

УДК 633.16:631.528.2

РЕВЕРСИВНЫЕ ДИПЛОИДЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ТЕТРАПЛОИДНОГО ЯЧМЕНЯ РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Е. В. ПЫЛЬНЕВА

(Кафедра селекции и семеноводства полевых культур)

Показано, что появление реверсивных диплоидов в популяциях тетраплоидного ячменя представляет собой естественное явление. С помощью индуцированного мутагенеза этот процесс можно регулировать. Описан способ получения реверсивных диплоидов, защищенный авторским свидетельством. Способ включает обработку тетраплоидов различными мутагенами и визуальное выделение реверсивных диплоидов по разработанной автором методике. Показаны также отличия полученных спонтанных и индуцированных реверсивных диплоидов от исходных диплоидных сортов по некоторым хозяйственно-биологическим признакам. Многие линии полученных реверсивных диплоидов представляют интерес для селекции.

Искусственно полученные ауто-тетраплоидные формы различных растений представляют собой результат геномной мутации $2x \rightarrow 4x$. В популяциях тетраплоидов может происходить и обратный процесс: переход с тетраплоидного на диплоидный уровень. В итоге после двух геномных мутаций $2x \rightarrow 4x \rightarrow 2x$ получают организмы, которые называют или реверсивными (возрастными) диплоидами [6, 7, 14], или дигаплоидами [16], или полигаплоидами [2, 3]. По-видимому, наиболее приемлем термин «реверсивные диплоиды», так как в настоящее время дигаплоидами называют организмы, полученные из гаплоидов путем

удвоения числа хромосом. Спонтанное появление реверсивных диплоидов наблюдали у тетраплоидов ржи [6, 7], гречихи [2, 8], кукурузы [8, 12, 13, 16], американского проса [14]. Целью наших исследований было изучение частоты появления реверсивных диплоидов в популяциях тетраплоидов, разработка методов получения большего количества реверсивных диплоидов, изучение хозяйственно ценных признаков реверсивных диплоидов и их использование в селекции.

Методика

Опыт проводили на поле лаборатории селекции и генетики полевых культур Тимирязевской академии.

Для исследования были взяты тетраплоидные формы ярового двурядного ячменя сортов Московский 121, Надя и Мами, полученные путем обработки колхцином [6]. Сухие семена тетраплоидов обрабатывали N-нитрозо-N-этилмочевинной (НЭМ) в концентрациях 0,05, 0,025 и 0,012 % и γ -лучами в дозе 20 кР. Семена высевали вручную по 50 шт. в один рядок. Ширина полосы 1 м, междурядий — 15 см. Размещение делянок рендомизированное. Реверсивные диплоиды определяли по разработанной нами методике. В процессе работы было выделено большое количество линий, различающихся как по морфологическим признакам, так и по продуктивности растений. В данный опыт включались только те линии, которые не уступают по массе зерна с растения исходному сорту. Для изучения хозяйственно-биологических характеристик отобранных линий их высевали на 4-рядковых делянках в 4-кратной повторности. В качестве стандартов использовали исходные сорта и районированный — Зазерский 85. После уборки определяли высоту растения, длину колоса, число цветков в колосе, озерненность колоса (отношение числа зерен к числу цветков в колосе, выраженное в процентах), число и массу зерна с растения, массу 1000 зерен. Математическая обработка данных проводилась на ЭВМ СМ-4-20 по методике, описанной Б. А. Доспеховым [1].

Результаты

Спонтанные реверсивные диплоиды появлялись в изучаемых нами популяциях тетраплоидного ячменя довольно редко. Так, среди растений сырых аутотетраплоидов сорта Московский 121 реверсивные диплоиды были обнаружены в S_7 -поколении в 1983 г., в популяции тетраформы сорта Мами — в S_9 -поколе-

нии в 1986 г., в популяции тетраформы сорта Надя их не было совсем (табл. 1). От тетраплоидных растений реверсивные диплоиды отличаются более ранним сроком колошения, значительно большей высотой растений, очень хорошей озерненностью колоса, большей продуктивной кустистостью. Поскольку спонтанное появление реверсивных диплоидов отмечено в тетраплоидных популяциях многих сельскохозяйственных культур, можно предположить, что переход растений с тетраплоидного уровня на диплоидный у искусственно полученных полиплоидов — явление закономерное, хотя и редкое.

В обработанных мутагенами популяциях обнаружено значительно больше реверсивных диплоидов, чем среди сырых аутотетраплоидов (табл. 1). Полученные данные не позволяют сделать вывод о зависимости между концентрацией НЭМ и частотой их появления, но свидетельствуют о том, что при использовании γ -лучей, взятых в дозе, критической для диплоидного ячменя, появляется больше реверсивных диплоидов, чем при применении НЭМ. Это наблюдение было положено в основу разработанного нами нового способа получения исходного материала для селекции [11]. В случае с зерновыми культурами он реализуется следующим образом. Диплоидные формы растений переводят на тетраплоидный уровень колхцинированием или другим известным способом. Затем семена тетраплоидов обрабатывают γ -лучами в дозе, критической для диплоидной формы. Поколения M_1 и M_2 выращивают в виде популяций. В поколении M_2 выделяют реверсивные диплоиды по следующим признакам: ранние сроки колошения, большая высота растений и озерненность колоса. Семена с отобранных растений используют для за-

кладки линий (номеров селекционных питомника).

Описанный способ позволяет получить значительное количество разнообразных линий, обладающих комплексом хозяйственно ценных признаков, отсутствующих у исходной диплоидной формы.

Возникновение реверсивных диплоидов у тетраплоидных форм ячменя можно объяснить партеногенетическим развитием диплоидных яйцеклеток, что отмечено у тетраплоидов кукурузы [8, 13], ржи [6], гречихи [3]. У кукурузы переход с диплоидного на тетраплоидный уровень обуславливает увеличение частоты партеногенеза в несколько раз [8, 13], т. е. у тетраплоидов склонность к нерегулярному апомиксису проявляется в большей степени, чем у диплоидов [9]. Это и приводит к появлению реверсивных диплоидов.

