7
174-99	12,2	26,7	5,5	41,6	47,1

## Material i metody

Do badań użyto sześć linii podwojonych haploidów (linie DH), zróżnicowanych pod względem zawartości glukozynolanów. Cztery linie charakteryzowały się niską zawartością sumy glukozynolanów w zakresie od 4,4 do 5,4  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ , w tym glukozynolanów alkenowych od 0,8 do 4,8  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ , natomiast dwie linie zawierały 43,7 i 47,1  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  sumy glukozynolanów, w tym glukozynolanów alkenowych 40,5 i 41,6  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  (tab. 1). Krzyżowania tych linii wykonano w układzie diallelicznym kompletnym. Jesienią 2002/2003 roku uzyskane mieszańce pokolenia  $F_1$  obejmujące 30 kombinacji krzyżówkowych wraz z liniami rodzicielskimi wysiano w doświadczeniu polowym. Doświadczenie założono w układzie bloków kompletnie zrandomizowanych, w czterech powtórzeniach, na poletkach o powierzchni 1,6  $\text{m}^2$ . W celu otrzymania nasion pokolenia  $F_2$  na każdym poletku pokolenia  $F_1$  zaizolowano pojedyncze rośliny. Jesienią 2003/2004 wysiano doświadczenie z pokoleniem  $F_2$  w dwóch powtórzeniach na poletkach o powierzchni 12  $\text{m}^2$ . Analizy zawartości i składu glukozynolanów wykonano metodą chromatografii gazowej sililowych pochodnych desulfoglukozynolanów za pomocą aparatu firmy Perkin Elmer wyposażonego w kolumnę kapilarną (Michalski i in. 1995).

Obliczenia ogólnej i specyficznej zdolności kombinacyjnej wykonano według Griffinga (1956), a heterozję obliczono dla potomstwa linii względem rodzica i mieszańca względem średniej z rodziców.

Tabela 2

Średnia zawartość glukozynolanów w nasionach z roślin mieszańców rzepaku ozimego pokoleń  $F_1$  i  $F_2$  — *Average glucosinolate content in seeds from plants of winter oilseed +rape hybrids obtained in diallel crossing  $F_1$  and  $F_2$  generation*

Lp.	Mieszańiec <i>Hybrid</i>	Glukonapina <i>Gluconapin</i>		Progoitryna <i>Progoitrin</i>		4-hydroksybrassicyna <i>4-hydroxybrassicin</i>	
		$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$
1	H1-112	2,4	2,3	1,9	3,7	3,1	3,5
2	H1-112 × H5-771	2,0	2,3	1,6	1,7	3,3	3,6
3	H1-112 × H5-925	1,6	1,9	1,6	3,1	3,3	3,5
4	H1-112 × W-86	2,9	2,1	3,8	3,7	3,4	2,7
5	H1-112 × 174-26	8,8	5,7	10,0	9,4	4,0	3,8
6	H1-112 × 174-99	15,7	10,3	19,6	16,0	2,9	3,7
7	H5-771	1,0	1,0	1,2	1,7	3,6	3,5
8	H5-771 × H1-112	2,0	1,6	1,7	3,1	3,7	4,1
9	H5-771 × H5-925	1,3	1,3	1,5	2,2	3,7	3,7
10	H5-771 × W-86	2,6	1,8	3,9	3,6	3,3	2,9
11	H5-771 × 174-26	7,1	4,7	7,6	7,6	4,3	4,6
12	H5-771 × 174-99	10,6	6,1	12,3	8,9	4,2	4,1
13	H5-925	1,3	1,4	1,5	2,2	3,5	3,5
14	H5-925 × H1-112	2,1	1,7	2,0	2,6	3,8	3,9
15	H5-925 × H5-771	1,5	1,8	1,7	3,7	3,8	4,2
16	H5-925 × W-86	1,9	1,6	2,9	3,0	2,9	2,9
17	H5-925 × 174-26	8,9	4,9	15,1	9,5	4,2	3,7
18	H5-925 × 174-99	10,3	6,1	11,9	10,8	3,7	3,7
19	W-86	3,1	2,7	5,0	5,5	0,6	3,0
20	W-86 × H1-112	2,3	2,0	3,1	3,5	2,7	3,1
21	W-86 × H5-771	2,9	1,3	4,0	2,3	3,0	3,7
22	W-86 × H5-925	2,3	2,0	3,3	3,2	2,3	2,5
23	W-86 × 174-26	10,3	5,8	12,2	8,4	3,3	2,7
24	W-86 × 174-99	9,6	5,7	13,4	10,9	3,3	2,9
25	174-26	11,2	10,9	19,0	22,9	4,4	4,0
26	174-26 × H1-112	7,6	4,5	7,0	7,8	3,8	3,7
27	174-26 × H5-771	8,0	5,2	8,1	7,7	3,8	3,9
28	174-26 × H5-925	8,3	5,7	11,1	9,4	4,3	4,4
29	174-26 × W-86	9,5	8,2	12,9	15,5	4,0	3,4
30	174-26 × 174-99	18,5	13,1	23,9	22,5	5,1	4,1
31	174-99	11,9	10,5	20,4	22,9	4,0	3,9
32	174-99 × H1-112	14,4	9,3	16,7	14,6	3,5	3,9
33	174-99 × H5-771	5,9	3,5	8,0	7,5	4,5	4,0
34	174-99 × H5-925	10,8	6,3	12,5	9,7	4,2	3,7
35	174-99 × W-86	9,2	5,3	13,7	10,9	3,7	3,0
36	174-99 × 174-26	17,0	14,3	23,8	27,1	4,2	5,0
	$F_{obl.}$	30,92***	15,24***	27,89***	20,78***	4,22***	2,22*

