

HALINA GÓRAL¹**MACIEJ EJSMOND**^{1,2}¹ Katedra Hodowli Roślin i Nasiennictwa, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie^{1,2} Instytut Nauk o Środowisku, Uniwersytet Jagielloński w Krakowie

Analiza zdolności kombinacyjnych i odziedziczalność cech plonotwórczych lnu oleistego (*Linum usitatissimum* L.)

Combining ability analysis and heritability of yield components in linseed (*Linum usitatissimum* L.)

Oceniono wariancję ogólnej (GCA) i swoistej (SCA) zdolności kombinacyjnej, genetyczne i środowiskowe składniki zmienności fenotypowej oraz współczynniki odziedziczalności cech plonotwórczych u lnu oleistego na podstawie mieszańców F₂ otrzymanych z krzyżowań w pełnym układzie diallelicznym kilku zróżnicowanych geograficznie odmian. Wykazano istotne zróżnicowanie GCA odmian pod względem wszystkich badanych cech, SCA dla wysokości roślin i masy 1000 nasion oraz efektów krzyżowań odwrotnych w przypadku liczby torebek z rośliny oraz masy 1000 nasion. Współczynniki odziedziczalności w wąskim sensie ocenione z analizy wariancji i regresji potomstwa względem średniej rodziców były wysokie dla wysokości roślin i mniejsze dla liczby nasion z torebki, masy 1000 nasion i plonu nasion z poletka. Zmienność liczby torebek i masy nasion z rośliny wynikała głównie ze zmienności środowiskowej. Cechy te nie były odziedziczalne. Współczynniki odziedziczalności w szerokim sensie miały podobne wartości jak współczynniki w wąskim sensie, co oznacza, że genetyczna zmienność badanych cech warunkowana jest głównie addytywnym działaniem genów i rokuje postęp selekcyjny we wczesnych pokoleniach mieszańcowych.

Słowa kluczowe: cechy plonotwórcze, len oleisty, odziedziczalność, zdolność kombinacyjna

Variance of general (GCA) and specific (SCA) combining ability, genetic and environmental components of phenotypic variation and heritability coefficients of yield components in linseed were estimated using F₂ hybrids obtained from diallelic crosses of several geographically diverse cultivars. The GCA of varieties differed significantly for all the analyzed traits, the SCA — for plant height and 1000 seeds weight, and the reciprocal effects — for the number of capsules per plant and 1000 seed weight. The heritability coefficients in narrow sense, computed from the analysis of variance and regression of progenies to parental means, were large for plant height and smaller for the number of seeds per capsule, 1000 seeds weight and seed yield per plot. The variation in the number of capsules per plant and in seed yield per plant was mainly affected by the environment, and these traits were not heritable. The coefficients of heritability in broad sense were similar to those in narrow sense, which means that genetic variation of these traits is mainly affected by the additive gene effects. This indicates that selection in early hybrid generations may be successful.

Key words: combining ability, heritability, linseed, yield components

WSTĘP

Len oleisty jest gatunkiem samopylnym. Większość odmian otrzymuje się w wyniku krzyżowania w obrębie puli genowej tego gatunku. Postęp hodowlany w zakresie plonowania zależy od doboru komplementarnych kombinacji genotypów do krzyżowania i sposobu dziedziczenia cech związanych z plonem. Większość tych cech to cechy ilościowe kontrolowane przez wiele genów. Określenie ich genetycznego uwarunkowania ułatwia wybór metody selekcji i informuje o terminie jej rozpoczęcia. Przewaga addytywnego działania genów nad nieaddytywnymi formami wskazuje, że selekcja we wczesnych pokoleniach będzie skuteczna, szansa znalezienia korzystnego homozygotycznego segreganta duża, a genetyczne utrwalenie najlepszych fenotypów wyselekcjonowanych we wczesnych pokoleniach dzięki samopłodności gatunku wysoce prawdopodobne.