В процессе работы с исходными и обработанными популяциями тетраплоидных форм ячменя было выделено 18 наиболее продуктивных линий реверсивных диплоидов, которые изучались в отдельном опыте в 1987—1988 гг. Происхождение указанных линий представлено в табл. 2.

В большинстве случаев 2 геномные мутации $2x \rightarrow 4x \rightarrow 2x$ влияют на проявление морфологических признаков у растений. Как правило, реверсивные диплоиды отличаются от исходных диплоидных сортов по нескольким показателям габитуса.

Линии 147, 149, 331, 335, 336, 233, 237, 723, хотя и отобраны из различных популяций тетраформы сорта Московский 121, по морфологическим признакам мало различаются между собой, но значительно отличаются от исходного диплоидного сорта. У линий 331, 233, 237, 723 более высокий стебель, чем у сорта Московский 121, а линии 147, 149, 335, 336 сходны с ним по

Таблица 1

Частота появления (%) реверсивных диплоидов в M_2 тетраплоидных (Т) форм ячменя (1986 г.)

Вариант обработки	Московский 121 Т	Надя Т	Мами Т
Контроль	1,2	0,0	0,5
НЭМ, 0,012 %	83,5	0,9	9,2
» 0,025 %	73,1	8,0	1,9
» 0,05 %	73,4	1,1	0,7
γ-лучи	88,8	3,9	4,9

данному показателю. При этом у всех указанных линий высота растений практически одинаковая. Колос у них короче, чем у исходного сорта. По числу цветков в колосе выделяется только линия 331: у нее этот показатель ниже, чем у исходного сорта и других реверсивных диплоидов (табл. 3). Все названные линии относятся к разновидности эректум, тогда как сорт Московский 121 — к разновидности нутанс. Колос у реверсивных диплоидов прямостоячий, у исходного сорта — поникший. На растениях рассматриваемых линий образуется очень сильный восковой налет, так что в фазу полной спелости они приобретают почти белый цвет. Указанные реверсивные диплоиды формируют

Таблица 2

Происхождение линий реверсивных диплоидов ячменя

Популяция	Номер линии
Московский 121 Т — исходная	147, 149, 331, 335, 336
Московский 121 Т, НЭМ, 0,012 %	233, 238, 723
Московский 121 Т, γ-лучи	237
Мами Т — исходная	274, 276
Мами Т, НЭМ, 0,012 %	249, 251, 724, 725, 730
Надя Т, НЭМ, 0,025 %	728, 729

характерное округлое зерно слабо-желтого цвета. По сравнению с районированным сортом Зазерский 85 высота растений названных линий реверсивных диплоидов больше, а длина колоса и число цветков в колосе примерно одинаковые (табл. 3).

Линия 238, отобранная из обработанной НЭМ популяции тетраформы сорта Московский 121, отличается по морфологическим признакам не только от исходного сорта, но и от других реверсивных диплоидов, созданных на его основе.

Таблица 3

Морфологические показатели растений реверсивных диплоидов ячменя в 1987—1988 гг.

Сорт или № линии	Высота, см	Длина колоса, см	Число цветков в колосе, шт.
<i>1987—1988 гг.</i>			
Зазерский 85	66,4	7,3	23,4
Московский 121	74,7	8,3	24,5
Линии:			
147	78,3	7,2	24,5
331	80,9	7,3	21,8
335	77,6	7,0	23,8
336	78,1	7,1	23,5
233	80,0	7,2	24,7
238	67,7	7,5	19,2
237	81,1	7,3	24,7
Мами	63,6	6,7	22,7
Линии:			
249	63,7	7,0	23,4
251	76,9	7,3	22,2
НСР ₀₅	4,9	0,4	1,2
<i>1988 г.</i>			
Зазерский 85	70,1	7,3	23,1
Московский 121	76,1	8,3	23,3
Линия 723	83,4	7,1	24,4
Мами			
Линии:			
274	64,0	6,6	22,5
276	66,5	6,9	23,0
724	64,7	6,6	22,8
725	65,6	6,9	21,9
730	80,2	8,2	25,4
Надя			
Линии:			
728	73,7	7,6	23,0
729	75,2	7,9	23,7
НСР ₀₅	3,4	0,2	2,1

Растения этой линии значительно ниже и образуют более короткий колос, чем у исходного сорта, но не отличаются по данным показателям от сорта Зазерский 85, а по числу цветков в колосе уступают обоим сортам (табл. 3). Линия 238, как и исходный сорт Московский 121, относится к разновидности нутанс. Колосья у нее рыхлые, поникшие, зерно — ромбическое, кремового цвета.

Реверсивные диплоиды, полученные на основе сорта Мами, также отличаются от него по морфологическим признакам, однако по биометрическим показателям эти различия незначительны. По высоте растений и длине колоса выделяются только линии 725 и 730 (табл. 3). У всех реверсивных диплоидов, полученных на основе сорта Мами, более мощный габитус, интенсивнее восковой налет в фазу полной спелости, более темное зерно, чем у исходного сорта. Линии 274, 276, 724 и 725 уступают сорту Зазерский 85 по высоте растений и длине колоса, только у линии 730 более высокие растения и более длинные колосья. По числу цветков в колосе различий между изучаемыми сортами и линиями не обнаружено. Все линии реверсивных диплоидов, полученные на основе сорта Мами, так же, как и исходный сорт, относятся к разновидности нутанс.

Реверсивные диплоиды, полученные на основе сорта Надя, превосходят его по высоте растений, длине колоса и числу цветков в колосе (табл. 3). В фазу полной спелости линии отличаются от исходного сорта более светлыми колосьями и зерном. Между собой рассматриваемые реверсивные диплоиды по указанным признакам практически не различаются. Линии, как и исходный сорт, относятся к разновидности нутанс. В сравнении с сортом Зазерский 85 они более высокорослые,

образуют более длинный колос, но не отличаются от сорта по числу цветков в колосе.