Tabela 3

Analiza wariancji dla mieszańców pokoleń  $F_1$  i  $F_2$  — typ diallelu: I wg Griffinga  
*Analysis of variance for hybrids of  $F_1$  and  $F_2$  generations — diallel model: I according to Griffing*

Źródło zmienności <i>Source of variation</i>	$F_1$					$F_2$						
	stopnie swobody <i>degrees freedom</i>	suma kwadratow <i>sum square</i>	średni kwadrat <i>mean square</i>	statystyka F <i>statistic F</i>	stopnie swobody <i>degrees freedom</i>	suma kwadratow <i>sum square</i>	średni kwadrat <i>mean square</i>	statystyka F <i>statistic F</i>	stopnie swobody <i>degrees freedom</i>	suma kwadratow <i>sum square</i>	średni kwadrat <i>mean square</i>	statystyka F <i>statistic F</i>
<b>Glukonapina — Gluconapin</b>												
Blok — Block	3	7,54	2,51		1	1,23	1,23		1	1,23	1,23	
Mieszańce — Hybrids	35	3493,11	99,80	30,92****	35	897,23	25,64	15,24****	35	897,23	25,64	15,24****
OZK — GCA	5	3020,38	604,08	187,15****	5	788,82	157,76	93,77****	5	788,82	157,76	93,77****
SZK — SCA	15	410,63	27,38	8,48****	15	89,29	5,95	3,54**	15	89,29	5,95	3,54**
Efekt odwrotny — Reciprocal effect	15	62,10	4,14	1,28	15	19,12	1,27	0,76	15	19,12	1,27	0,76
Błąd — Error	105	338,92	3,23		35	58,88	1,68		35	58,88	1,68	
Razem — Total	143	3839,58			71	957,34			71	957,34		
<b>Progoitryna — Progoitrin</b>												
Blok — Block	3	12,23	4,08		1	0,05	0,05		1	0,05	0,05	
Mieszańce — Hybrids	35	6701,00	191,46	27,89****	35	3219,95	92,00	20,78****	35	3219,95	92,00	20,78****
OZK — GCA	5	6123,01	1224,60	178,41****	5	2870,24	574,05	129,65****	5	2870,24	574,05	129,65****
SZK — SCA	15	470,79	31,39	4,57****	15	263,74	17,58	3,97****	15	263,74	17,58	3,97****
Efekt odwrotny — Reciprocal effect	15	107,20	7,15	1,04	15	85,97	5,73	1,29	15	85,97	5,73	1,29
Błąd — Error	105	720,72	6,86		35	154,97	4,43		35	154,97	4,43	
Razem — Total	143	7433,95			71	3374,96			71	3374,96		
<b>4-hydroksybrassicyna — 4-hydroxybrassicin</b>												
Blok — Block	3	2,72	0,91		1	10,89	10,89		1	10,89	10,89	
Mieszańce — Hybrids	35	79,74	2,28	4,22****	35	21,60	0,62	2,22*	35	21,60	0,62	2,22*
OZK — GCA	5	56,56	11,31	20,97****	5	14,21	2,84	10,24****	5	14,21	2,84	10,24****
SZK — SCA	15	16,17	1,08	2,00*	15	3,39	0,23	0,81	15	3,39	0,23	0,81
Efekt odwrotny — Reciprocal effect	15	7,00	0,47	0,87	15	4,01	0,27	0,96	15	4,01	0,27	0,96
Błąd — Error	105	56,65	0,54		35	9,71	0,28		35	9,71	0,28	
Razem — Total	143	139,11			71	42,20			71	42,20		

## Omówienie i dyskusja wyników

Badania wykonano dla trzech glukozynolanów rzepaku: dwóch alkenowych — glukonapiny i progoitryny oraz 4-hydroksybrassicyny — głównego glukozynolanu indolowego. Uzyskane mieszańce były wysoce istotnie zróżnicowane pod względem zawartości tych glukozynolanów zarówno w pokoleniu  $F_1$ , jak i  $F_2$  (tab. 2). Przeprowadzona analiza wariancji (tab. 3) wykazała także istotność różnic mieszańców pod względem efektów ogólnej zdolności kombinacyjnej (OZK) i specyficznej zdolności kombinacyjnej (SZK). Nie wykazano istotności efektów odwrotnych dla ocenianych glukozynolanów. Na podstawie obliczeń statystycznych wykazano, że użyte do krzyżowań linie DH są wysoce istotnie zróżnicowane na poziomie  $\alpha = 0,001$  pod względem wartości OZK dla badanych glukozynolanów: glukonapiny i progoitryny (tab. 4). Zróżnicowanie linii obserwowano w obydwu badanych pokoleniach:  $F_1$  i  $F_2$ .

