

Laurencja Szala¹, Teresa Cegielska-Taras¹, Zygmunt Kaczmarek², Elżbieta Adamska²

¹ Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin – Państwowy Instytut Badawczy, Oddział w Poznaniu

² Instytut Genetyki Roślin Polskiej Akademii Nauk

Autor korespondencyjny – L. Szala, e-mail: lszala@nico.ihar.poznan.pl

DOI: 10.5604/12338273.1101232

Zmienność wybranych cech ilościowych w populacjach linii DH rzepaku ozimego otrzymanych z mieszańców F_1 z krzyżowania odwrotnego

Variability of some quantitative traits in DH line populations
of winter oilseed rape obtained from F_1 hybrids of reciprocal crosses

Słowa kluczowe: krzyżowanie odwrotne, linia DH, rzepak ozimy, wielowymiarowa analiza statystyczna, zmienność

Streszczenie

Celem pracy było oszacowanie zróżnicowania linii podwojonych haploidów pod względem plonu, cech jego struktury, zawartości tłuszczu i trzech kwasów tłuszczowych, określenie współzależności między badanymi cechami i ich odziedziczalności oraz pogrupowanie badanych obiektów pod względem kilku cech łącznie.

Materiał badawczy stanowiły dwie populacje podwojonych haploidów uzyskane z mieszańców pokolenia F_1 powstałych z krzyżowania odwrotnego pomiędzy odmianą Californium i linią DH W-15. Dwuletnie doświadczenia polowe, obejmujące 38 linii DH i formy rodzicielskie, założono w układzie bloków losowanych kompletnych w trzech powtórzeniach.

W celu określenia wielocechowych różnic między genotypami przeprowadzono wielozmienne analizy wariancji. Jako miarę wielocechowego podobieństwa linii DH z formami rodzicielskimi przyjęto odległości Mahalanobisa. Na ich podstawie wykreślono dla obu zespołów cech dendrogramy podobieństwa genotypów stosując hierarchiczną analizę skupień.

Największą zmienność w badanych populacjach zaobserwowano dla liczby łuszczyn na roślinie, a najmniejszą dla zawartości tłuszczu i kwasu oleinowego. Natomiast porównując współczynniki zmienności dla form rodzicielskich stwierdzono, że najbardziej zmienną cechą była liczba rozgałęzień, a najbardziej stałą — zawartość tłuszczu. Plon nasion w największym stopniu zależał od liczby łuszczyn na roślinie. Był także dodatnio skorelowany z zawartością kwasu oleinowego i ujemnie z zawartością kwasu linolenowego. Odziedziczalność w szerokim sensie wahała się od 0,32 dla liczby rozgałęzień do 0,94 dla zawartości tłuszczu. Wielowymiarowa ocena podwojonych haploidów i form rodzicielskich wykazała ich wysokie zróżnicowanie w każdym zespole cech, chociaż nie umożliwiła wydzielenia grupy genotypów o najwyższej wartości agronomicznej.

Key words: DH line, multivariate statistical analysis, reciprocal crosses, variability, winter oilseed rape

Abstract

The aim of this study was to estimate the diversity of doubled haploid in terms of yield, yield structure, fat and three fatty acids content, to determine a correlation between the studied traits and their heritability and make a cluster of the studied objects in terms of several features together.

Two doubled haploid populations derived from F_1 hybrids resulting from reciprocal crosses between var. Californium and DH W-15 as well as parental forms were studied. Two-year field experiments involving 38 DH lines and parental forms, were conducted in a randomized complete block with three replications.

In order to determine the multidimensional differences between genotypes, a multivariate analyses of variance were conducted. As a measure of multidimensional similarity between DH lines and parental forms Mahalanobis distances were used. On the basis of Mahalanobis distances, the dendrograms of similarities between genotypes for two sets of traits were created using hierarchical clustering method.

In the studied populations the greatest variability has been observed for the number of pods per plant, and the lowest for the fat and oleic acid content. Comparing the coefficients of variation for parental forms, the most variable feature was the number of branches, and the most stable was the fat content. Seed yield was positively correlated with the number of branches and number of pods per plant and negatively with thousand seed weight. Unfavorable relationship was revealed between the yield of seeds and oleic acid content ($r = 0.30^{**}$) and lowered content of linolenic acid. Heritability in the broad sense varied from of 0.32 for the number of branches to 0.94 for fat content. Multidimensional analysis of doubled haploid lines and their parental forms showed their high diversity of each group of traits, although did not permit to separate a group of genotypes with the best agronomic value.

Wstęp

Wytwarzanie nowych źródeł zmienności genetycznej jest podstawowym warunkiem rozwoju hodowli rzepaku ozimego (*Brassica napus* L.), będącego klasycznym przykładem gatunku o bardzo zawężonej puli genowej. Geograficzne ograniczenie zasięgu uprawy i intensywne prace hodowlane w ostatnich kilku dekadach doprowadziły do zawężenia genetycznej bazy współczesnych materiałów hodowlanych. Wszystkie nowe, podwójnie ulepszone odmiany charakteryzujące się niską zawartością glukozyolanów i bezerukowym olejem wywodzą te cechy jakości tylko z dwu źródeł genetycznych. Niska zawartość glukozyolanów pochodzi z polskiej odmiany rzepaku jarego Bronowski, a olej pozbawiony kwasu erukowego — z linii odkrytych w Kanadzie w pastewnej odmianie rzepaku jarego Liho (Stefanssen i in. 1961), wyselekcjonowanej z polskich odmian miejscowych rzepaku jarego (Krzymański 2000). Wysokie wymagania stawiane hodowcom, związane ze specyficznym składem kwasów tłuszczowych w oleju i wysoką produktywnością, prowadzą do dalszego ograniczania zmienności genetycznej tego gatunku.

W hodowli nowych odmian szczególną wagę przywiązuje się do doboru komponentów rodzicielskich do krzyżowań. Krzyżując formy rodzicielskie odległe genetycznie, ale posiadające wysoką wartość hodowlaną dla ważnych cech produk-

tywności, można znacząco zwiększyć efektywność otrzymywania wartościowych mieszańców F_1 lub populacji potomstwa (Mądry i in. 2004). W programach hodowlanych rzepaku szeroko wykorzystuje się osiągnięcia współczesnej biotechnologii, w tym metodę otrzymywania podwojonych haploidów (DH) przy wykorzystaniu procesu androgenezy. Korzyści płynące z zastosowania linii DH to przede wszystkim przyspieszenie procesu hodowli poprzez skrócenie czasu uzyskiwania homozygotycznych linii w porównaniu do chowu wsobnego i zwiększenie efektywności selekcji we wczesnych pokoleniach. Populacje linii DH wykazują podobny zakres zmienności fenotypowej jak populacje diploidów uzyskiwanych metodami klasycznymi, są jednak znacznie mniej zróżnicowane pod względem genotypowym, gdyż nie zawierają heterozygot. Łatwiej jest więc znaleźć interesujący genotyp w populacjach linii DH niż w populacjach segregujących, bo częstotliwość jego występowania wśród podwojonych haploidów jest większa. Dotyczy to cech warunkowanych addytywnie, a zwłaszcza pozostających pod kontrolą genów recesywnych. Zmienność fenotypowa organizmów wyrażona za pomocą obserwacji (pomiarów biometrycznych i wyników analiz biochemicznych) jest wypadkową czynników genetycznych i środowiskowych. Uwarunkowania genetyczne linii DH są natomiast stałe, nie ulegają zmianie w kolejnych pokoleniach, a więc stosunkowo szybko można ocenić genetyczną wartość danej linii i modyfikujący wpływ środowiska na badaną cechę.

Celem badań było oszacowanie zróżnicowania dwóch populacji podwojonych haploidów pod względem plonu, cech jego struktury, zawartości tłuszczu i trzech kwasów tłuszczowych (oleinowego, linolowego i linolenowego), określenie współzależności między badanymi cechami i ich odziedziczalności oraz porównanie badanych obiektów pod względem kilku cech łącznie.