Len jest jedną z najstarszych roślin uprawnych jednak ilość informacji na temat genetycznych podstaw zmienności cech plonotwórczych jest ograniczona. Ponadto, informacje te nie są jednoznaczne prawdopodobnie z powodu stosowania przez autorów różnych metod i różnych materiałów badawczych. Celem badań była analiza zdolności kombinacyjnych i ocena odziedziczalności plonu nasion i cech plonotwórczych na podstawie mieszańców F_2 otrzymanych z krzyżowań w pełnym układzie diallelicznym kilku zróżnicowanych geograficznie odmian lnu oleistego.

MATERIAŁ I METODY

Badania prowadzono w latach 2004–2006 w Stacji Doświadczalnej Prusy koło Krakowa. Wykorzystano 6 odmian lnu oleistego, zróżnicowanych pod względem pochodzenia i cech morfologicznych: 3 brązowonasienne odmiany, tj. polską Opal, węgierską Barbara i kanadyjską Flanders, kanadyjską odmianę LinolaTM 947 o niskiej zawartości kwasu linolenowego i jasnej barwie nasion, jasnonasienną węgierską odmianę Hungarian Gold o normalnej zawartości kwasu linolenowego i wysoki, biało kwitnący ekotyp z Chin (ekotyp CH). Odmiany skrzyżowano w pełnym układzie diallelicznym. Nasiona mieszańców F_1 otrzymano w wyniku ręcznych krzyżowań poprzedzonych kastracją, a nasiona mieszańców F_2 — w wyniku samozapylenia pojedynczych roślin F_1 . Mieszańce oraz formy rodzicielskie wysiano punktowo na poletkach 5-rzędowych, o długości rzędów 1 m, w rozstawie $30 \times 2,5$ cm. Doświadczenie założono metodą losowanych bloków w 3 powtórzeniach na glebie czarnoziem zdegradowany wytworzony z lessu. Przed zbiorem zmierzono wysokość roślin w trzech miejscach każdego poletka. Policzone wszystkie rośliny, których średnio było 160 na poletku i wszystkie torebki, które następnie wymłócono i oceniono liczbę torebek z rośliny oraz masę nasion z rośliny i plon z poletka. Masę 1000 nasion oceniono na podstawie 4 prób po 100 nasion, a liczbę nasion z torebki z przeliczenia liczby nasion i liczby torebek z rośliny.

Analizy wariancji ogólnej (GCA), swoistej (SCA) zdolności kombinacyjnej i efektów krzyżowań odwrotnych oraz oszacowania statystycznych komponentów wariancyjnych

wykonano według modelu I Griffinga, opisanego przez Ubysz-Borucką i wsp. (1985). Genetyczne i środowiskowe składowe wariancje fenotypowej oraz współczynniki odziedziczalności w wąskim (h^2_{ns}) i szerokim (h^2_{bs}) sensie oszacowano na podstawie wzorów podanych przez Mądrego (2000), przyjmując współczynnik wsobności rodziców $F = 1$. Błędy standardowe współczynników oceniono według Beckera (1985). Współczynnik odziedziczalności w wąskim sensie oszacowano także z regresji potomstwa względem średniej rodziców przyjmując, że współczynnik regresji $b = h^2_{ns}$.

Na podstawie wyników odrębnego doświadczenia porównano komponenty plonu nasion i masę nasion z rośliny u rodziców i mieszańców F_2 otrzymanych z krzyżowania odmian LinolaTM 947 i Barbara. Analizowano po 30 pojedynczych roślin odmian oraz 180 roślin pokolenia F_2 wysianych w siewie punktowym, w rozstawie 10×30 cm.

WYNIKI I DYSKUSJA

Analizy wariancji wykazały istotne zróżnicowanie badanych odmian i GCA pod względem wszystkich cech z wyjątkiem masy nasion z rośliny, SCA w przypadku wysokości roślin i masy 1000 nasion oraz efektów krzyżowań odwrotnych w przypadku liczby torebek z rośliny i masy jednostkowej nasion (tab. 1).