Проведенный морфологический анализ реверсивных диплоидов и их исходных сортов свидетельствует о том, что 2 геномные мутации $2 \rightarrow 4x \rightarrow 2x$ приводят к значительному изменению фенотипа растений. При этом реверсивные диплоиды отличаются от исходных сортов по комплексу признаков. Однако в случае перехода с тетраплоидного на диплоидный уровень изменения морфологических признаков не имеют определенной закономерности, подобной той, что наблюдается при переходе с диплоидного уровня плоидности на тетраплоидный [5, 10].

Наряду с отсутствием каких-либо закономерностей в изменении морфологических признаков у реверсивных диплоидов отмечены некоторые общие отличия их от исходных сортов по хозяйственным показателям. Одним из хозяйственно ценных признаков реверсивных диплоидов ячменя является высокая устойчивость к полеганию, хотя многие из них превосходят по высоте растений как исходный сорт, так и районированный сорт Зазерский 85 (табл. 3). За все время работы с различными линиями реверсивных диплоидов ни разу не было отмечено их полегание, тогда как исходные сорта полегали часто. При этом этим свойством обладают не только линии, отобранные по признаку масса зерна с растения, но и выбракованные как низкоурожайные. Следовательно, для реверсивных диплоидов ячменя повышенная устойчивость к полеганию является характерным признаком, что представляет интерес для селекции.

Вместе с тем реверсивные диплоиды обладают еще одной интересной особенностью: у них отсутствует расщепление, т. е. линии ячменя,

полученные путем перехода с тетраплоидного на диплоидный уровень, представляют собой константные формы. Следует подчеркнуть, что отсутствие расщепления по рассматриваемым показателям наблюдалось у всех выделенных линий, что также важно для селекции.

Среди полученных нами реверсивных диплоидов было отобрано 18 линий, отличающихся высокой продуктивностью растений. Изучение их в сравнении с исходными сортами и районированным сортом Зазерский 85, проводилось в 1987—1988 гг.

Линии реверсивных диплоидов, полученные на основе сорта Московский 121, отличаются от него очень крупным и хорошо выполненным зерном (табл. 4). У линий 331, 336, 238, 237 озерненность колоса несколько выше, чем у сорта Московский 121, что связано с повышенной завязываемостью семян в нижней и верхней частях колоса. Но только у линии 238 озерненность колоса выше, чем у сорта Зазерский 85. Линии 331, 233, 238, 237 и 730 превосходят и исходный, и районированный сорта по продуктивности растений. У линии 237 выше число зерен с растения, чем у сортов-стандартов, а линии 149 и 335 уступают им по этому показателю (табл. 4).

Среди реверсивных диплоидов, полученных на основе сорта Московский 121, по комплексу хозяйственно ценных признаков выделяется линия 238. Она превосходит сорта-стандарты по продуктивности растений, формирует более крупное, хорошо выполненное зерно, отличается самой высокой озерненностью колоса, устойчивостью к полеганию. Основной особенностью этой линии является скороспелость: созревание зерна у нее наблюдается на 7—10 дней раньше, чем у сорта Московский 121.

В отличие от рассмотренных выше линий реверсивные диплоиды, созданные на основе сорта Мами, практически не отличаются от исходного сорта по массе 1000 зерен, а линии 249 и 725 формируют менее крупное зерно. Озерненность колоса только у линий 276 и 730 выше, чем у сорта Мами, а продуктивность растений выше у всех отобранных реверсивных диплоидов, кроме линии 251, которая характеризуется низкой завязываемостью семян

Т а б л и ц а 4

Продуктивность реверсивных диплоидов ячменя в 1987—1988 гг.

Сорт или № линии	Масса зерна с растения, г	Число зерен с растения, шт.	Озерненность колоса, %	Масса 1000 зерен, г
<i>1987—1988 гг.</i>				
Зазерский 85	1,66	33,7	87,8	45,7
Московский 121	1,58	33,0	84,6	47,9
Линии:				
147	1,69	34,0	86,4	53,6
149	1,43	28,0	86,6	52,6
331	1,76	32,3	87,5	56,0
335	1,47	29,0	86,5	51,5
336	1,70	33,4	87,2	53,9
233	1,71	32,5	86,4	53,6
238	1,71	33,0	90,7	50,5
237	2,09	37,7	88,7	54,9
Мами	1,30	30,1	82,8	45,6
Линии:				
249	1,56	37,2	81,1	42,3
251	1,12	28,3	78,1	45,2
НСР ₀₅	0,38	6,3	2,8	1,7
<i>1988 г.</i>				
Зазерский 85	1,02	25,0	87,3	43,4
Московский 121	1,10	26,0	83,6	43,9
Линия 723	1,16	22,7	85,9	51,6
Мами	0,89	23,1	81,9	42,3
Линии:				
274	0,96	26,0	81,0	41,8
276	0,95	24,5	85,0	42,1
724	0,93	25,1	81,3	40,3
725	1,07	31,1	83,0	39,4
730	1,16	32,2	88,2	40,7
Надя	0,97	24,8	83,9	42,8
Линии:				
728	1,20	28,3	87,6	44,0
729	1,43	34,0	88,8	44,3
НСР ₀₅	0,19	5,4	3,0	1,5

(табл. 4). Плохая озерненность колосов этой линии, по-видимому, является основной причиной ее низкой продуктивности.

В группе реверсивных диплоидов, созданных на основе сорта Мами, по комплексу хозяйственно ценных признаков выделяется линия 730. По продуктивности растений она превосходит оба сорта-стандарта, хотя по крупности зерна не отличается от исходного и немного уступает сорту Зазерский 85, при этом у линии 730 хорошая озерненность колоса (табл. 4), растения не полегают несмотря на большую высоту, зерно удлиненное, желтого цвета, хорошо выполненное.

Среди реверсивных диплоидов, полученных на основе сорта Надя, выделено 2 линии, значительно превосходящие сорта-стандарты по продуктивности растений. Сравнимые сорта и линии различаются по крупности зерна, завязываемость семян у реверсивных диплоидов выше, чем у исходного сорта (табл. 4).

Проведенный анализ продуктивности растений реверсивных диплоидов ячменя свидетельствует о том, что геномная реверсия $4x \rightarrow 2x$ позволяет получать высокопродуктивные формы. При этом увеличение продуктивности очень часто сопровождается повышением завязываемости семян и увеличением крупности зерна.