Material i metody

Materiał do badań stanowiły dwie populacje podwojonych haploidów uzyskane z mieszańców pokolenia F_1 powstałych z krzyżowania odwrotnego pomiędzy odmianą Californium i wywodzącą się z odmiany Wotan linią DH W-15 oraz formy rodzicielskie. Populacja, oznaczona jako CW, składała się z 22 linii DH, losowo wybranych z populacji 116 linii DH, wyprowadzonych z mieszańca: odm. Californium \times DH W-15. Populacja o symbolu WC liczyła 16 linii, losowo wybranych z populacji 94 linii DH, wyprowadzonych z mieszańca: DH W-15 \times odm. Californium.

Doświadczenia polowe, obejmujące 38 linii DH i formy rodzicielskie, założono w układzie bloków losowanych kompletnych w trzech powtórzeniach i prowadzono w sezonach 2008/2009 i 2009/2010 w Cerekwicy koło Poznania. Obserwacjom i ocenie poddano plon nasion i cechy jego struktury: liczbę rozga-

łęzień, liczbę łuszczyń na roślinie, liczbę nasion w łuszczyńce i masę tysiąca nasion oraz zawartość tłuszczu i trzech kwasów tłuszczowych w oleju nasion: oleinowego ($C_{18:1}$), linolowego ($C_{18:2}$) i linolenowego ($C_{18:3}$).

W trakcie wegetacji, po zakończeniu fazy kwitnienia, z każdego poletka pobrano po pięć roślin, aby policzyć średnią dla liczby rozgałęzień i średnią dla liczby łuszczyń na roślinie dla każdego obiektu. Liczbę nasion w łuszczyńce obliczono na podstawie 20 łuszczyń pobranych losowo ze środkowej części głównych pędów. Natomiast po zbiorach określono masę tysiąca nasion każdego obiektu jako średnią z trzech niezależnie ważonych prób.

Zawartość tłuszczu w nasionach nieizolowanych oznaczono metodą pulsacyjnego magnetycznego rezonansu jądrowego NMR na aparacie MOA 7005 Oxford Instruments. Skład kwasów tłuszczowych oznaczono metodą chromatografii gazowej na chromatografie Agilent Technologies 6890N w nasionach izolowanych, stosując metodykę opracowaną przez Byczyńską i Krzymańskiego (1969).

Analizę doświadczeń rozpoczęto od wyznaczenia dla populacji linii DH i form rodzicielskich podstawowych charakterystyk statystycznych w obrębie poszczególnych cech. Przeprowadzona następnie dwuczynnikowa analiza wariancji (Caliński i Kaczmarek 1973) dla każdej cechy umożliwiła zweryfikowanie hipotez o braku różnic między genotypami (linie DH) i środowiskami (lata) oraz hipotezy o braku współdziałania genotypy \times środowiska.

Ocena powiązań i współzależności analizowanych cech między sobą dokonana została w oparciu o współczynniki korelacji dla odpowiednich par zmiennych (cech ilościowych), wyznaczone na podstawie wartości średnich genotypów dla obu lat łącznie.

Odziedziczalność w szerokim sensie obliczono na podstawie wzoru zaproponowanego przez Nyquista (1991) i Falconera i Mackay'a (1996).

W celu określenia wielocechowych różnic między genotypami przeprowadzono wielozmienne analizy wariancji niezależnie dla dwóch zespołów cech plonu i jego struktury oraz zawartości tłuszczu i trzech kwasów tłuszczowych. Jako miarę wielocechowego (fenotypowego) podobieństwa linii DH i form rodzicielskich, przyjęto odległości Mahalanobisa. Na ich podstawie wykreślono dla obu zespołów cech dendrogramy podobieństwa genotypów, stosując metodę Warda opartą na statystycznym kryterium minimalizacji sumy kwadratów odchyleń wewnątrz grup.

Wyniki

Analiza statystyczna populacji CW i WC, wykonana na podstawie dwóch doświadczeń prowadzonych w latach 2008/09 i 2009/10, wykazała duże zróżnicowanie linii DH pod względem wartości analizowanych cech. Charakterystyki

statystyczne obu populacji, odmiany Californium i linii DH W-15 przedstawiono w tabelach 1 i 2. Zakres zmienności linii DH przekraczał zakres zmienności komponentów rodzicielskich we wszystkich badanych cechach w obu latach. Największe różnice w wartościach średnich poszczególnych populacji między latami zaobserwowano dla liczby łuszczyń na roślinie i plonu nasion oraz zawartości kwasu oleinowego i linolowego. W sezonie 2008/2009 rośliny wykształciły więcej łuszczyń i odznaczały się wyższym plonem. Wyższa była też w oleju nasion zawartość kwasu linolowego, natomiast niższa kwasu oleinowego. Dla pozostałych cech średnie wartości populacji CW, WC i form rodzicielskich w obu latach były bardzo podobne.

Wyliczone odchylenia standardowe dla poszczególnych cech w sezonie 2008/2009 (tab. 1) były na ogół wyższe dla populacji linii DH niż dla form rodzicielskich. Wyjątek stanowiły: liczba rozgałęzień, masa tysiąca nasion i zawartość tłuszczu, gdzie odchylenie standardowe dla linii rodzicielskiej DH W-15 było identyczne jak dla populacji CW lub nieznacznie wyższe. Natomiast współczynniki zmienności dla wszystkich cech były wyższe dla populacji linii DH niż dla form rodzicielskich oprócz liczby rozgałęzień. W przypadku tej cechy najwyższy współczynnik zmienności odnotowano dla linii DH W-15. W sezonie 2009/2010 (tab. 2) zarówno odchylenia standardowe, jak i współczynniki zmienności rozpatrywanych cech były wyższe dla badanych populacji linii DH niż dla komponentów rodzicielskich.

Spośród cech: plonu i jego struktury największą zmienność w badanych populacjach zaobserwowano w obu doświadczeniach dla liczby łuszczyń na roślinie, a najmniejszą dla masy tysiąca nasion. Współczynniki zmienności liczby łuszczyń na roślinie wyniosły w sezonie 2008/2009 odpowiednio dla populacji CW i WC: $CV = 37,6\%$ i $32,6\%$, a w roku następnym: $CV = 24,8\%$ i $28,9\%$. Zmienność masy tysiąca nasion kształtowała się na poziomie: $CV = 10,2\%$ dla populacji CW i $7,1\%$ dla populacji WC w pierwszym roku badań i odpowiednio $CV = 8,2\%$ i $5,5\%$ w drugim roku badań. Z cech biochemicznych największą zmiennością w populacjach linii DH odznaczał się udział kwasu linolenowego w oleju: $CV = 8,1\%$ i $9,9\%$ dla populacji CW oraz $CV = 11,5\%$ i $11,9\%$ dla populacji WC, a najmniejszą udział kwasu oleinowego: $CV = 3,4\%$ i $3,3\%$ dla populacji CW oraz $CV = 3,5\%$ i $2,7\%$ dla populacji WC, odpowiednio w dwóch kolejnych latach badań (tab. 1 i 2). Natomiast porównując współczynniki zmienności dla form rodzicielskich z dwóch lat badań zauważono, że spośród cech: plonu nasion i jego struktury najbardziej zmienną cechą była liczba rozgałęzień, a najmniejszym zakresem zmienności charakteryzowała się masa tysiąca nasion. Z kolei biorąc pod uwagę cechy biochemiczne, najwyższe współczynniki zmienności uzyskano dla zawartości kwasu linolowego (w sezonie 2008/09) i linolenowego (w sezonie 2009/10), a najmniejsze dla zawartości tłuszczu (tab. 1 i 2).