Tabela 4

Ocena ogólnej zdolności kombinacyjnej pod względem zawartości glukozynolanów w nasionach na podstawie mieszańców pokoleń  $F_1$  i  $F_2$  — *Estimation of GCA in respect of glucosinolate content in seeds for hybrids of  $F_1$  and  $F_2$  generations*

Lp.	Linia Line	Glukonapina Gluconapin		Progoitryna Progoitrin		4-hydroksybrassicyna 4-hydroxybrassicin	
		$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$
1	H1-112	-1,50***	-1,02***	-2,98***	-2,49***	-0,20*	-0,04
2	H5-771	-3,02***	-2,22***	-4,47***	-4,27***	0,13	0,19
3	H5-925	-2,55***	-1,85***	-3,34***	-3,45***	0,00	-0,02
4	W-86	-1,89***	-1,44***	-1,96***	-2,24***	-0,83***	-0,64***
5	174-26	3,68***	2,96***	5,25***	5,64***	0,55***	0,31**
6	174-99	5,29***	3,56***	7,49***	6,81***	0,35***	0,20
F <sub>obl.</sub>		187,15	93,77	178,41	129,65	20,97	10,24

Na podstawie uzyskanych wyników zaobserwowano, że linie niskoglukozynolanowe zarówno w mieszańcach  $F_1$ , jak i  $F_2$  w sposób wysoce istotny wpływały na obniżenie zawartości glukonapiny i progoitryny, a linie wysokoglukozynolanowe również w sposób wysoce istotny podwyższały zawartość tych związków. Natomiast wartość OZK badanych linii pod względem zawartości 4-hydroksybrassicyny była zróżnicowana. Stwierdzono wysoce istotną OZK dla trzech linii DH: W-86, 174-26 i 174-99. Linia W-86 w sposób istotny wpływała na obniżenie zawartości 4-hydroksybrassicyny, a obie linie wysokoglukozynolanowe istotnie podwyższały zawartość tego glukozynolanu, przy czym OZK linii 174-99 straciła istotność w pokoleniu  $F_2$  mieszańców. Tak wysokie istotności wartości OZK i wysoka istotność różnic efektów OZK pomiędzy pokoleniami  $F_1$  i  $F_2$

badanych linii wskazują na addytywne działanie genów determinujących zawartość badanych glukozynolanów. Potwierdzeniem uzyskanych wyników są wysokie współczynniki korelacji OZK dla zawartości glukozynolanów pomiędzy pokoleniami (tab. 9). Wysokie istotności wartości OZK dla badanych glukozynolanów stwierdzono w uprzednio prowadzonych badaniach dla tych cech również w mieszańcach międzyrodowych i międzyliniowych (Bartkowiak-Broda i in. 1983; Krzymański i in. 1983, 1993, 1994, 1995) oraz w liniowo-odmianowych (Piętka i in. 2001) uzyskanych poprzez krzyżowanie w układzie diallelicznym. W tabeli 5 zestawiono wyniki obliczeń SZK dla poszczególnych mieszańców w pokoleniach  $F_1$  i  $F_2$  pod względem zawartości glukonapiny, progoitryny i 4-hydroksybrassicyny.

Tabela 5  
Ocena specyficznej zdolności kombinacyjnej pod względem zawartości glukozynolanów w nasionach na podstawie mieszańców pokoleń  $F_1$  i  $F_2$  — *Estimation of SCA in respect of glucosinolate content in seeds for hybrids of  $F_1$  and  $F_2$  generations*