Tabela 1

Średnie kwadraty ogólnej (GCA) i swoistej (SCA) zdolności kombinacyjnej oraz krzyżowań odwrotnych (RE) odmian lnu oleistego dla plonu nasion i cech plonotwórczych
Mean squares for general (GCA) and specific (SCA) combining abilities and for reciprocal crosses (RE) in linseed varieties, with respect to seed yield and yield components

Źródło Source	Stopnie swobody Degrees of freedom	Średnie kwadraty — Mean squares					
		wysokość roślin plant height (cm)	liczba torebek z rośliny number of capsules per plant	liczba nasion z torebki number of seeds per capsule	masa 1000 nasion 1000 seeds weight (g)	masa nasion z rośliny seed weight per plant (g)	plon nasion z poletka seed yield per plot (g)
Genotypy — Genotype	35	234,48**	74,11**	2,09**	3,41**	0,11	3078,54**
GCA	5	450,72**	32,00*	3,51**	5,34**	—	4369,81**
SCA	15	23,54**	19,92	0,21	0,36**	—	449,95
RE	15	8,36	27,04*	0,28	0,52**	—	487,60
Błąd — Error	70	5,81	11,48	0,22	0,02	0,02	414,42
Komponenty wariancji — Components of variance							
σ^2_{GCA}		35,64	1,01	0,27	0,42	0,00	326,74
σ^2_{SCA}		10,31	4,91	0,00	0,20	0,00	20,66
σ^2_{RE}		1,28	7,78	0,03	0,25	0,00	36,59
\bar{x}_{-R}		82,9	46,6	7,5	7,26	2,45	377,50
\bar{x}_{-F_2}		89,7	43,8	7,6	7,22	2,34	388,60
Regresja — Regression \bar{x}_{-F_2} vs. \bar{x}_{-R}	1	157,01**	11,90	5,80**	8,02**	0,00	5660,23**

\bar{x}_{-R} — Średnia rodziców; Mean for parents

\bar{x}_{-F_2} — Średnia mieszańców F_2 ; Mean for F_2 hybrids

*, ** Istotne odpowiednio przy $\alpha = 0,05$ i $0,01$; Significant at $\alpha = 0.05$ and 0.01 , respectively

Nie wykazano istotnego zróżnicowania SCA badanych odmian pod względem liczby torebek z rośliny, liczby nasion z torebki i masy nasion z rośliny w przeciwieństwie do wcześniejszych badań, prowadzonych na mieszańcach F_1 (Góral i in., 2006). Otrzymane wyniki są zgodne z oczekiwaniami. W pokoleniu F_2 dominacja powinna być o połowę mniejsza niż w pokoleniu F_1 stąd zmienność SCA w pokoleniu F_2 powinna być mniejsza niż w pokoleniu F_1 . Podobne wyniki otrzymali Kurt i Evans (1998) stwierdzając brak istotnej zmienności SCA cech plonotwórczych lnu na podstawie mieszańców pokolenia F_2 i jej występowanie w przypadku analizy pokolenia F_1 .

Podobnie jak przy analizie ogólnej i swoistej wartości kombinacyjnej opartej na wartościach cech mieszańców F_1 (Góral i in., 2006) średni kwadrat GCA dla wszystkich cech był większy niż SCA wskazując na przewagę genetycznej zmienności addytywnej nad nieaddytywną. Podobne wyniki otrzymali Anand i Murty (1969), Patil i Chopde (1981) i Kurt i Evans (1998), badając genotypy zróżnicowane ekogeograficznie i genetycznie. Foster i wsp. (1998) podkreślają natomiast duży udział dominacji w dziedziczeniu wysokości roślin, liczby torebek i masy nasion oraz jej brak w przypadku masy 100 nasion. Bhatia i wsp. (2006) stwierdzili istotną rolę zarówno addytywnych jak i nieaddytywnych form działania genów w dziedziczeniu wielu cech plonotwórczych lnu oraz zawartości oleju w nasionach przy wyraźnej przewadze nieaddytywnego działania genów. Tyson (1989), badając genetyczne uwarunkowania masy jednostkowej nasion obserwował efekty krzyżowań odwrotnych na podstawie analizy pokolenia mieszańców F_1 , maskujące efekt dominacji, który uwidaczniał się w pokoleniu F_2 .