Tabela 1

Charakterystyki statystyczne populacji CW i WC oraz ich form rodzicielskich dla badanych cech (2008/2009) — *Statistical characteristics of CW and WC populations and their parental forms for studied traits (2008/2009)*

Cecha <i>Trait</i>	Grupa <i>Group</i>	Minimum <i>Minimum</i>	Maksimum <i>Maximum</i>	Średnia <i>Mean</i>	Odchylenie standardowe <i>Standard deviation</i>	Współczynnik zmienności <i>Coefficient of variation [%]</i>
Plon nasion [dt·ha ⁻¹] <i>Seed yield</i>	CW	19,13	37,42	26,70	4,0	15,1
	WC	17,36	33,95	25,36	3,9	15,3
	Californium	19,75	23,08	21,30	1,7	7,9
	DH W-15	25,59	28,67	26,94	1,6	5,8
Liczba rozgałęzień <i>Number of branches</i>	CW	6,0	14,2	9,7	1,8	18,2
	WC	6,6	12,6	9,4	1,4	15,0
	Californium	9,4	11,1	10,0	0,9	9,5
	DH W-15	7,0	10,3	9,0	1,8	19,7
Liczba łuszczyń na roślinie <i>Number of pods per plant</i>	CW	98,6	535,2	261,8	98,3	37,6
	WC	132,2	419,0	235,2	76,8	32,6
	Californium	137,2	196,5	163,8	30,1	18,4
	DH W-15	197,2	243,5	222,2	23,4	10,5
Liczba nasion w łuszczyńce <i>Number of seeds per pod</i>	CW	15,2	30,6	24,8	3,7	15,0
	WC	19,7	32,3	27,5	2,8	10,2
	Californium	23,5	25,3	24,3	0,9	3,8
	DH W-15	27,2	29,0	28,3	1,0	3,4
Masa tysiąca nasion [g] <i>Thousand seed weight</i>	CW	4,0	6,2	4,9	0,3	10,2
	WC	4,3	5,7	4,9	0,1	7,1
	Californium	5,2	5,4	5,3	0,0	1,7
	DH W-15	4,4	4,4	4,4	0,4	0,9
Zawartość tłuszczu [%] <i>Fat content</i>	CW	42,7	50,5	47,4	2,0	4,1
	WC	44,9	50,3	47,4	1,3	2,7
	Californium	43,5	44,1	43,8	0,3	0,7
	DH W-15	48,4	48,9	48,6	2,0	0,5
Zawartość kwasu oleinowego [%] <i>Oleic acid content</i>	CW	58,6	67,1	63,4	2,1	3,4
	WC	59,6	68,4	63,7	2,2	3,5
	Californium	65,1	66,3	65,9	0,7	1,0
	DH W-15	65,3	66,9	65,8	0,9	1,4
Zawartość kwasu linolowego [%] <i>Linoleic acid content</i>	CW	17,0	23,2	19,8	1,6	7,9
	WC	15,7	22,6	19,4	1,6	8,0
	Californium	17,0	18,3	17,5	0,7	3,9
	DH W-15	17,8	18,8	18,4	0,6	3,0
Zawartość kwasu linolenowego [%] <i>Linolenic acid content</i>	CW	7,5	10,8	9,5	0,8	8,1
	WC	7,1	12,1	9,7	1,1	11,5
	Californium	9,2	9,5	9,3	0,2	1,9
	DH W-15	8,3	8,7	8,5	0,2	2,4

Tabela 2
 Charakterystyki statystyczne populacji CW i WC oraz ich form rodzicielskich dla badanych cech (2009/2010) — *Statistical characteristics of CW and WC populations and their parental forms for studied traits (2009/2010)*

Cecha <i>Trait</i>	Grupa <i>Group</i>	Minimum <i>Minimum</i>	Maksimum <i>Maximum</i>	Średnia <i>Mean</i>	Odchylenie standardowe <i>Standard deviation</i>	Współczynnik zmienności <i>Coefficient of variation [%]</i>
Plon nasion [dt·ha ⁻¹] <i>Seed yield</i>	CW	16,79	30,36	22,91	3,3	1,46
	WC	17,40	30,79	23,38	3,6	15,3
	Californium	18,82	21,07	20,13	1,2	5,8
	DH W-15	22,53	26,32	24,02	2,0	8,4
Liczba rozgałęzień <i>Number of branches</i>	CW	4,8	11,6	8,2	1,4	17,0
	WC	5,6	11,2	8,1	1,2	15,3
	Californium	8,4	10,5	9,4	1,1	11,2
	DH W-15	7,3	8,6	8,0	0,7	9,6
Liczba łuszczyń na roślinie <i>Number of pods per plant</i>	CW	112,8	371,4	219,4	54,5	24,8
	WC	66,0	305,2	190,4	55,1	28,9
	Californium	138,2	152,5	144,7	7,2	5,0
	DH W-15	169,2	202,8	186,0	16,8	9,0
Liczba nasion w łuszczyńce <i>Number of seeds per pod</i>	CW	20,9	29,6	25,3	2,0	8,3
	WC	20,1	31,7	27,2	2,7	9,8
	Californium	22,2	24,8	23,5	1,3	5,5
	DH W-15	23,2	26,1	24,6	1,4	5,9
Masa tysiąca nasion [g] <i>Thousand seed weight</i>	CW	4,4	6,2	5,1	0,4	8,2
	WC	4,6	5,7	5,1	0,3	5,5
	Californium	5,0	5,1	5,0	0,1	1,0
	DH W-15	5,5	5,1	5,0	0,0	0,9
Zawartość tłuszczu [%] <i>Fat content</i>	CW	41,5	52,4	47,9	2,0	4,3
	WC	44,2	50,8	47,4	1,5	3,2
	Californium	45,5	46,0	45,7	0,3	0,6
	DH W-15	48,3	48,4	48,4	0,1	0,1
Zawartość kwasu oleinowego [%] <i>Oleic acid content</i>	CW	61,9	73,0	66,6	2,2	3,3
	WC	63,1	69,4	66,5	1,8	2,7
	Californium	65,8	66,0	65,9	0,1	0,2
	DH W-15	66,8	67,8	67,4	0,5	0,8
Zawartość kwasu linolowego [%] <i>Linoleic acid content</i>	CW	13,4	21,5	17,9	1,7	9,3
	WC	15,1	20,0	17,6	1,3	7,3
	Californium	17,9	18,2	18,1	0,2	0,8
	DH W-15	17,0	17,6	17,2	0,3	1,9
Zawartość kwasu linolenowego [%] <i>Linolenic acid content</i>	CW	6,4	10,4	8,5	0,8	9,9
	WC	6,2	10,7	8,9	1,1	11,9
	Californium	8,9	9,2	9,0	0,2	1,9
	DH W-15	8,0	8,7	8,3	0,4	4,6

Średnie kwadraty zmienności z łącznej analizy wariancji dla plonu, cech jego struktury i cech biochemicznych przedstawiono w tabeli 3. Na podstawie wyników uzyskanych z dwóch lat doświadczeń wykazano istotne ($P < 0,01$) zróżnicowanie genotypów pod względem wszystkich badanych cech. Wystąpił wysoce istotny ($P < 0,01$) wpływ środowiska (lat) na kształtowanie się poziomu plonu i takich cech jego struktury: jak liczba rozgałęzień, liczba łuszczyń na roślinie i masa tysiąca nasion. Środowiska modyfikowały również udział wszystkich trzech analizowanych kwasów tłuszczowych, natomiast nie różnicowały zawartości tłuszczu. Warunki środowiskowe w większym stopniu niż genotypy wpływały na takie cechy jak: plon nasion, liczba rozgałęzień, liczba łuszczyń na roślinie, masa tysiąca nasion i udział trzech nienasyconych kwasów tłuszczowych. Stwierdzono również istotną interakcję pomiędzy latami a liniami DH dla wszystkich analizowanych cech oprócz liczby rozgałęzień i zawartości kwasu linolenowego.