Lp.	Mieszaniec <i>Hybrid</i>	Glukonapina <i>Gluconapin</i>		Progoitryna <i>Progoitrin</i>		4-hydroksybrassicyna <i>4-hydroxybrassicin</i>	
		$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$
1	H1-112 × H1-112	-1,44	-0,49	-1,02	0,13	-0,06	-0,02
2	H1-112 × H5-771	-0,32	0,33	0,25	0,61	-0,02	0,07
3	H1-112 × H5-925	-0,93	-0,19	-0,77	0,24	0,14	0,11
4	H1-112 × W-86	-0,89	-0,38	-0,52	-0,25	0,51*	-0,02
5	H1-112 × 174-26	-0,82	-1,70**	-2,66**	-3,13**	-0,05	-0,15
6	H1-112 × 174-99	4,40***	2,43***	4,72***	2,40*	-0,52*	0,02
7	H5-771 × H5-771	0,22	0,60	1,23	1,64	-0,25	-0,49
8	H5-771 × H5-925	0,11	0,78	0,57	2,07*	0,01	0,15
9	H5-771 × W-86	0,82	0,35	1,51	0,86	0,23	0,12
10	H5-771 × 174-26	0,04	-0,65	-1,80*	-2,27*	-0,22	0,12
11	H5-771 × 174-99	-0,87	-1,40*	-1,76*	-2,91**	0,25	0,03
12	H5-925 × H5-925	-0,48	0,21	-0,74	0,54	-0,10	-0,06
13	H5-925 × W-86	-0,31	0,23	-0,52	0,21	-0,16	-0,24
14	H5-925 × 174-26	0,65	-0,68	2,31**	-1,35	0,09	0,15
15	H5-925 × 174-99	0,96	-0,35	-0,85	-1,71	0,02	-0,11
16	W-86 × W-86	0,02	0,69	0,02	1,43	-1,29***	0,64*
17	W-86 × 174-26	1,25*	0,59	0,37	-0,01	0,33	-0,25
18	W-86 × 174-99	-0,89	-1,48*	-0,86	-2,25*	0,39	-0,26
19	174-26 × 174-26	-3,00***	0,14	-0,43	3,01*	-0,33	-0,28
20	174-26 × 174-99	1,89***	2,30***	2,20**	3,74***	0,18	0,41
21	174-99 × 174-99	-5,49***	-1,50	-3,45**	0,73	-0,31	-0,10
	$F_{obl.}$	8,48	3,54	4,57	3,97	2,00	0,81

Dla zawartości glukonapiny istotne na poziomie  $\alpha = 0,001$  i  $\alpha = 0,05$  efekty kombinacyjne stwierdzono dla pięciu kombinacji w pokoleniu  $F_1$ . Dla dwóch kombinacji krzyżówkowych były to efekty wysoce istotne dodatnie i jednej istotne dodatnie oraz dla dwóch kombinacji wysoce istotne ujemne. Dwie kombinacje zachowały SZK w sposób istotny także w pokoleniu  $F_2$ . Dla zawartości progoitryny stwierdzono wysoce istotne i istotne specyficzne efekty kombinacyjne siedmiu mieszańców w pokoleniu  $F_1$  i ośmiu wysoce istotne i istotne w pokoleniu  $F_2$ . Pięć mieszańców o istotnej SZK w pokoleniu  $F_1$  zachowało tę zdolność w pokoleniu  $F_2$  zmniejszając (3) lub zwiększając istotność (2) dodatnio lub ujemnie. Tylko trzy mieszańce  $F_1$  wykazały istotną SZK pod względem zawartości 4-hydroksybrassicyny: dwa na poziomie  $\alpha = 0,001$  i jeden na poziomie  $\alpha = 0,05$  w pokoleniu  $F_1$ , natomiast w pokoleniu  $F_2$  efekty te stały się nieistotne w dwóch przypadkach.

Większość efektów SZK malała w pokoleniu  $F_2$  mieszańców. Stwierdzenie wysokiej istotności efektów SZK mieszańców dla zawartości glukonapiny i progoitryny wskazuje również na nieaddytywne działanie genów warunkujących te cechy, natomiast dla zawartości 4-hydroksybrassicyny nie stwierdzono tego działania. Otrzymane wyniki potwierdzają wyliczone współczynniki korelacji dla SZK pomiędzy pokoleniami (tab. 9). Podobne wyniki uzyskano w krzyżowaniach międzyrodowych (Krzymański i in. 1994) oraz liniowo-odmianowych (Piętka i in. 2001). Przedstawione w tabeli 6 efekty krzyżowań odwrotnych w niewielu przypadkach są istotne: dla zawartości glukonapiny w jednej kombinacji wystąpił efekt wysoce istotny ujemny w pokoleniu  $F_1$ , natomiast efekt ten był istotny tylko na poziomie  $\alpha = 0,05$  w pokoleniu  $F_2$ . U dwu mieszańców  $F_1$  wystąpił istotny efekt odwrotnych krzyżowań dla zawartości progoitryny, ale był nieistotny w pokoleniu  $F_2$ . Dla zawartości 4-hydroksybrassicyny nie stwierdzono istotnych efektów krzyżowań odwrotnych zarówno w pokoleniu  $F_1$ , jak również w pokoleniu  $F_2$ , podobnie jak dla efektów SZK dla tej cechy (tab. 3). Świadczy to o nieaddytywnym działaniu genów kontrolujących te cechy.