Результаты сравнения морфологических признаков и хозяйственных показателей реверсивных диплоидов и их исходных сортов показали, что в результате двух геномных мутаций $2x \rightarrow 4x \rightarrow 2x$ возникает комплекс микро- и макромутаций. Совокупность этих изменений генотипа приводит к значительному изменению фенотипа, физиологических показателей, продуктивности растений. Наличие комплекса мутаций у реверсивных диплоидов можно объяснить несколькими причинами. Во-

первых, все изучаемые тетраформы были получены путем колхцидирования. Колхицин, как известно, обладает наряду с полиплоидизирующим действием еще и мутагенным эффектом [4, 15]. Следовательно, его применение могло вызвать у ячменя не только геномную, но и хромосомные, и генные мутации. Во вторых, часть реверсивных диплоидов отобрана из популяций тетраплоидов, обработанных мутагенами НЭМ и γ -лучами, под влиянием которых могли возникнуть дополнительные мутации.

Выводы

1. Появление реверсивных диплоидов в популяциях тетраплоидных форм различных растений является закономерным явлением.
2. Обработка мутагенами тетраплоидных форм ячменя приводит к появлению в M_2 большого количества реверсивных диплоидов. При использовании γ -лучей в популяциях тетраплоидов появляется больше реверсивных диплоидов, чем при обработке НЭМ.
3. Реверсивные диплоиды ячменя характеризуются устойчивостью к полеганию и константностью по ряду признаков. Закономерностей в изменении хозяйственно-морфологических признаков по сравнению с соответствующими признаками у исходных сортов не наблюдается.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта / 5-е изд., доп. и перераб. — М.: ВО Агропромиздат, 1985.— 2. *Жебрэк Э. А., Железнов А. В., Груздев Л. Г.* Аминокислотный состав семян тетраплоидов и полигаплоидов гречихи. — В кн.: Апомиксис и его использование в селекции. — М.: Колос, 1976, с. 69—72. — 3. *Железнов А. В.* К вопросу о выделении форм гречихи со склонностью к образованию нередуцированных гамет и к развитию яйцеклеток без оплодотворения. — В сб.: Апомиксис и цитозембриология растений. — Саратов.: Изд-во Саратовского ун-та, 1978, № 4, с. 33—34. — 4. *Карпеченко Г. Д.* О поперечном делении хромосом под влиянием колхцидина. — Докл. АН СССР, 1940, т. 29, № 5—6, с. 48—51. 5. *Корябин Н. А.* Получение и хозяйственно-биологическая характеристика тетраплоидных форм ячменя. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 3, с. 58—64. — 6. *Куварин В. В.* Цитогенетическая и селекционная особенность анеуплоидов и реверсивных диплоидов ржи. — Тез. докл. на IV Всес. совещ. по полиплоидии (Киев, октябрь, 1975). Киев: Наукова думка, 1975, с. 63—64. — 7. *Куварин В. В., Жебрэк Э. А., Груздев Л. Г.* Продуктивность и цитолого-биохимические особенности тетраплоидных и реверсивных форм ржи. — Цитология и генетика, 1980, т. 14, № 3, с. 46—49. — 8. *Лукина Л. А., Юдин Б. Ф.* Редуцированный и нередуцированный партеногенез у кукурузы: некоторые результаты модельных опытов. — В кн.: Генетические основы апомиксиса и селекции растений. — Новосибирск: Наука, 1984, с. 59—64. — 9. *Петров Д. Ф.* Апомиксис в природе и опыте. — Новосибирск: Наука, 1988. — 10. *Пыльнева Е. В.* Влияние полиплоидии на изменение морфологических признаков у ячменя. — В сб.: Селекционно-генетические аспекты повышения продуктивности зерновых культур. — Мироновка: Мироновский НИИСиС пшеницы, 1987, с. 77—80. — 11. *Пыльнева Е. В.* Способ создания исходного материала для селекции зерновых и крупяных культур. А. С. 1519596 СССР. — Бюллетень изобретений СССР, 1989, № 41. — 12. *Христов Н.* Влияние на геномнату реверсия $4x \rightarrow 2x$ на растежа и развитието на царевичните растения. — Науч. тр. Съез. работ. България. — Враца, 1982, т. 6, с. 441—455. — 13. *Юдин Б. Ф.* Партеногенез у диплоидной и тетраплоидной кукурузы. — В кн.: Цитология и генетика культурных растений. — Новосибирск: Наука, 1972, с. 9—30. — 14. *Arunhati K., Narasinga Rao P. S. R. L., Pantulu J. V.* — Ann. Bot., 1982, vol. 50, N 4, p. 499—505. — 15. *Gilbert Scomm K., Patterson F. L.* — Crop. Sci., 1965, vol. 5, N 1, p. 44—47. — 16. *Mastenbroek I., Dewet J. M. J., Cheih—Yin Lu.* — Cariologia, 19826 vol. 35, N 4, p. 463—470.

Статья поступила 16 января 1992 г.

SUMMARY

It is shown that emergence of reversible diploids in populations of tetraploid barley is quite natural. This process may be regulated by induced mutagenesis. The method of producing reversible diploids protected by inventor's certificate is described. The method includes treatment of tetraploids with different mutagens and visual separation of reversible diploids according to the technique developed by the author. Distinctions in produced spontaneous and induced reversible diploids as compared to initial diploid varieties in some commercial and biological characters are also shown. Many strains of produced reversible diploids are interesting for plant selection.