Współzależność między badanymi cechami opisano współczynnikami korelacji (tab. 4). Plon nasion był dodatnio skorelowany z liczbą rozgałęzień ($r = 0,25^{**}$)

Tabela 3
Średnie kwadraty z łącznej analizy wariancji dla badanych cech (2008/09 i 2009/10)
Mean squares from combined analysis of variance for studied traits (2008/09 and 2009/10)

Cecha <i>Trait</i>	Źródło zmienności — <i>Source of variation</i>			
	lata <i>years</i>	genotypy <i>genotypes</i>	lata × genotypy <i>years × genotypes</i>	błąd <i>error</i>
Liczba stopni swobody <i>Degrees of freedom</i>	1	39	39	160
Plon nasion — <i>Seed yield</i>	555,31**	40,12**	21,08**	18,32
Liczba rozgałęzień <i>Number of branches</i>	117,32**	3,68**	2,50	1,72
Liczba łuszczyń na roślinie <i>Number of pods per plant</i>	108928,20**	10717,92**	5723,18**	4266,84
Liczba nasion w łuszczyńce <i>Number of seeds per pod</i>	0,10	34,23**	8,97**	2,41
Masa tysiąca nasion <i>Thousand seed weight</i>	1,85**	0,85**	0,10*	0,02
Zawartość tłuszczu — <i>Fat content</i>	1,80	16,32**	0,92*	0,57
Zawartość kwasu oleinowego <i>Oleic acid content</i>	513,04**	16,06**	3,60*	1,63
Zawartość kwasu linolowego <i>Linoleic acid content</i>	184,45**	8,74**	2,12*	0,844
Zawartość kwasu linolenowego <i>Linolenic acid content</i>	51,15**	3,60**	0,42	0,31

* istotne na poziomie $\alpha = 0,05$ — *significant at the level $\alpha = 0.05$*

** istotne na poziomie $\alpha = 0,01$ — *significant at the level $\alpha = 0.01$*

Tabela 4

Współczynniki korelacji dla badanych cech (2008/09 i 2009/10) — Correlation coefficients for studied traits (2008/09 and 2009/10)

Cecha – Trait	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. Plon nasion — Seed yield	1								
2. Liczba rozgałęzień <i>Number of branches</i>	0,25**	1							
3. Liczba łuszczyń na roślinie <i>Number of pods per plant</i>	0,40**	0,64**	1						
4. Liczba nasion w łuszczyńce <i>Number of seeds per pod</i>	0,15	-0,08	-0,04	1					
5. Masa tysięcy nasion <i>Weight of 1000 seeds</i>	-0,23*	-0,39**	-0,38**	-0,37**	1				
6. Zawartość tłuszczu <i>Fat content</i>	0,22	0,05	0,27*	-0,06	0,00	1			
7. Zawartość kwasu oleinowego <i>Oleic acid content</i>	-0,30**	-0,38**	-0,21	0,05	0,19	0,11	1		
8. Zawartość kwasu linolowego <i>Linoleic acid content</i>	0,22	0,35**	0,21	0,10	-0,37**	0,02	-0,82**	1	
9. Zawartość kwasu linolenowego <i>Linolenic acid content</i>	0,31**	0,22	0,19	-0,04	0,05	0,10	-0,72**	0,37**	1

* istotne na poziomie $\alpha = 0,05$ — significant at the level $\alpha = 0,05$

** istotne na poziomie $\alpha = 0,01$ — significant at the level $\alpha = 0,01$

i liczbą łuszczyń na roślinie ($r = 0,40^{**}$), natomiast masa tysiąca nasion skorelowana była ujemnie z plonem ($r = -0,23^*$) i pozostałymi cechami plonotwórczymi. Zależność między tymi cechami, chociaż istotna statystycznie, nie była zbyt silna, o czym świadczą niewysokie współczynniki korelacji. Najsilniejszy związek zaobserwowano między zawartością kwasu oleinowego a zawartościami pozostałych dwóch badanych kwasów, przy czym zawartość kwasu oleinowego była ujemnie skorelowana z zawartością kwasu linolowego ($r = -0,82^{**}$) i linolenowego ($r = -0,72^{**}$). Wzajemna relacja między tymi ostatnimi kwasami była znacznie słabsza i skorelowana dodatnio ($r = 0,37^{**}$). Nie stwierdzono istotnych korelacji pomiędzy zawartością tłuszczu w nasionach a pozostałymi badanymi cechami, oprócz liczby łuszczyń na roślinie, ale wydaje się, że jest to zależność pozorna. Niekorzystną zależność odnotowano między plonem nasion a zawartością kwasu oleinowego ($r = -0,30^{**}$) i linolenowego ($r = 0,31^{**}$), co sugeruje, że linie wysokooleinowe i niskolinolenowe mogą odznaczać się niższym plonowaniem.

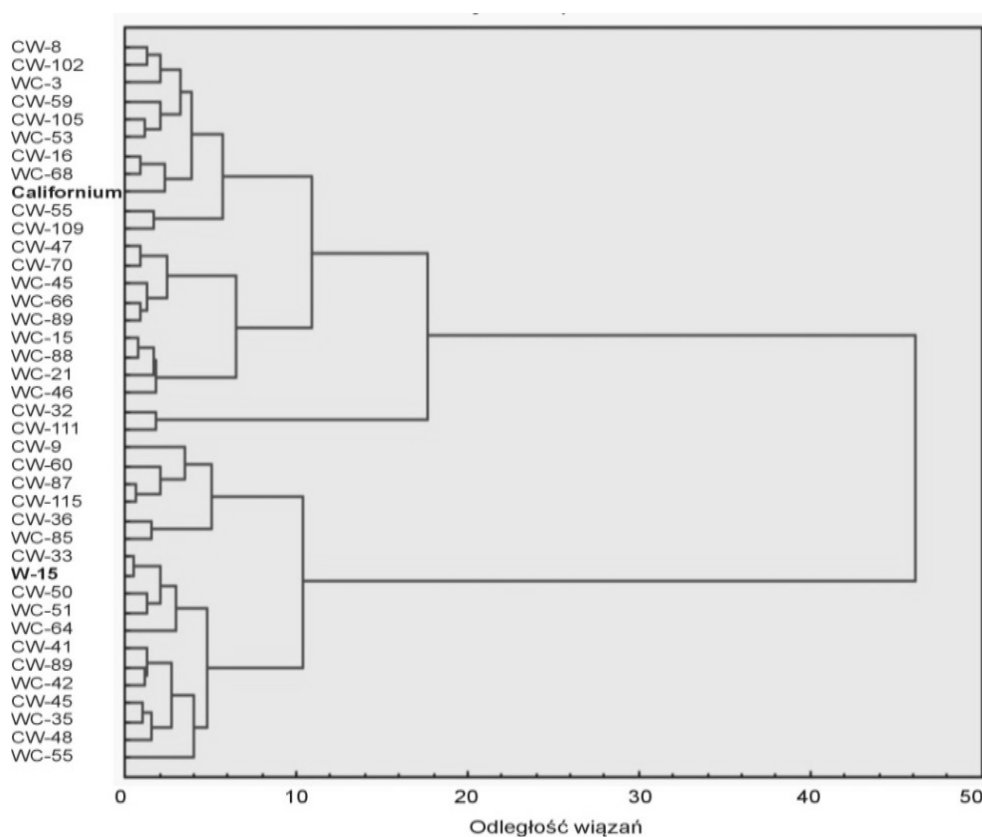
Dla badanych cech obliczono współczynniki odziedziczalności w szerokim sensie (tab. 5). Wśród cech struktury plonu najwyższą odziedziczalnością charakteryzowała się masa tysiąca nasion ($h^2 = 0,88$) oraz liczba nasion w łuszczyńce ($h^2 = 0,74$). Współczynniki dla plonu i liczby łuszczyń na roślinie były przeciętne i dla obu cech wyniosły 0,47. Wysoką odziedziczalność wykazano dla cech biochemicznych, a zwłaszcza dla zawartości tłuszczu – 0,94 i udziału kwasu linolenowego – 0,88. Powyższe wyniki wskazują więc, że potencjał genetyczny badanych linii DH może zapewnić postęp w hodowli rzepaku ukierunkowanej na takie cechy struktury plonu, jak masa tysiąca nasion i liczba nasion w łuszczyńce oraz postęp w hodowli ukierunkowanej na poprawę jakości nasion, a zwłaszcza zwiększenie zawartości tłuszczu w nasionach.