Współczynniki odziedziczalności w wąskim sensie oszacowane z analizy wariancji były większe dla wysokości roślin, liczby nasion z torebki oraz plonu nasion z poletka i mniejsze dla masy 1000 nasion w porównaniu z współczynnikami oszacowanymi z regresji mieszańców względem średniej rodziców (tab. 2).

Tabela 2

**Współczynniki odziedziczalności w wąskim (h^2_{ns} , b) i szerokim sensie (h^2_{bs})
Narrow (h^2_{ns} , b) and broad (h^2_{bs}) sense heritability coefficients**

Współczynniki odziedziczalności Heritability coefficients	Wysokość roślin Plant height	Liczba torebek z rośliny Number of capsules per plant	Liczba nasion z torebki Number of seeds per capsule	Masa 1000 nasion 1000 seeds weight	Plon nasion z poletka Seed yield per plot
h^2_{ns}	0,82±0,46	0,00±0,08	0,71±0,42	0,45±0,29	0,61±0,37
b	0,65±0,05	0,13±0,12	0,55±0,11	0,51±0,12	0,44±0,09
h^2_{bs}	0,93±0,52	0,00±0,03	0,71±0,42	0,60±0,35	0,61±0,37

Były wysokie dla wysokości roślin oraz mniejsze dla liczby nasion z torebki, masy 1000 nasion i plonu nasion z poletka. Współczynniki odziedziczalności w szerokim sensie były większe od współczynników odziedziczalności w wąskim sensie tylko w przypadku wysokości roślin i masy 1000 nasion, odzwierciedlając udział dominacji w fenotypowej zmienności tych cech. Fenotypowa zmienność liczby torebek z rośliny i masy nasion z rośliny wynikała ze zmienności środowiskowej. Otrzymane współczynniki odziedziczalności są zgodne z wynikami badań innych autorów, którzy wykazali wysoką odziedziczalność takich cech jak wysokość roślin i wczesność oraz niską masę nasion

i liczby torebek z rośliny (Foster i in., 1998; Abo-Kaied i in., 2006; Adugna i Labuschagne, 2004). Bhateria i wsp. (2006) otrzymali niskie współczynniki odziedziczalności także dla wysokości roślin oraz wczesności, mierzonej liczbą dni do kwitnienia. Podobnie jak w niniejszej pracy Bhateria i wsp. (2006) otrzymali bardzo niską odziedziczalność liczby torebek i masy nasion z rośliny oraz liczby nasion z torebki. Odziedziczalność tej ostatniej cechy w przedstawianych badaniach była wysoka (tab. 2).

Odmiana LinolaTM 947, podobnie jak we wcześniejszych badaniach (Góral i in., 2006) wykazywała dodatnią istotną GCA dla liczby torebek z rośliny, liczby nasion z torebki i ujemną dla masy 1000 nasion, a odmiana Barbara dodatnią istotną GCA dla masy 1000 nasion (tab. 3).