W tabeli 7 zestawiono efekty heterozji mieszańców  $F_1$  i  $F_2$  z poszczególnych linii względem linii rodzicielskiej dla badanych glukozynolanów. Dla zawartości glukonapiny kombinacje trzech linii wykazały wysoce istotne statystycznie efekty heterozji w pokoleniu  $F_1$  mieszańców. W pokoleniu  $F_2$  efekty te były nieistotne. Potomstwo pięciu linii wykazało w pokoleniu  $F_1$  wysoce istotne efekty heterozji pod względem zawartości progoitryny, natomiast w pokoleniu  $F_2$  efekty te były istotne tylko dla kombinacji potomstwa dwóch linii oraz dla potomstwa jednej linii. Pod względem zawartości 4-hydroksybrassicyny potomstwo tylko jednej linii w pokoleniu  $F_1$  wykazało wysoce istotny statystycznie dodatni efekt heterozji, w pokoleniu  $F_2$  był on nieistotny. Wysoce istotne lub istotne efekty heterozji obserwowane w pokoleniu  $F_1$  zmniejszały się o połowę lub więcej w pokoleniu  $F_2$ . Wśród linii niskoglukozynolanowych linia H5-925 zachowała słabą istotność w pokoleniu  $F_2$  mieszańców pod względem zawartości glukonapiny i progoitryny. Linie wysoko-



Tabela 6

Ocena efektów odwrotnych pod względem zawartości glukozynolanów w nasionach na podstawie mieszańców pokoleń  $F_1$  i  $F_2$  — *Estimation of reciprocal effects in respect of glucosinolate content in seeds for hybrids of  $F_1$  and  $F_2$  generations*

Lp.	Mieszaniec <i>Hybrid</i>	Glukonapina <i>Gluconapin</i>		Progoitryna <i>Progoitrin</i>		4-hydroksybrassicyna <i>4-hydroxybrassicin</i>	
		$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$
1	H5-771 × H1-112	-0,03	-0,38	0,06	0,70	0,23	0,23
2	H5-925 × H1-112	0,26	-0,13	0,21	-0,25	0,23	0,20
3	H5-925 × H5-771	0,06	0,25	0,10	0,75	0,03	0,28
4	W-86 × H1-112	-0,31	-0,05	-0,36	-0,13	-0,34	0,20
5	W-86 × H5-771	0,18	-0,28	0,05	-0,65	-0,16	0,38
6	W-86 × H5-925	0,18	0,18	0,20	0,08	-0,26	-0,20
7	174-26 × H1-112	-0,60	-0,63	-1,46	-0,83	-0,09	-0,08
8	174-26 × H5-771	0,41	0,28	0,23	0,05	-0,23	-0,38
9	174-26 × H5-925	-0,30	0,38	-1,98*	-0,05	0,05	0,35
10	174-26 × W-86	-0,38	1,20	0,36	3,55**	0,33	0,38
11	174-99 × H1-112	-0,63	-0,50	-1,45	-0,73	0,29	0,13
12	174-99 × H5-771	-2,39***	-1,33*	-2,18*	-0,73	0,13	-0,08
13	174-99 × H5-925	0,28	0,10	0,28	-0,55	0,23	0,03
14	174-99 × W-86	-0,20	-0,18	0,19	-0,03	0,19	0,05
15	174-99 × 174-26	-0,75	0,60	-0,04	2,30*	-0,46	0,43
F <sub>obl.</sub>		1,28	0,76	1,04	1,29	0,87	0,90

glukozynolanowe zachowały wysoce istotne ujemne efekty heterozji dla zawartości progoitryny zarówno w pokoleniu  $F_1$  jak i w pokoleniu  $F_2$ , przy znacznie niższej ich wartości. Dla zawartości glukonapiny efekty heterozji wzrosły z nieistotnych w pokoleniu  $F_1$  do wysoce istotnych ujemnych dla linii 174-26 w pokoleniu  $F_2$  i istotnych ujemnych dla linii 174-99. Wyniki obliczeń efektu heterozji w stosunku do średniej rodziców zestawiono w tabeli 8 dla pokoleń  $F_1$  i  $F_2$ . Najwięcej istotnych statystycznie efektów zaobserwowano dla zawartości glukonapiny: w pokoleniu  $F_1$  sześć wysoce istotnych ( $\alpha = 0,001$ ), dwie wysoce istotne ( $\alpha = 0,01$ ) i dwie istotne ( $\alpha = 0,05$ ). Wszystkie zaobserwowane efekty były dodatnie. W pokoleniu  $F_2$  tylko w dwóch kombinacjach były wysoce istotne dodatnie i dwa istotne dodatnie, a ich wartości bezwzględne znacznie zmniejszyły się. Dla zawartości progoitryny w pokoleniu  $F_1$  stwierdzono tylko dwie kombinacje wykazujące wysoce istotny efekt heterozji ( $\alpha = 0,001$ ), jedną na poziomie  $\alpha = 0,01$  w pokoleniu  $F_1$  także dodatnią oraz trzy kombinacje istotne. W pokoleniu  $F_2$  dla dwóch kombinacji stwierdzono wysoce istotny efekt heterozji, a dla pięciu kombinacji istotny. W sześciu przypadkach na siedem ich wartości były ujemne. Dla zawartości

4-hydroksybrassicyny stwierdzono efekty heterozji dla sześciu kombinacji krzyżowań w pokoleniu  $F_1$ , które zanikły w pokoleniu  $F_2$ . Podobnie jak efekty heterozji potomstwa linii względem rodzica, również heterozja mieszańca względem średniej z rodziców wyraźnie obniżyła się w pokoleniu  $F_2$  mieszańców. Zjawisko to tłumaczy się zanikaniem efektów heterozji w stosunku do pokolenia  $F_1$  i wyraźniejszego ujawnienia się addytywnego działania genów w pokoleniu  $F_2$ .