Tabela 5

Współczynniki odziedziczalności w szerokim sensie badanych cech (2008/09 i 2009/10)
Broad sense heritability coefficients of studied traits (2008/09 and 2009/10)

Cecha — Trait	Współczynnik odziedziczalności <i>Heritability coefficient</i>
Plon nasion — <i>Seed yield</i>	0,47
Liczba rozgałęzień — <i>Number of branches</i>	0,32
Liczba łuszczyń na roślinie — <i>Number of pods per plant</i>	0,47
Liczba nasion w łuszczyńce — <i>Number of seeds per pod</i>	0,74
Masa tysiąca nasion — <i>Thousand seed weight</i>	0,88
Zawartość tłuszczu — <i>Fat content</i>	0,94
Zawartość kwasu oleinowego — <i>Oleic acid content</i>	0,78
Zawartość kwasu linolowego — <i>Linoleic acid content</i>	0,76
Zawartość kwasu linolenowego — <i>Linolenic acid content</i>	0,88

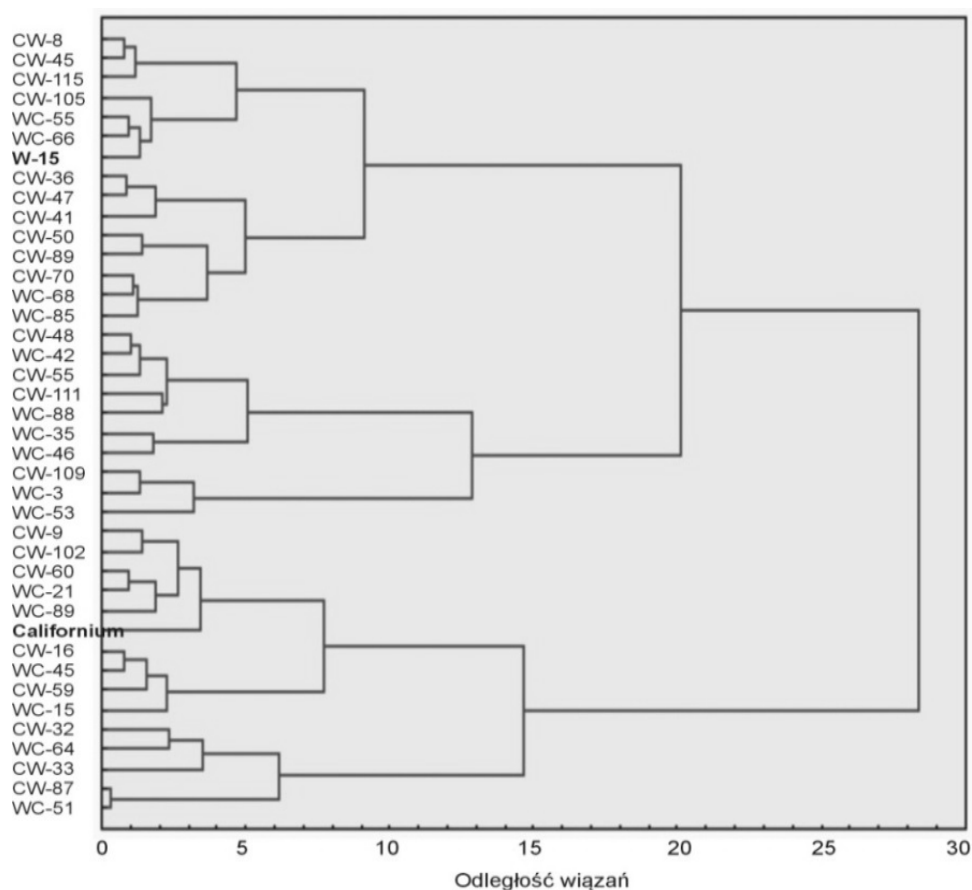
Zastosowanie hierarchicznej analizy skupień metodą Warda pozwoliło podzielić badane obiekty na grupy linii najbardziej do siebie podobnych (jednorodnych) pod względem plonu i cech plonotwórczych jednocześnie. Na podstawie uzyskanych wyników wyrysowano dendrogram (rys. 1), na którym można było wyróżnić 3 zasadnicze grupy. W pierwszej grupie, liczącej 20 obiektów, znalazły się między innymi linie o najwyższej liczbie rozgałęzień (> 10) i odmiana Californium. Druga grupa składała się tylko z dwóch linii: CW-32 i CW-111, odznaczających się najwyższą masą tysiąca nasion. Natomiast w grupie trzeciej znalazło się 18 linii DH, w tym linie o najniższej liczbie rozgałęzień (< 8) i linia rodzicielska DH W-15.



Rys. 1. Dendrogram podobieństwa linii CW, WC i form rodzicielskich pod względem plonu i cech jego struktury łącznie — *Dendrogram of similarities between CW and WC lines and parental forms in respect of yield and its structure jointly*

Badane linie pogrupowano również pod względem zespołu cech związanych z zawartością tłuszczu i wybranych kwasów tłuszczowych za pomocą analizy skupień. Wyodrębniono trzy grupy genotypów, a formy rodzicielskie, podobnie jak

w poprzednim przypadku, znalazły się w grupach skrajnych (rys. 2). W pierwszej grupie, liczącej 15 genotypów, obok wysokotłuszczowej linii rodzicielskiej DH W-15 (48,5%) pojawiły się linie z populacji CW (CW-8, CW-45, CW-115, CW-36, CW-47, CW-41) charakteryzujące się również wysokim zaolejeniem (48,9–49,4%). Grupa druga składała się z 10 linii o wysokiej zawartości kwasu linolenowego (9,4–10,9%), z których trzy: CW-109, WC-3 i WC-53 utworzyły podgrupę o najwyższej, spośród badanych obiektów, zawartości tłuszczu (49,4–50,5%). W 15-obiektowej grupie trzeciej dominowały linie o niskiej dla tych populacji zawartości kwasu linolenowego (< 9,0%), z wyjątkiem odmiany Californium (9,1%), linii CW-32 (9,6%) i WC-64 (9,2%).



Rys. 2. Dendrogram podobieństwa linii CW, WC i form rodzicielskich pod względem zawartości tłuszczu i trzech kwasów tłuszczowych łącznie — *Dendrogram of similarities between CW and WC lines and parental forms in respect to content of fat and three fatty acids jointly*

Dyskusja

Otrzymane populacje linii DH charakteryzowały się znacznym zakresem zmienności, wykraczającym poza zakres zmienności form rodzicielskich, o czym świadczy pojawienie się licznych i zróżnicowanych rekombinantów. Wyliczone współczynniki zmienności dla badanych cech dla populacji podwojonych haploidów uwzględniały ogólną zmienność, zarówno dziedziczną, w tym wypadku rekombinacyjną, jak i niedziedziczną, natomiast współczynniki zmienności grup rodzicielskich były wyznacznikiem zmienności niedziedzicznej. Przypadki gdy współczynniki zmienności populacji linii DH wysoce przewyższają współczynniki zmienności form rodzicielskich dla danej cechy oznaczają, że w populacjach pojawiła się znacząca zmienność genetyczna.

W przeprowadzonej analizie cech struktury plonu największą zmienność w badanych populacjach zaobserwowano dla liczby łuszczyń na roślinie, mniejszą dla liczby rozgałęzień i liczby nasion w łuszczyńce, a najmniejszą dla masy tysiąca nasion. Jednak w przypadku dwóch pierwszych cech stosunkowo wysoka zmienność dotyczyła także stabilnych genetycznie form rodzicielskich. Można więc przypuszczać, że została wywołana silnym wpływem środowiska. Według wielu autorów liczba łuszczyń na roślinie najbardziej podlega modyfikującym wpływom warunków środowiska, ale jednocześnie w największym stopniu decyduje o plonie nasion (Jasińska i in. 1997, Wójtowicz i Muśnicki 2001, Wójtowicz 2005, Wielebski 2006). Bardzo silną zależność między wysokością plonu nasion a liczbą łuszczyń na roślinie wykazali Marjanović-Jeromela i in. (2007), Miri (2007), Ahmadi i Bahrani (2009), Ahmadi (2010), Sadat i in. (2010) oraz Rameeh (2011). W prezentowanych badaniach korelacja między tymi cechami, choć istotna, była jednak niska. Niewysoką wartość współczynnika korelacji między plonem a liczbą łuszczyń na roślinie u rzepaku otrzymali na podstawie swych wyników także Özer i Oral (1999), a Marinković i in. (2003) oraz Ghodrati i in. (2011) zaobserwowali nawet zależność ujemną. O wysokim wpływie warunków środowiska na kształtowanie się liczby łuszczyń na roślinie świadczy znaczny udział komponentu zmienności interakcyjnej genotyp \times środowisko w obserwowanej zmienności fenotypowej oraz niskie wartości współczynników odziedziczalności otrzymane na podstawie przeprowadzonych doświadczeń. Podobne rezultaty odziedziczalności przedstawili w swych pracach Ali i in. (2002, 2003) oraz Marinković i in. (2003), natomiast Aytaç i Kinaci (2009), Sadat i in. (2010) Zare i Sharafzadeh (2012) stwierdzili, że liczba łuszczyń na roślinie jest cechą wysoce odziedziczalną.