Известия ТСХА, выпуск 3, 1992 год

УДК 635.64-152

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПРОДУКТИВНОСТИ И КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ СКОРОСПЕЛЫХ СОРТОВ ТОМАТА

А. В. КРЮЧКОВ, Г. Ф. МОНАХОС, И. Ю. АЛЬ-ФАХЛИ

(Кафедра селекции и семеноводства овощных и плодовых культур)

Методом диаллельных скрещиваний исследовали характер наследования продуктивности и комбинационную способность 11 сортов томата. Установлено, что продуктивность контролируется полигенной системой, в которой преобладают доминантные аллели, несколько слабее действуют плазмогены, затем аддитивные аллели и взаимодействие плазмогенов с гетерозиготным ядром. В неблагоприятные по погодным условиям годы роль плазмогенов несколько возрастает, а доминант — снижается. Максимальный гетерозисный эффект отмечается при удачном сочетании высокой специфической комбинационной способности с общей. Достаточно высокая корреляционная связь ($r=0,75 \pm 0,22$) между продуктивностью сорта и эффектом общей комбинационной способности наблюдается только в неблагоприятных условиях выращивания при его использовании в качестве материнского компонента скрещивания.

Важным этапом селекции гибридов F_1 на продуктивность является определение типа взаимодействия генов при контроле продуктивности сортов и гибридов, комбинационной способности конкретных сортов и ее генетической природы, а также возможности ее оценки по фенотипическому проявлению признака у ро-

дительского сорта. Как высокая [4], так и низкая положительные [5] корреляции между фенотипическим проявлением признака у линии и ее общей комбинационной способностью были выявлены при работе с кукурузой. У самонесовместимых инбредных линий скороспелой белокочанной капусты коэффициент

корреляции между этими показателями по средней массе кочана достигал небольшого значения ($r = 0,52 \pm 0,24$), а у среднеспелой — достаточно высокого ($r = 0,74 \pm 0,20$) [1, 2]. У сортов и линий томата связь между этими показателями и особенностями генетического контроля комбинационной способности по продуктивности исследованы еще недостаточно.

Методика

Изучали 110 гибридов F_1 , полученных от скрещивания по полной диаллельной схеме 11 сортов томата, среди которых 10 скороспелых детерминантных и 1 среднеспелый индетерминантный — Глория. Стандартом служили районированные в Московской области сорта Белый налив 241, Грунтовый грибовский 1180 и Талалихин 186.

Гибриды испытывали в течение 1988 и 1989 гг. на опытном участке лаборатории овощеводства Тимирязевской академии. Посев проводили 12 апреля в зимней теплице. Двухнедельные сеянцы пикировали в торфяные кубики $8 \times 8 \times 8$ см. Рассадку высаживали в открытый грунт в первой декаде июня по схеме 70×40 см. Размещение делянок рендомизированное в 2 повторениях, на делянке 10 учетных растений. Сбор урожая одноразовый в момент появления красных плодов у большинства растений на делянке.

Комбинационную способность сортов оценивали по Гриффингу [6], специфичность генетического контроля — методом дисперсионного и графического анализа диаллельных таблиц по Хейману и Джинксу [3, 7].

Результаты

В 1988 г. в период вегетации растений температура воздуха была

значительно выше средней многолетней, что способствовало хорошему росту и развитию растений, раннему созреванию плодов и высокой продуктивности. В довольно прохладном и дождливом 1989 г. созревание плодов было поздним, а продуктивность в среднем в 2,5 раза ниже.

В первый год исследования изучаемые генотипы значительно различались по продуктивности: у сортов она варьировала от 0,66 до 2,16 кг, а у гибридов F_1 — от 1,05 до 3,26 кг (табл. 1).

Продуктивность большинства гибридов F_1 была выше, чем у районированных сортов Белый налив 241 и Грунтовый грибовский 1180, 48 гибридов превосходили наиболее продуктивный в этом году сорт Талалихин 186. Продуктивность лучших по данному признаку гибридов F_1 Невский \times Свитанок, Волгоградский скороспелый 323 \times Койт, Талалихин 186 \times Сибирский скороспелый, Талалихин 186 \times Грунтовый грибовский 1180 и Невский \times Волгоградский скороспелый 323 была соответственно на 50,9; 45,4; 40,7; 38,4 и 35,2 % выше, чем у Талалихина 186.

Анализ вариантов комбинационной способности показал, что сорта существенно различались по общей и специфической комбинационной способности, а также реципрокным эффектам (табл. 2).

Учитывая возможность получения гибридов томата скрещиванием сортов только в одном направлении, а также высокодостоверную значимость влияния реципрокного эффекта на продуктивность, общую комбинационную способность сортов оценивали отдельно при использовании их в качестве материнского компонента скрещивания и в качестве отцовского.

В первом случае наибольшими эффектами общей комбинационной

Таблица 1
 Продуктивность гибридов F₁ (кг), эффекты общей комбинационной способности и средние цитоплазматические эффекты скороспелых сортов томата (1988 г.)

№ пп.	Сорт (показатели)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	Белый налив 241	2,01	2,37	2,11	2,19	2,22	2,19	2,08	1,69	2,10	1,96	1,94
2	Койт	2,06	1,50	2,81	1,88	2,46	3,14	2,08	2,71	2,53	2,07	2,66
3	Перемога 165	1,05	2,14	1,88	1,38	2,51	2,45	1,75	2,38	1,20	1,37	2,10
4	Невский	1,95	2,09	1,94	1,40	1,68	2,11	1,50	1,68	2,03	1,47	2,36
5	Грунтовый грибовский 1180	1,70	2,50	1,77	2,23	1,68	1,62	2,12	1,83	3,04	2,28	1,91
6	Волгоградский скороспелый 323	1,90	2,17	2,56	2,92	2,17	1,75	2,15	2,60	2,81	2,43	1,67
7	Свитанок	1,76	2,44	2,29	3,26	1,78	2,20	1,85	2,03	2,58	2,13	2,82
8	Сибирский скороспелый	1,88	1,41	2,40	2,18	2,45	2,50	2,73	2,08	2,99	1,86	1,93
9	Талалихин 186	1,65	2,15	2,59	1,77	2,37	1,73	2,11	2,71	2,16	1,91	2,59
10	Атом	2,08	2,60	1,87	2,37	2,09	2,37	2,26	2,44	1,49	0,66	1,67
11	Глория	1,98	2,58	1,12	2,66	2,60	2,12	1,84	1,94	2,15	2,25	1,26
—	g_i	-0,29	0,07	0,01	0,10	0,08	0,10	-0,06	0,09	0,17	-0,25	-0,02
—	g_j	-0,03	0,25	-0,27	-0,26	-0,04	0,18	0,18	0,11	0,05	-0,11	-0,06
—	m_z	-0,13	-0,09	0,14	0,18	0,06	-0,04	-0,12	-0,01	0,06	-0,07	0,02
—	$\bar{F}_{1 \rightarrow P}$	-0,07	0,84	0,11	0,68	0,49	0,54	0,35	0,14	0,07	1,39	0,88

НСР₀₅ ($x_{ij}-x_{ij}$)=0,15; НСР₀₅ (ОКС-ОКС')=0,05; НСР₀₅ (m_z-m_z)=0,07

Примечание. m_z — материнский эффект; g_i и g_j — эффекты общей комбинационной способности сорта при использовании в качестве материнского и отцовского компонентов скрещивания.