Tabela 7

Ocena efektów heterozji potomstwa względem linii rodzicielskiej dla zawartości glukozynolanów w nasionach z roślin pokoleń  $F_1$  i  $F_2$  — *Estimation of heterosis effects for progeny in relation to parent line for glucosinolate content in seeds of  $F_1$  and  $F_2$  generations*

Lp.	Linia Line	Glukonapina Gluconapin		Progoitryna Progoitrin		4-hydroksybrassicyna 4-hydroxybrassicin	
		$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$
1	H1-112	3,53***	1,82	4,79***	2,84	0,31	0,08
2	H5-771	3,36***	1,94	3,89**	3,16	0,14	0,36
3	H5-925	3,63***	1,97*	4,90***	3,49*	0,13	0,10
4	W-86	2,25*	0,90	2,32	0,98	2,55***	0,01
5	174-26	-0,81	-3,73***	-5,79***	-10,39***	-0,26	-0,04
6	174-99	0,25	-2,47*	-4,85***	-9,05***	-0,05	-0,12
F <sub>obl.</sub>		3,53***	1,82	4,79***	2,84	0,31	0,08

Tabela 8

Heterozja zawartości glukozynolanów w nasionach mieszańców diallelicznych w stosunku do średniej rodziców dla mieszańców pokoleń  $F_1$  i  $F_2$  — *Heterosis of glucosinolate content in seeds of hybrids  $F_1$  and  $F_2$  generations as compared to parent means*

Lp.	Mieszaniec Hybrid	Glukonapina Gluconapin		Progoitryna Progoitrin		4-hydroksybrassicyna 4-hydroxybrassicin	
		$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$	$F_1$	$F_2$
1	H1-112 × H5-771	0,31	0,65	0,08	-0,98	-0,09	0,10
2	H1-112 × H5-925	-0,24	0,08	-0,10	0,15	0,00	-0,05
3	H1-112 × W-86	0,14	-0,43	0,34	-0,90	1,53***	-0,53
4	H1-112 × 174-26	2,00	-0,90	-0,48	-3,88*	0,24	0,08
5	H1-112 × 174-99	8,49***	3,93**	8,40***	2,70	-0,63	-0,05
6	H5-771 × H1-112	0,26	-0,10	0,20	0,43	0,36	0,55
7	H5-771 × H5-925	0,18	0,13	0,23	0,23	0,16	0,15
8	H5-771 × W-86	0,53	-0,03	0,84	-0,03	1,16*	-0,33
9	H5-771 × 174-26	1,01	-1,30	-2,43	-4,65*	0,30	0,88
10	H5-771 × 174-99	4,15***	0,38	1,53	-3,38	0,41	0,40

ciąg dalszy tabeli 8

11	H5-925 × H1-112	0,29	-0,18	0,33	-0,35	0,45	0,35
12	H5-925 × H5-771	0,30	0,63	0,43	1,73	0,21	0,70
13	H5-925 × W-86	-0,25	-0,40	-0,36	-0,85	0,80	-0,33
14	H5-925 × 174-26	2,69*	-1,23	4,88**	-3,08	0,26	-0,03
15	H5-925 × 174-99	3,68**	0,20	0,98	-1,80	0,00	-0,05
16	W-86 × H1-112	-0,49	-0,53	-0,39	-1,15	0,85	-0,13
17	W-86 × H5-771	0,88	-0,58	0,94	-1,33	0,84	0,43
18	W-86 × H5-925	0,10	-0,05	0,04	-0,70	0,28	-0,73
19	W-86 × 174-26	3,11**	-1,03	0,21	-5,78**	0,81	-0,80
20	W-86 × 174-99	2,05	-0,90	0,66	-3,30	1,00*	-0,58
21	174-26 × H1-112	0,80	-2,15	-3,40*	-5,53**	0,06	-0,08
22	174-26 × H5-771	1,84	-0,75	-1,98	-4,55*	-0,15	0,13
23	174-26 × H5-925	2,09	-0,48	0,93	-3,18	0,36	0,68
24	174-26 × W-86	2,36*	1,38	0,94	1,33	1,46**	-0,05
25	174-26 × 174-99	6,89***	2,38*	4,18*	-0,43	0,96*	0,18
26	174-99 × H1-112	7,24***	2,93*	5,50***	1,25	-0,05	0,20
27	174-99 × H5-771	-0,63	-2,28	-2,83	-4,83*	0,66	0,25
28	174-99 × H5-925	4,23***	0,40	1,53	-2,90	0,45	0,00
29	174-99 × W-86	1,65	-1,25	1,04	-3,35	1,38**	-0,48
30	174-99 × 174-26	5,39***	3,58**	4,10*	4,18*	0,04	1,03*
Średnia — Mean		2,03	0,07	1,02	-0,65	0,43	0,06