Najmniej zmienną cechą wśród komponentów plonotwórczych była masa tysiąca nasion, a uzyskana zmienność została wywołana prawie wyłącznie przez czynniki genetyczne. Wskazywały na to minimalne wartości współczynników zmienności dla obu form rodzicielskich, a także wysokie wartości współczynnika odziedziczalności w szerokim sensie. O wysokiej stałości tej cechy wspominali w swych doniesie-

niach Wójtowicz i Muśnicki (2001b), Wójtowicz (2005), Wielebski (2006), Aytac i Kinaci (2009) czy Sadat i in. (2010). Chociaż masa tysiąca nasion okazała się cechą najbardziej powtarzalną spośród komponentów plonotwórczych, wpływała ujemnie na wysokość plonu. Była także ujemnie skorelowana z pozostałymi składowymi plonu. Ogranicza to jej przydatność jako miarodajnego kryterium selekcji pod względem wysokości plonowania, wbrew sugestiom Engqvist i Beckera (1993), którzy uważali masę tysiąca nasion za dobry czynnik selekcyjny. Jednakże również oni, podobnie jak Miri (2007), Başalma (2008), Azadgoleh i in. (2009), Rameeh (2011) nie uzyskali w swych badaniach istotnej dodatniej korelacji masy tysiąca nasion z plonem. Z drugiej strony jest wielu autorów (Özer i Oral 1999, Wielebski 2005, Marjanović-Jeromela 2007, Ahmadi i Bahrani 2009), którzy taką współzależność w swych pracach wykazali. Interesujące wyniki otrzymali Sadat i in. (2010) obserwując genetyczną zmienność, odziedziczalność i współzależność między plonem i jego komponentami na podstawie trzech odmian rzepaku i ich potomstwa w kolejnych dwóch generacjach, uzyskując w pokoleniu F_2 istotną dodatnią korelację między plonem a masą tysiąca nasion, a w pokoleniu F_3 nieistotną, ale wyraźnie ujemną zależność.

Liczba nasion w łuszczyńce uważana jest przez wielu autorów za najmniej zmienny komponent plonu (Wójtowicz i Muśnicki 2001, Wójtowicz 2005, Öztürk 2010, Zare i Sharafzadeh 2012). Z drugiej strony liczne są doniesienia o dużej zmienności i niskiej odziedziczalności tej cechy (Ali i in. 2002, 2003; Sadat i in. 2010). Jak piszą Chen i in. (2011) na rozwój łuszczyń, a tym samym na liczbę nasion i ich ciężar, wpływa wiele abiotycznych czynników takich jak temperatura, światło czy dostępność składników odżywczych. O wysokim oddziaływaniu warunków środowiska na te cechy wspominają także Radoyev i in. (2008) czy Shi i in. (2009). Przeprowadzone doświadczenia wykazały, że liczba nasion w łuszczyńce ulegała pewnemu wpływowi środowiska, na co wskazują współczynniki zmienności dla form rodzicielskich. Jednak wysokie wartości współczynników zmienności dla populacji CW i WC oraz wysoki poziom odziedziczalności informują o istniejącej zmienności genetycznej w obrębie tej cechy wśród uzyskanych linii DH. Natomiast jako cecha plonotwórcza liczba nasion w łuszczyńce nie miała istotnego udziału w tworzeniu plonu. Wpływ tego elementu na wysokość plonu był różny w różnych doświadczeniach i wahał się od wysokiego (Ali i in. 2002, Azadgoleh i in. 2009) do zupełnego braku (Özer 1999, Başalma 2008, Zang 2011).

Liczba rozgałęzień okazała się cechą wysoko zmienną. Współczynniki zmienności dla linii DH były niewiele wyższe, a w jednym przypadku nawet niższe niż dla komponentów rodzicielskich. Współczynnik odziedziczalności również był bardzo niski. Z tych powodów liczba rozgałęzień może być oceniana jako mało przydatny parametr w prognozowaniu plonu, o czym na podstawie swych obserwacji donosiło wcześniej wielu autorów, m.in. Ali i in. (2003), Başalma (2008), Ahmadi (2010), Rameeh (2011), wskazując na niską odziedziczalność i brak korelacji z plonem. Z drugiej strony, Aytac i Kinaci 2009 czy Sadat i in. (2010) otrzymali wyniki przeciwne.

W wielu przypadkach odziedziczalność i korelacje są zależne od środowiska i analizowanego materiału, stąd niejednoznaczne wyniki u badaczy. Jednakże korelacje są interesujące dla hodowców, gdyż cecha, która jest skorelowana z głównym celem hodowlanym może być użyta do pośredniej selekcji. W przedstawionych wynikach żadna z cech struktury plonu nie spełniała warunków miarodajnego kryterium, w oparciu o które można przeprowadzić efektywną selekcję pod względem wysokości plonowania. Dodatkowo współzależności, jakie wystąpiły między plonem a liczbą łuszczyń na roślinie i liczbą rozgałęzień, choć były wysoce istotne, to niezbyt silne.

Plon nasion jest najbardziej złożoną z analizowanych cech. Zależy od uwarunkowanego genetycznie potencjału plonotwórczego danej linii lub odmiany oraz od jej reakcji na warunki środowiskowe i stanowi wypadkową wzajemnych zależności pomiędzy poszczególnymi elementami plonotwórczymi. Chociaż zmienność obu populacji linii DH pod względem wysokości plonu nasion średnio dwukrotnie przewyższała zmienność form rodzicielskich, to niewysoki współczynnik odziedziczalności wskazywał na trudności w skutecznej selekcji wysoko plonujących genotypów.

Spośród cech biochemicznych najbardziej powtarzalną cechą okazała się zawartość tłuszczu w nasionach, na co wskazywały bardzo niskie wartości współczynników zmienności dla form rodzicielskich. Jednocześnie wystąpiła wysoka zmienność dla populacji linii DH, przekraczająca kilkukrotnie zmienność komponentów rodzicielskich. W populacjach podwojonych haploidów ujawniła się więc głównie zmienność genetyczna, czego potwierdzeniem były wysokie wartości współczynników odziedziczalności. Wysoki zakres zmienności i wysoką odziedziczalność w dwóch populacjach linii DH zaobserwowali także Delourme i in. (2006) prowadząc badania nad genetycznym uwarunkowaniem zawartości tłuszczu w rzepaku. Liczne doniesienia wskazują na addytywne działanie genów jako główny czynnik kontrolujący zawartość tłuszczu w nasionach (Grami i Stefansson 1977, Engqvist i Becker 1991, Delourme i in. 2006). Jednak Wang i in. (2010) uważają, że dziedziczenie zawartości tłuszczu w nasionach może być wyjaśnione przez bardziej złożony model, w którym istotne znaczenie odgrywają dominujące, addytywne i epistatyczne efekty genetyczne.