способности характеризовались сорта Талалихин 186, Волгоградский скороспелый 323 и Невский (0,17—0,10 кг), крайне низкими — сорта Белый налив 241 и Атом (соответственно —0,29 и —0,25 кг), у остальных сортов они были средними (от —0,06 до 0,09 кг).

В качестве отцовского компонента скрещивания высокой общей комбинационной способностью обладали сорта Койт (0,25 кг), Волгоградский скороспелый 323 и Свитанок (по 0,18 кг), низкой — сорта Перемога 165 (—0,27 кг), Невский (—0,26 кг) и Атом (—0,11 кг).

Из табл. 1 видно, что различия в использовании сортов в качестве материнского и отцовского компонентов скрещивания обусловлены высокими положительными средними материнскими эффектами у сортов Невский (0,18 кг) и Перемога 165 (0,14 кг) и отрицательными — у сортов Белый налив 241 (—0,13 кг), Свитанок (—0,12 кг), Койт (—0,09 кг) и Атом (—0,07 кг).

В благоприятных условиях 1988 г. эффекты специфической комбинационной способности варьировали в широких пределах — от —1,08 кг в комбинации скрещивания Перемога 165×Глория до 0,74 кг в комбинации Волгоградский скороспелый 323×Койт. Наиболее высокими вариансами специфической комбинационной способности отличались сорта Перемога 165 и Глория, низ-

кими — Белый налив 241, Свитанок и Волгоградский скороспелый 323 (табл. 3).

Значительный гетерозисный эффект по продуктивности у лучших гибридов F_1 в основном обеспечивался удачным сочетанием высокой специфической комбинационной способности с высокими эффектами общей комбинационной способности родительских сортов: Волгоградский скороспелый 323×Койт ($g_i=0,10$ кг, $g_j=0,25$ кг, $s_{ij}=0,74$ кг), Талалихин 186×Грунтовый грибовский 1180 ($g_i=0,17$, $g_j=0,04$, $s_{ij}=0,72$) и Невский×Свитанок ($g_i=0,10$, $g_j=0,18$, $s_{ij}=0,70$).

Корреляционная связь между фенотипическим проявлением признака у родительских сортов и их общей комбинационной способностью была низкой как при использовании их в качестве материнского компонента скрещивания, так и отцовского (соответственно $r=0,38 \pm 0,31$ и $r=0,18 \pm 0,33$).

Дисперсионный анализ диаллельных скрещиваний по Хейману (табл. 4) показал, что имеются существенные различия между сортами по аддитивным и доминантным эффектам полигенов (значимость a , a_1 и b). Действие доминантных аллелей однонаправленное, распределены они между сортами неравномерно (значимость b_1 и b_2). Значимость b_3 указывает на наличие в генетическом контроле признака специфич-

Таблица 2
Дисперсионный анализ комбинационной способности скороспелых сортов томата по продуктивности (1988 г.)

Фактор варьирования	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	F_{05}	
				факт.	табл.
ОКС	3,40	10	0,34	116,82	1,87
СКС	10,45	55	0,19	66,05	1,32
Р. Э.	10,56	55	0,19	66,74	1,32
Случайные факторы	0,35	120	0,00		

ных аллельных (сверхдоминирование) и неаллельных (комплементарный эпистаз) взаимодействий полигенов. Существенное влияние на разнообразие гибридов F_1 оказывают также средние материнские эффекты (значимость c) и специфические взаимодействия цитоплазмы с гетерозиготными ядрами (значимость d).

Из сравнения вариантов различных эффектов полигенов следует, что в контроле общей комбинационной способности сортов почти в равной мере принимают участие как аддитивные, так и доминантные аллели полигенов. В той же мере доминантные аллели контролируют и специфическую комбинационную способность, при этом основная роль принадлежит однонаправленному действию доминантных аллелей. Близки к перечисленным выше и варианты, определяемые действием полигенов цитоплазмы и их взаимодействием с гетерозиготным ядром.

Анализ взаимосвязи вариантов V_r и коварианс родитель — потомок W_r выявил наличие эффектов неаллельного взаимодействия полигенов, контролирующих продуктивность гибридов F_1 , в виде комплементарного эпистаза, так как коэффициент регрессии W_r/V_r значительно отличается от единицы ($b=0,67$). Графический анализ показывает, что у сортов Белый налив 241 и Свитанок присутствуют гены, обладающие сверхдоминированием, у остальных сортов — доминантные с в той или иной мере выраженным комплементарным взаимодействием. Меньше всего доминант (около 50 %) у сорта Атом (рис. 1).

Сравнительно большая отрицательная корреляционная зависимость между фенотипическим проявлением признака и величиной $W_r + V_r$ ($r = -0,63 + 0,26$) показывает, что у данной группы сор-

Таблица 3

Эффекты и варианты специфической комбинационной способности скороспелых сортов томата по продуктивности (1988 г.)