Tabela 9

Współczynniki korelacji zdolności kombinacyjnych między pokoleniami F<sub>1</sub> i F<sub>2</sub>  
*Correlation coefficients of combining abilities between F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> generations*

Parametr — <i>Parameter</i>	Glukonapina <i>Glukonapin</i>	Progoitryna <i>Progoitrin</i>	4-hydroksybrassicyna <i>4-hydroxybrassicin</i>
Ogólna zdolność kombinacyjna <i>General combining ability</i>	0,997**	0,997**	0,993**
Specyficzna zdolność kombinacyjna <i>Specific combining ability</i>	0,682**	0,547*	-0,327
Efekty odwrotne <i>Reciprocal effects</i>	0,514*	0,423	0,104

Ujawniły się także wpływy środowiska, które przeważały nad wpływami genetycznymi. Malejące efekty heterozji w pokoleniu F<sub>2</sub> dla zawartości glukozynolanów autorzy otrzymali w uprzednio prowadzonych badaniach (Krzymański i in. 1994), jednak tak dokładne określenie efektów zdolności kombinacyjnych i heterozji było możliwe przy użyciu linii DH o zróżnicowanej zawartości tych związków.

## Wnioski

---

- Na podstawie analiz statystycznych wykonanych dla pokoleń  $F_1$  i  $F_2$  stwierdzono wysoką istotność różnic pomiędzy efektami OZK dla rodzicielskich linii DH pod względem zawartości badanych glukozyolanów. Wskazuje to na duże znaczenie addytywnego działania genów w uwarunkowaniu tych cech. Wniosek ten potwierdzają także wysokie współczynniki korelacji OZK dla zawartości glukozyolanów pomiędzy pokoleniami.
- Wszystkie niskoglukozyolanowe linie DH w sposób istotny powodowały obniżenie zawartości glukonapiny i progoitryny u mieszańców pokoleń  $F_1$  i  $F_2$ , natomiast linie DH wysokoglukozyolanowe powodowały podwyższoną zawartość tych glukozyolanów. Obie grupy linii DH różniły się niewiele pod względem zawartości 4-hydroksybrassicyny. Wykazano jednak istotny wpływ genotypu linii DH W-86 na obniżenie, a genotypu linii DH 174-26 i 174-99 na podwyższenie zawartości tego glukozyolanu.
- Wysoka istotność efektów SZK mieszańców dla zawartości glukonapiny i progoitryny wskazują również na znaczenie nieaddytywnego działania genów w kontrolowaniu tych cech. Natomiast brak efektów SZK dla zawartości 4-hydroksybrassicyny wykazuje, że nieaddytywne działanie genów ma nieistotny wpływ na tę cechę. Obserwacje te potwierdzają także współczynniki korelacji dla specyficznych zdolności kombinacyjnych pomiędzy pokoleniami.
- Efekty heterozji dla zawartości glukozyolanów w nasionach mieszańców znacznie maleją w pokoleniu  $F_2$ , co tłumaczy się zanikaniem dominującego działania genów i ustaleniem ogólnej zdolności kombinacyjnej linii używanych do krzyżowań z równoczesnym spadkiem specyficznej zdolności kombinacyjnej. Wyniki uzyskane dla pokolenia  $F_2$  są bardziej przydatne w hodowli rodowodowej, natomiast wyniki dla pokolenia  $F_1$  są bardziej istotne dla hodowli odmian mieszańcowych.
- Efekty heterozji dla zawartości glukozyolanów u poszczególnych mieszańców różniły się nie tylko wartością, ale także kierunkiem działania. Średni efekt heterozji dla wszystkich mieszańców miał wartość dodatnią, z wyjątkiem mieszańców pokolenia  $F_2$  dla zawartości progoitryny.