Zmienność zawartości nienasyconych kwasów 18-węglowych w analizowanych populacjach podwojonych haploidów była niewielka. Niemniej jednak, jak podają Piętka i in. (2003), taki stopień zróżnicowania wskazuje na możliwość selekcji w kierunku zmiany składu kwasów tłuszczowych oleju nasion. Potwierdzają to także wysokie współczynniki odziedziczalności, określające stopień genetycznego uwarunkowania badanych kwasów. Z drugiej strony, zawartość poszczególnych kwasów tłuszczowych zależała w dużej mierze od warunków środowiska, a szczególnie od przebiegu pogody, na co wskazywały komponenty wariacyjne. Warunki te najsilniej wpływały na zmiany w zawartości kwasu linolowego i lino-

lenowego, natomiast w mniejszym stopniu na zawartość kwasu oleinowego. Podobne wyniki otrzymali Bartkowiak-Broda i Krzymański (1983), Brunklaus-Jung i Röbbelen (1987), Pleines i Friedt (1988), Spasibionek i in. (1998) oraz Szała i in. (2009). Wysoką odziedziczalność zawartości kwasu oleinowego i linolenowego wykazali również Schierholt i Becker (2001) badając populacje linii DH rzepaku ozimego oraz Khan i in. (2008) badając pokolenia segregujące F_3 i F_4 . Najmniejsze zróżnicowanie wśród analizowanych linii DH wystąpiło dla zawartości kwasu oleinowego. Przeprowadzone badania wykazały istotne i bardzo silne korelacje między zawartością kwasu oleinowego a zawartością kwasu linolowego i linolenowego. Obydwa kwasy wielonienasycone były silnie ujemnie skorelowane z kwasem oleinowym. Podobne współzależności między kwasami opisali Schopfer i Brennicke (1999), Piętka i in. (2003) oraz Turhan i in. (2011) podkreślając, że wynikają one ze szlaków biosyntezy tych kwasów.

Wytworzenie genotypów z wysokim udziałem kwasu oleinowego i niskim udziałem kwasu linolenowego (typ HOLL, ang. high oleic and low linolenic) w oleju jest obecnie podstawowym celem hodowców pracujących nad poprawą właściwości oleju rzepakowego (Rakow i in. 2007, Wittkop i in. 2009, Bartkowiak-Broda 2011). Przedstawione wyniki zwracają jednak uwagę na pewne trudności, jakie mogą napotkać hodowcy chcąc uzyskać wysokoplonujące rzepaki typu HOLL. Podobnie jak w badaniach Turhana i in. (2011) pojawiła się bowiem ujemna korelacja między plonem a zawartością kwasu oleinowego i dodatnia zależność między plonem a zawartością kwasu linolenowego.

Programy hodowlane wielu gatunków roślin uprawnych zakładają równoległe doskonalenie szeregu cech, uwzględniających zarówno aspekty produktywności, jak i jakości plonu. Materiały wyjściowe są więc oceniane pod względem wielu cech już w początkowej fazie hodowli. Wielowymiarowe metody statystyczne umożliwiają dokonanie kompleksowej oceny rodów lub linii hodowlanych przy jednoczesnym uwzględnieniu wielu cech ważnych z agronomicznego punktu widzenia. Pozwalają również na wydzielenie grup genotypów podobnych wielocechowo oraz wskazanie grup z rodami lub odmianami o wysokiej wartości użytkowej. Pojawiające się niekorzystne korelacje lub ujemne korelacje między pożądanymi cechami mogą utrudniać selekcję genotypów charakteryzujących się najwyższą wartością użytkową (Gozdowski i in. 2009). W tych badaniach przeprowadzenie wielowymiarowej oceny podwojonych haploidów i ich form rodzicielskich nie umożliwiło jednoznacznie wydzielenia grupy linii o najlepszej wielocechowej charakterystyce, jednak wykazało ich wysokie zróżnicowanie zarówno pod względem plonu i jego struktury, jak i zawartości tłuszczu i trzech kwasów tłuszczowych.

Wnioski

1. Ujawniona w badanych populacjach linii DH znacząca zmienność wskazuje na możliwość selekcji wartościowych genotypów zarówno w odniesieniu do cech struktury plonu, jak i cech związanych z jakością nasion.
2. Żadna z cech struktury plonu nie spełniała warunków uniwersalnego i miarodajnego kryterium, w oparciu o które można byłoby przeprowadzić efektywną selekcję podwojonych haploidów na plon. Największy wpływ na plon nasion miała liczba łuszczyń na roślinie, cecha ta jednak najsilniej ulegała presji środowiska.
3. Ujemna korelacja między plonem nasion a zawartością kwasu oleinowego i dodatnia zależność między plonem nasion a zawartością kwasu linolenowego może być utrudnieniem w uzyskiwaniu wysokoplonujących linii rzepaku ozimego typu HOLL.
4. Wysokie wartości współczynników odziedziczalności wskazują, że potencjał genetyczny badanych linii DH może zapewnić postęp w hodowli rzepaku ukierunkowanej na zwiększenie masy tysiąca nasion, liczby nasion w łuszczyńce i zawartości tłuszczu w nasionach

Literatura

- Ahmadi M. 2010. Effect of zinc and nitrogen fertilizer rates on yield and yield components of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Am-Euras. J. Agric. & Environ. Sci.*, 7 (3): 259-264.
- Ahmadi M., Bahrani N.J. 2009. Yield and yield components of rapeseed as influenced by water stress at different growth stages and nitrogen levels. *Am-Euras. J. Agric. & Environ. Sci.*, 5 (6): 755-761.
- Ali N., Javidfar F., Attary A.A. 2002. Genetic variability, correlation and path analysis of yield and its components in winter rapeseed (*Brassica napus* L.). *Pak. J. Bot.*, 34 (2): 145-150.
- Ali N., Javidfar F., Elmira J.Y., Mirza M.Y. 2003. Relationship among yield components and selection criteria for yield improvement in winter rapeseed (*Brassica napus* L.). *Pak. J. Bot.*, 35 (2): 167-174.
- Aytaç Z., Kinaci G. 2009. Genetic variability and association studies of some quantitative characters in winter rapeseed (*Brassica napus* L.). *Afr. J. Biotechnol.*, 8 (15): 3547-3554.
- Azadgoleh E.M.A., Zamani M., Yasari E. 2009. Agronomical important traits correlation in rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes. *Res. J. Agric. & Biol. Sci.*, 5 (5): 798-802.
- Başalma D. 2008. The correlation and path analysis of yield and yield components of different winter rapeseed (*Brassica napus* ssp. *oleifera* L.) cultivars. *Res. J. Agric. & Biol. Sci.*, 4 (2): 120-125.
- Bartkowiak-Broda I. 2011. Current status and future developments in rapeseed (*Brassica napus* L.) breeding. *Advances in Research and Technology of Rapeseed Oil*, Toruń: 11-20.