Сорт	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 Белый налив 241	0,12	0,32	-0,12	-0,16	0,01	0,07	0,19	-0,46	-0,21	0,21	-0,13
2 Койт	-0,37	0,33	0,30	-0,75	0,03	0,74	-0,09	0,28	0,06	0,04	0,31
3 Перемога 165	0,53	0,28	-0,05	-0,73	0,54	0,57	0,10	0,47	0,87	-0,14	0,27
4 Невский	0,05	0,46	-0,45	-0,11	-0,29	0,23	-0,15	-0,23	0,04	-0,04	0,53
5 Грунтовый грибовский 1180	0,03	-0,09	0,12	0,36	-0,05	-0,49	0,24	-0,31	0,72	0,54	-0,15
6 Волгоградский скороспелый 323	-0,11	0,18	-0,15	0,70	-0,64	-0,13	0,05	0,24	0,26	0,47	0,61
7 Свитанок	0,08	-0,78	0,03	-0,31	0,10	0,24	0,70	-0,33	0,54	0,17	0,54
8 Сибирский скороспелый	-0,10	0,01	0,27	-0,67	0,07	-0,48	0,13	0,47	-	-0,03	-0,28
9 Талалихин 186	0,50	0,63	0,28	0,10	0,04	0,33	0,45	0,37	-	-	0,43
10 Атом	0,35	0,56	-1,08	0,34	0,42	0,03	-0,02	-0,18	-	-	-0,32
11 Глория	0,074	0,181	0,230	0,182	0,146	0,138	0,126	0,159	0,192	0,151	0,208
$\sigma^2_{s_{ij}}$	НСР ₀₅ ($s_{ij} - s_{ij}^2$) = 0,22										

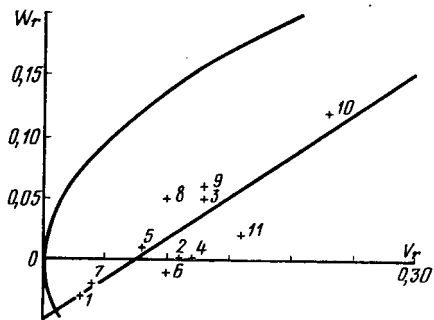


Рис. 1. Регрессия $W_r|V_r$ для признака продуктивность растений скороспелых сортов томата в 1988 г. $W_r=0,67$, $V_r=0,05$.

1—11 — нумерация сортов соответствует приведенной в табл. 1.

тов высокая продуктивность определяется преимущественно доминантными аллелями. Вместе с тем общая комбинационная способность слабо зависит от наличия у сорта доминантных аллелей, на что указывает довольно низкая отрицательная корреляционная зависимость между величиной W_r+V_r и эффектами общей комбинационной способности ($r=-0,30\pm 0,32$).

В неблагоприятном для выращивания томата 1989 г. продуктивность сортов и F_1 гибридов была в среднем в 2,5 раза ниже, чем

в 1988 г., вместе с тем гетерозисный эффект у гибридов снизился с 27 до 16% по отношению к средней продуктивности сортов, которая находилась в пределах от 0,54 кг у сорта Невский до 0,92 кг у сорта Сибирский скороспелый. Продуктивность гибридов F_1 была в пределах от 0,55 кг в комбинации скрещивания Грунтовый грибовский 1180×Невский до 1,15 кг в комбинации Атом×Перемога 165. В целом продуктивность большинства гибридов была выше, чем у наиболее продуктивного в этом году стандартного сорта Белый налив 241 (табл. 5).

В этом году значительно слабее были выражены и эффекты общей комбинационной способности. При использовании в качестве материнского компонента скрещивания высочайший положительный эффект наблюдался только у сорта Сибирский скороспелый (0,11 кг), у большинства сортов они были близкими к нулю, а у сортов Грунтовый грибовский 1180 и Невский — высокими отрицательными ($-0,08$ кг). При использовании в качестве отцовского компонента скрещивания высокие положительные эффекты общей комбинационной способности

Таблица 4
Дисперсионный анализ генетического контроля продуктивности скороспелых сортов томата (1988 г.)

Фактор варьирования	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат (варiances)	F_{05}	
				факт.	табл.
<i>a</i>	3,376	10	0,338	117,82	2,97
в т. ч.					
a_1	1,895	10	0,190	99,64	2,97
<i>b</i>	10,498	55	0,191	88,86	1,48
в т. ч.:					
b_1	2,423	1	2,423	1682,86	161,00
b_2	1,913	10	0,191	108,77	2,97
b_3	6,110	44	0,139	62,16	1,60
<i>c</i>	2,366	10	0,237	43,06	2,97
<i>d</i>	8,242	45	0,183	56,82	1,60
Общее	24,482	120	0,204	70,59	1,19

Таблица 5

Продуктивность гибридов F₁ (кг), эффекты общей комбинационной способности и средние цитоплазматические эффекты скороспелых сортов томата (1989 г.)

№ пп.	Сорт (показатель)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	Белый налив 241	0,81	0,95	1,03	0,92	0,93	0,81	1,00	0,93	0,93	0,90	0,81
2	Койт	* 0,92	0,88	0,86	0,78	0,84	0,95	0,85	1,06	0,61	0,63	0,85
3	Перемога 165	0,92	0,95	0,75	0,89	0,76	0,87	0,81	1,01	0,95	1,15	0,83
4	Невский	0,73	0,89	0,86	0,54	0,55	0,58	0,79	1,01	0,98	0,80	0,86
5	Грунтовый грибовский 1180	0,75	0,85	0,88	0,73	0,68	0,96	0,84	0,99	0,74	0,90	0,84
6	Волгоградский скороспелый 323	0,86	0,99	0,93	0,61	0,68	0,87	0,87	0,92	0,91	0,90	0,82
7	Святанок	0,73	0,93	0,67	0,78	0,85	0,79	0,85	0,70	0,74	0,89	0,82
8	Сибирский скороспелый	0,68	0,69	0,79	0,68	0,72	0,99	0,83	0,92	0,89	0,68	0,83
9	Талалихин 186	1,02	0,86	0,97	0,85	0,92	0,97	0,67	0,99	0,56	1,03	0,86
10	Атом	0,82	0,93	0,76	0,76	0,75	0,87	1,03	0,89	0,79	0,62	0,77
11	Глория	0,89	0,49	1,10	0,83	0,60	0,85	0,93	1,04	0,80	0,77	0,58
—	\bar{g}_i	-0,01	0,02	0,04	-0,08	-0,08	0,03	0,02	0,11	-0,02	0,00	-0,03
—	\bar{g}_j	0,07	0,00	0,06	-0,06	0,00	0,01	-0,04	-0,05	0,04	-0,02	-0,03
—	$\overline{m\bar{g}}$	-0,04	0,01	-0,01	-0,01	-0,04	0,01	0,03	0,08	-0,03	0,01	0,00
—	$\overline{F_1-\bar{p}}$	0,07	-0,04	0,15	0,25	0,12	-0,01	-0,02	-0,05	0,31	0,23	0,25

$HSP_{os}(x_{ij}-x_{ij}^0) = 0,24$; $HSP_{os}(OKC-OKC') = 0,12$; $HSP_{os}(\overline{m\bar{g}}-\overline{m\bar{g}}^0) = 0,10$.