## Literatura

---

- Bartkowiak-Broda I., Krzymański J., Ogródowczyk M. 1983. Inheritance of glucosinolate content and composition in seeds of winter rape (*Brassica napus* L.). Proc. 6th Intern. Rapeseed Conference, 17-19 May, Paris, France, Vol. 1: 305-310.
- Bartkowiak-Broda I. 1998. Odmiany mieszańcowe rzepaku – osiągnięcia i perspektywy. Rośliny Oleiste – Oilseed Crops, XIX (2): 359-370.
- Fenwick G.A., Heaney R.K. 1983. Glucosinolates and their breakdown products in cruciferous crops, foods and feedingstuffs. Food Chemistry, 11: 249-271.
- Frankiewicz A., Potkański A., Warych H., Kliber A., Szkudelski T. 1995. Wpływ poziomu glukozynolanów w wyłokach rzepakowych na wyniki produkcyjne u młodych świń. Rośliny Oleiste – Oilseed Crops, XVI (2): 375-381.
- Friedt W. 1999. Breeding of rapeseed (*Brassica napus* L.) for modified seed quality – Synergy of conventional and modern approaches. Proc. 10th Intern. Rapeseed Congress, 26-29.09.1999, Canberra, Australia. CD-ROM.
- Griffing B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci., 9: 463-492.
- Hill J., Jornskaard B., Rahman M.H., Peivu Li, Sorensen H., Sorensen J.Ch. 2003. Breeding for reduced glucosinolate content in oilseed rape. Proc. 11th Intern. Rapeseed Congress, 6-10.07.2003, Copenhagen, 1: 263-265.
- Krzymański J., Bulińska M., Korytowska W., Piętka T. 1983. Odziedziczalność i heterozja niektórych cech u rzepaku ozimego dwuzerowego. Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych, 290: 141-158.
- Krzymański J., Piętka T., Krótka K. 1992. Zdolność kombinacyjna i heterozja mieszańców między czołowymi poznańskimi rodami rzepaku ozimego podwójnie ulepszanego. Zeszyty Problemowe Rośliny Oleiste, XIV (1): 37-46.
- Krzymański J., Piętka T., Krótka K. 1993. Zdolność kombinacyjna i heterozja mieszańców diallelicznych rzepaku ozimego podwójnie ulepszanego. I. Pokolenie F<sub>1</sub>. Postępy Nauk Rolniczych, 5: 41-52.
- Krzymański J., Piętka T., Krótka K. 1994. Zdolność kombinacyjna i heterozja mieszańców diallelicznych rzepaku ozimego podwójnie ulepszanego. II. Pokolenie F<sub>1</sub> i F<sub>2</sub>. Rośliny Oleiste – Oilseed Crops, XV (1): 21-32.
- Krzymański J., Piętka T., Krótka K., Michalski K. 1995. Zawartość glukozynolanów u mieszańców F<sub>1</sub> polskiego rzepaku ozimego podwójnie ulepszanego. Rośliny Oleiste – Oilseed Crops, XVI (1): 13-24.
- Krzymański J., Piętka T., Krótka K., Michalski K. 1998. Współzależność między plonem nasion a zawartością glukonolanów u pokolenia F<sub>1</sub> mieszańców rzepaku ozimego podwójnie ulepszanego (*Brassica napus* L.). Rośliny Oleiste – Oilseed Crops, XIX (2): 389-398.
- Krzymański J., Piętka T., Michalski K., Krótka K. 1999. Study of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) very low in aliphatic glucosinolate content. Bulletin GCIRC, 16: 64-71.
- Kudła M. 1997. Zagadnienie glukozynolanów w hodowli jakościowej rzepaku (*Brassica napus* L.). Rośliny Oleiste – Oilseed Crops, XVIII (1): 119-134.
- Michalski K., Kołodziej K., Krzymański J. 1995. Quantitative analysis of glucosinolates in seeds of oilseed rape. Effect of sample preparation on analysis results. Proc. 9th Intern. Rapeseed Congress, 4-7.07.1995, Cambridge, UK, 3: 911-913.

- Pastuszevska B., Raj S. 2003. Śruta rzepakowa jako pasza białkowa i energetyczna – ograniczenia i perspektywy. *Rośliny Oleiste – Oilseed Crops*, XXIV (2): 525-536.
- Piętka T., Krótka K., Krzymański J. 2001. Badania nad zdolnością kombinacyjną w odniesieniu do zawartości glukozynolanów w pokoleniach F<sub>1</sub> i F<sub>2</sub> mieszańców liniowo-odmianowych rzepaku ozimego (*Brassica napus* L). *Rośliny Oleiste – Oilseed Crops*, XXII (2): 303-314.
- Piętka T., Krótka K., Krzymański J. 2003. Ogólna zdolność kombinacyjna i odziedziczalność zawartości glukozynolanów w nasionach rzepaku ozimego. *Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin*, 226/227 (2): 405-414.
- Rakowska M., Ochodzki P. 1995. Chemiczna i żywieniowa ocena śrut rzepakowych otrzymanych różnymi metodami. *Rośliny Oleiste – Oilseed Crops*, XVI (2): 345-350.
- Rakowska M., Twarkowska J., Szkiłłądź W., Neumann M., Krzymański J. 1981. Porównanie współczynników wydajności wzrostowej białka (PER) śruty z nowych form hodowlanych rzepaku ozimego o obniżonej zawartości glukozynolanów. *Hodowla Roślin, Aklimatyzacja i Nasienictwo*, 25, 3/4: 163-181.
- Raney J.Ph., Olsson T.V., Rakow G., Ripley Van L. 2003. Selection of near zero aliphatic glucosinolate *Brassica juncea* from an interspecific with *Brassica napus*. Proc. 11th Intern. Rapeseed Congress, 6-10.07.2003, Copenhagen, 1: 284-286.
- Schone F., Leiterer M., Hartung H. 2003. Rapeseed feeds, glucosinolates and iodine in pigs. Proc. 11th Intern. Rapeseed Congress, 6-10.07.2003, Copenhagen, 4: 1228-1230.
- Wang Y., Campbell L. D., Slonimski B.A., Crow G. 2003. Response to diet glucosinolate in the laying hen. Proc. 11th Intern. Rapeseed Congress, 6-10.07.2003, Copenhagen, 4: 1247-1249.