Tabela 3

Efekty ogólnej wartości kombinacyjnej
The effects of general combining abilities

Odmiana Variety	Wysokość roślin Plant height (cm)	Liczba torebek z rośliny Number of capsules per plant	Liczba nasion z torebki Number of seeds per capsule	Masa 1000 nasion 1000 seeds weight (g)	Plon nasion z poletka Seed yield per plot (g)
Opal	-1,75**	-0,15	-0,17	0,18**	10,30
Barbara	-2,35**	-2,55**	-0,37**	0,72**	-8,60
Linola TM 947	2,20**	2,45**	0,68**	-0,70**	21,00**
Flanders	-5,20**	0,60	0,23	-0,31**	8,05
H. Gold	-4,35**	0,10	-0,77**	0,76**	2,65
Ekotyp CH	11,45**	-0,45	0,38**	-0,68**	-33,40**

*, ** Efekty istotnie różne od zera odpowiednio przy $\alpha = 0,05$ i $0,01$; Effects differ significantly from zero at $\alpha = 0.05$ and 0.01 , respectively

Istotną dodatnią GCA dla wysokości roślin i liczby nasion z torebki charakteryzował się ekotyp CH, a odmiany Opal i Hungarian Gold wykazały dodatnią GCA dla masy 1000 nasion. Średnio pojedynki F₂ otrzymane z krzyżowania odmian LinolaTM 947 i Barbara charakteryzowały się pośrednimi wartościami cech w stosunku do rodziców (tab. 4). Kilkadziesiąt procent roślin pokolenia F₂ miało jednak większe wartości badanych cech (37,2% dla liczby torebek z rośliny, 72,2% dla masy 1000 nasion i 60,0% dla liczby nasion z torebki) w porównaniu do średniej rodziców (tab. 4). Prawie 17% roślin F₂ charakteryzowało się większymi wartościami wszystkich trzech komponentów plonu dając o 50% większą masę nasion z rośliny od średniej rodziców (13,23 g wobec 8,67 g). Uzupełniająca się dodatnia ogólna wartość kombinacyjna tych odmian pod względem głównych komponentów plonu nasion zaowocowała także średnio większym plonem z poletka u mieszańców tych odmian. Średni plon nasion z poletka odmian LinolaTM 947 i Barbara wyniósł 385 g/m² wobec średniego plonu wszystkich badanych odmian wynoszącego 377,5 g/m², a średni plon mieszańców F₂ otrzymanych z krzyżowania tych odmian wyniósł 428,3 g/m² w porównaniu do średniej dla wszystkich mieszańców wynoszącej 388,6 g/m². Odmiana LinolaTM 947 charakteryzowała się także, jako jedyna, istotną dodatnią GCA dla plonu nasion z poletka (tab. 3). Otrzymane wyniki świadczą o możliwości połączenia w jednym genotypie zdolności wiązania dużej liczby torebek i nasion w torebce o zwiększonej masie jednostkowej.

Tabela 4

Komponenty plonu oraz masa nasion z rośliny u rodziców (Linola™ 947 i Barbara) oraz mieszańców F₂
Yield components and seed weight per plant in parents (Linola™ 947 and Barbara) and F₂ hybrids

Pokolenie Generation	Liczba torebek z rośliny Number of capsules per plant	Liczba nasion z torebki Number of seeds per capsule	Masa 1000 nasion 1000 seed weight (g)	Masa nasion z rośliny Seed weight per plant (g)
Linola™ 947 (x., n=30)	191,2	8,50	5,68	9,14
Barbara (x., n=30)	130,8	7,85	8,43	8,20
F ₂ (x., n=180)	147,5	8,21	7,44	8,99
F ₂ > x. _R				
% F ₂	37,2	60,0	72,2	50,0
x. _{F2}	210,0	8,61	7,75	11,85

n — Liczba roślin; Number of plants

x. — Średnia; Mean

x._R — Średnia rodziców; Mean for parents

x._{F2} — Średnia mieszańców F₂; Mean for F₂ hybrids

Z przeprowadzonych badań wynika, że w dziedziczeniu plonu nasion i cech plonotwórczych w obrębie badanej puli odmian brały udział głównie addytywne formy działania genów. Dominacja i efekty maticzne odgrywały relatywnie mniejszą rolę. Standardowe schematy hodowli nowych odmian uwzględniające krzyżowanie i selekcję najlepszych homozygotycznych segregantów w rozszczepiających się pokoleniach (metoda rodowodowa, metoda pojedynczych nasion, technika podwojonych haploidów) powinny być efektywne. Selekcja we wczesnych pokoleniach powinna być skuteczna dla wysokości roślin, liczby nasion z torebki i masy 1000 nasion. Dość wysoka odziedziczalność w wąskim sensie dla plonu nasion z poletka sugeruje możliwość wczesnej wyceny plonu.