- Bartkowiak-Broda I., Krzymański J. 1983. Inheritance of C-18 fatty acid composition in seed oil zeroerucic winter rape (*Brassica napus* L.). 6th Inter. Rapeseed Conference, Paris, 1: 477-479.
- Brunklaus-Jung E., Röbbelen G. 1987. Genetical and physiological investigation on mutants for polyenoic fatty acid in rapeseed (*Brassica napus* L.). Plant Breeding, 98: 9-16.
- Byczyńska B., Krzymański J. 1969. Szybki sposób otrzymywania estrów metylowych kwasów tłuszczowych do analizy metodą chromatografii gazowej. Tłuszcze Jadalne, XIII: 108-114.
- Caliński T., Kaczmarek Z. 1973. Metody kompleksowej analizy doświadczenia wielocechowego. Trzecie Colloquium Metodologiczne z Agro-Biometrii, PAN i PTB, Warszawa: 258-320.
- Chen W., Zhang Y., Yao J., Ma C., Tu J., Fu T. 2011. Quantitative trait loci mapping for two seed yield component traits in an oilseed rape (*Brassica napus*) cross. Plant Breeding, 130: 640-646.
- Delourme R., Falentin C., Huteau V., Clouet V., Horvais R., Gandon B., Specel S., Hanne-ton L., Dheu J.E., Deschaps M., Margale E., Vincourt P., Renard M. 2006. Genetic control of oil content in oilseed rape (*Brassica napus* L.). Theor. Appl. Genet., 113: 1331-1345.
- Engqvist G.M., Becker H.C. 1991. Relative importance of genetic parameters for selecting between oilseed rape crosses. Hereditas, 115: 25-30.
- Engqvist G.M., Becker H.C. 1993. Correlation studies for agronomic characters in segregating families of spring oilseed rape (*Brassica napus*). Hereditas, 118: 211-216.
- Falconer D.S., Mackay T.F.C. 1996. An introduction to quantitative genetics. Ed. 4. Longmans Green, Harlow, Essex, UK.
- Ghodrati G.R., Mahmoodinejadefzuly S.H., Gholamy A. 2011. Correlation and path coefficient analysis of seed yield components in spring canola (*Brassica napus* L.). J. Basic. Appl. Sci. Res., 1 (11): 2009-2013.
- Gozdowski D., Martyniak D., Mądry W. 2009. Wielowymiarowa ocena zróżnicowania odmian i rodów żywiczy trwałej pod względem cech użytkowych w uprawie na nasiona. Biul. IHAR, 253: 315-322.
- Grami B., Stefansson B.R. 1977. Gene action for protein and oil content in summer rape. Can. J. Plant Sci., 57: 625-631.
- Jasińska Z., Kotecki A., Kozak M. 1997. Wpływ następczy roślin strączkowych i nawożenia azotem na rozwój i plon rzepaku ozimego. Rośliny Oleiste – Oilseed Crop, XVIII (1): 187-198.
- Khan S., Farhatullah, Khalil H.I., Khan M.Y., Ali N. 2008. Genetic variability, heritability and correlation for some quality traits in $F_{3:4}$ *Brassica napus* populations. Sarhad J. Agric., 24 (2): 223-231.
- Krzymański J. 2000. Perspektywy badań nad rzepakiem i jego hodowlą. Rośliny Oleiste – Oilseed Crops, XXI (1): 7-14.
- Marinković R., Marjanović-Jeromela A., Crnobarac J., Lazarević J. 2003. Path coefficient analysis of yield components of rapeseed (*Brassica napus*). 11th Inter. Rapeseed Congress, Kopenhaga, AP5.15.
- Marjanović-Jeromela A., Marinković R., Mijić A., Jankulovska M., Zdunić Z. 2007. Interrelationship between oil yield and other quantitative traits in rapeseed (*Brassica napus* L.). Journal Central European Agriculture, 8 (2): 165-170.
- Mądry W., Krajewski P., Pluta S., Żurawicz E. 2004. Wielocechowa ocena wartości hodowlanej i zróżnicowania genetycznego odmian porzeczki czarnej (*Ribes nigrum* L.) na podstawie efektów ogólnej zdolności kombinacyjnej. Acta Sci. Pol., Hortorum Cultus, 3 (2): 93-109.
- Miri H.R. 2007. Morphophysiological basis of variation in rapeseed (*Brassica napus* L.) yield. Int. J. Agri. Biol. 9 (5): 701-706.

- Nyquist W.E. 1991. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 10: 235-322.
- Özer H., Oral E. 1999. Relationships between yield and yield components on currently improved spring rapeseed cultivars. *Tr. J. of Agriculture and Forestry*, 23: 603-607.
- Öztürk Ö. 2010. Effects of source and rate of nitrogen fertilizer on yield, yield components and quality of winter rapeseed (*Brassica napus* L.). *Chilean J. of Agric. Res.*, 70 (1): 132-141.
- Piętka T., Krótka K., Krzymański J. 2003. Możliwości modyfikowania składu kwasów tłuszczowych w nasionach rzepaku ozimego podwójnie ulepszanego poprzez selekcję w populacji linii wsobnych. *Rośliny Oleiste – Oilseed Crops*, XXIV (2): 327-341.
- Pleines S., Friedt W. 1989. Genetic control of linolenic acid concentration in seed oil of rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 78: 793-797.
- Radoyev M., Becker H.C., Ecke W. 2008. Genetic analysis of heterosis for yield and yield components in rapeseed (*Brassica napus* L.) by quantitative trait locus mapping. *Genetics*, 179: 1547-1558.
- Rakow G., Relf-Eckstein J.A., Raney J.P. 2007. Rapeseed genetic research to improve its agronomic performance and seed quality. *Helia*, 30 (46): 199-206.
- Rameeh V. 2011. Correlation and path analysis in advanced lines of rapeseed (*Brassica napus*) for yield components. *Journal of Oilseed Brassica*, 2 (2): 56-60.
- Sadat H.A., Nematzadeh G.A., Jelodar N.B., Chapi O.G. 2010. Genetic evaluation of yield and yield components at advanced generation in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Afr. J. Agric. Res.*, 5 (15): 1958-1964.
- Schierholt A., Becker C. 2001. Environmental variability and heritability of high oleic acid content in winter oilseed rape. *Plant Breeding*, 120: 63-66.
- Schopfer P., Brennicke A. 1999. *Pflanzenphysiologie*. 5. Auflage. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg: 659
- Seber G.A.F. 1984. *Multivariate observations*. Wiley, New York.
- Shi J., Li R., Qiu D., Jiang C., Long Y., Morgan C., Bancroft I., Zhao J., Meng J. 2009. Unraveling the complex trait of crop yield with quantitative trait loci mapping in *Brassica napus*. *Genetics*, 182: 851-861.
- Spasibionek S., Byczyńska B., Krzymański J. 1998. Wpływ środowiska na zmiany składu kwasów tłuszczowych w oleju mutanta 1207 rzepaku ozimego. *Rośliny Oleiste – Oilseed Crops*, XIX (2): 627-632.
- Stefanssen R.R., Hougen F.W., Downey R.K. 1961. Note on the isolation of rape plants with seed oil free from erucic acid. *Canadian Journal of Plant Science*, 41: 218-219.
- Szała L., Kaczmarek Z., Adamska E., Cegielska-Taras T. 2009. Efekty transgresji w populacjach linii DH rzepaku ozimego (*Brassica napus* L.) uzyskanych z mieszańców F₁ z krzyżowania odwrotnego odm. Californium i DH W-15. *Rośliny Oleiste – Oilseed Crops*, XXX (2): 185-196.
- Turhan H., Gül M.K., Egesel C.Ö. Kahrman F. 2011. Effect of sowing time on grain yield, oil content, and fatty acids in rapeseed (*Brassica napus* ssp. *oleifera* L.). *Turk. J. Agric. For.*, 35: 225-234.
- Wang X., Liu G., Yang Q., Hua W., Liu J., Wang H. 2010. Genetic analysis on oil content in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Euphytica*, 173: 17-24.
- Wielebski F. 2005. Udział elementów struktury plonu w kształtowaniu plonu nasion mieszańcowych odmian rzepaku ozimego. *Rośliny Oleiste – Oilseed Crops*, XXVI (1): 87-98.

- Wielebski F. 2006. Nawożenie różnych typów odmian rzepaku ozimego siarką w zróżnicowanych warunkach glebowych. I. Wpływ na plon i elementy struktury plonu nasion. *Rośliny Oleiste – Oilseed Crops*, XXVII (2): 265-282.
- Wittkop B., Snowdon R.J., Friedt W. 2009. Status and perspectives of breeding for enhanced yield and quality of oilseed crops for Europe. *Euphytica*, 170: 131-140.
- Wójtowicz M. 2005. Wpływ warunków środowiskowych na zmienność i współzależność pomiędzy plonem nasion rzepaku ozimego oraz komponentami jego struktury. *Rośliny Oleiste – Oilseed Crops*, XXVI (1): 99-110.
- Wójtowicz M., Muśnicki Cz. 2001. Zmienność i współzależność pomiędzy plonem nasion podwójnie ulepszonych odmian rzepaku ozimego a komponentami jego struktury. *Rocz. AR Pozn., CCCXXXV, Roln.* 61: 125-139.
- Zhang H., Flottmann S., Milroy P. 2011. Yield formation of canola (*Brassica napus* L.) and associated traits in the high rainfall zone. 17th Australian Research Assembly on Brassicas: 93-98.
- Zare M., Sharafzadeh S. 2012. Genetic variability of some rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivars in Southern Iran. *Afr. J. Agric. Res.*, 7 (2): 224-229.