WNIOSKI

1. Wykazano istotne zróżnicowanie ogólnej zdolności kombinacyjnej badanych odmian lnu oleistego pod względem plonu nasion i cech plonotwórczych oraz swoistej zdolności kombinacyjnej i efektów krzyżowań odwrotnych w przypadku niektórych z nich. Badane cechy warunkowane są głównie addytywnym działaniem genów.
2. Największą odziedziczalnością charakteryzowała się wysokość roślin, średnią liczbą nasion z torebki, masą 1000 nasion i plon z poletka. Selekcja na te cechy we wczesnych pokoleniach mieszańcowych powinna być skuteczna.
3. Fenotypowa zmienność liczby torebek i masy nasion z rośliny kształtowana była głównie przez środowisko.
4. W pokoleniu F₂ z krzyżowania odmian Linola™ 947 i Barbara zidentyfikowano kilkanaście procent wysokoplennych pojedynków o zwiększonej w stosunku do średniej rodziców liczbie torebek z rośliny, liczbie nasion z torebki i masie 1000 nasion.

LITERATURA

- Abo-Kaied H. M. H., Abd El-Dayem M. A., Zahana A. E. A. 2006. Variability and covariability of some agronomic and technological flax character. *Egypt. J. Agric. Res.* 84 (4): 1117 — 1118.
- Adugna W., Labuschagne M. T. 2004. Diversity analysis in Ethiopian and some exotic collections of linseed. *South African Journal of Plant and Soil.* 21 (1): 53 — 58.
- Anand I. J., Murty B. R. 1969. Serial analysis of combining ability in diallel and fractional diallel crosses in linseed. *Theor. Appl. Genet.* 39: 88 — 94.
- Becker W. A. 1985. *Manual of quantitative genetics.* 4th ed. Academic Enterprises. Pullman, Washington.
- Bhateria S., Sood S.P., Pathania A. 2006. Genetic analysis of quantitative traits across environments in linseed (*Linum usitatissimum* L.). *Euphytica* 150 (1–2): 185 — 194.
- Foster R., Pooni H. S., Mackay I. J. 1998. Quantitative analysis of *Linum usitatissimum* crosses for dual-purpose traits. *J. Agron. Sci.* 131: 285 — 292.
- Góral H., Jasiński M., Zajac T. 2006. Zdolność kombinacyjna odmian lnu oleistego pod względem cech plonotwórczych. *Biul. IHAR* 240/241: 237 — 242.
- Kurt O., Evans G. M. 1998. Genetic basis of variation in linseed (*Linum usitatissimum* L.) cultivars. *Tr. J. of Agriculture and Forestry* 22: 373 — 379.
- Mądry W. 2000. *Podstawy matematyczne genetyki populacji.* W: *Genetyka dla rolników.* Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa.
- Patil V. D., Chopde P. R. 1981. Combining ability analysis over environments in diallel crosses of linseed (*Linum usitatissimum*). *Theor. Appl. Genet.* 60: 339 — 343.
- Tyson H. 1989. Genetic control of seed weight in flax (*Linum usitatissimum*) and possible implications. *Theor. Appl. Genet.* 77: 260 — 270.
- Ubysz-Borucka L., Mądry W., Muszyński S. 1985. *Podstawy statystyczne genetyki cech ilościowych.* Wydawnictwo SGGW-AR, Warszawa.