были у сортов Белый налив 241 (0,07 кг), Перемога 165 (0,06 кг) и Талалихин 186 (0,04 кг), которые в предыдущем году отличались низкими показателями. Наибольшие отрицательные эффекты были у сортов Невский (-0,06 кг) и Сибирский скороспелый (-0,05 кг).

Следует отметить, что высокие положительные или отрицательные эффекты общей комбинационной способности сортов при использовании в качестве материнского компонента скрещивания часто сочетались, а возможно, и в значительной мере определялись средними цитоплазматическими эффектами (табл. 5).

Высокая продуктивность большинства лучших гибридов была в основном обусловлена высокими эффектами специфической комбинационной способности: Атом×Перемога ($x_{ij}=1,15$ кг, $g_i=0,00$ кг, $g_j=-0,06$ кг, $s_{ij}=0,25$ кг), Перемога×Глория ($x_{ij}=1,10$ кг, $g_i=0,04$ кг, $g_j=-0,03$ кг, $s_{ij}=0,25$ кг), Свитанок×Атом ($x_{ij}=1,03$ кг, $g_i=0,02$ кг, $g_j=-0,02$ кг, $s_{ij}=0,19$ кг), Белый налив 241×Талалихин 186 ($x_{ij}=1,02$ кг, $g_i=-0,01$ кг, $g_j=0,02$ кг, $s_{ij}=0,15$ кг) и др. Только у двух гибридов, полученных с участием сорта Сибирский скороспелый в качестве материнского компонента скрещивания, высокая продуктивность была обеспечена сочетанием высоких показателей общей комбинационной способности материнского растения, цитоплазматического эффекта и специфической комбинационной способности: Сибирский скороспелый×Койт ($x_{ij}=1,06$ кг, $g_i=0,11$ кг, $g_j=0,00$ кг, $s_{ij}=0,11$ кг) и Сибирский скороспелый×Глория ($x_{ij}=1,04$ кг, $g_i=0,11$ кг, $g_j=-0,03$ кг, $s_{ij}=0,12$ кг).

Вариансы специфической комбинационной способности в этом го-

Таблица 6
Эффекты и варианты специфической комбинационной способности скороспелых сортов томата по продуктивности (1989 г.)

№ пп.	Сорт	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	Белый налив	-	0,02	0,08	0,09	0,10	-0,13	0,07	-0,09	0,04	-0,01	-0,07
2	Койт	0,09	-	-0,02	0,02	0,08	0,08	-0,01	0,11	-0,21	-0,21	0,04
3	Перемога 165	0,03	0,03	-	0,07	-0,06	-0,06	-0,11	0,00	0,07	0,25	-0,04
4	Невский	-0,04	0,09	0,04	-	-0,15	-0,23	0,01	0,12	0,22	0,02	0,11
5	Грунтовый грибовский 1180	-0,08	-0,01	0,00	-0,03	-	0,09	-0,02	0,04	-0,08	0,06	0,03
6	Волгоградский скороспелый 323	0,02	0,12	0,04	-0,16	-0,09	-	0,00	-0,04	0,08	0,05	0,00
7	Свитанок	-0,06	0,11	-0,17	0,06	0,13	-0,04	-	-0,21	-0,04	0,09	0,05
8	Сибирский скороспелый	-0,10	-0,12	-0,04	0,03	0,01	0,17	0,02	-	0,12	-0,11	0,07
9	Талалихин 186	0,15	-0,04	0,05	0,05	0,12	0,06	-0,21	0,00	-	0,15	0,01
10	Атом	0,01	0,09	-0,10	0,02	0,01	0,02	0,19	-0,04	-0,01	-0,04	-
11	Глория	0,09	-0,34	0,25	0,10	-0,13	0,01	0,10	0,12	0,01	0,04	0,15
-	σ^2	0,007	0,017	0,012	0,012	0,007	0,010	0,013	0,010	0,013	0,012	0,015

ду у всех сортов были небольшими (табл. 6).

Несмотря на то, что и положительные, и отрицательные значения эффектов общей и специфической комбинационной способности и цитоплазматические эффекты сортов в 1989 г. были значительно ниже, чем в предыдущем году, их влияние на разнообразие испытываемых гибридов, как показал дисперсионный анализ, было достоверным (табл. 7).

Таблица 7

Дисперсионный анализ комбинационной способности скороспелых сортов томата по продуктивности (1989 г.)

Фактор варьирования	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	F ₀₅	
				факт.	табл.
ОКС	0,32	10	0,03	3,67	1,87
СКС	1,13	55	0,02	2,06	1,32
Р. Э.	1,11	55	0,02	1,99	1,32
Случайные факторы	1,23	120	0,01	—	—

Наблюдалась корреляционная зависимость между продуктивностью сорта и его общей комбинационной способностью при использовании в качестве материнского компонента скрещивания ($r=0,75 \pm 0,22$). Если же сорт использовался в качестве отцовского компонента скрещивания, то такая зависимость отсутствовала ($r=0,12 \pm 0,33$).

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по Хейману (табл. 8) показал, что различия между сортами и гибридами существенны только по доминантным и сверхдоминантным эффектам полигенов (значимость b и b_3), в также по специфическим взаимодействиям цитоплазмы с гетерозиготными ядрами (значимость d).

Регрессионный анализ (рис. 2)

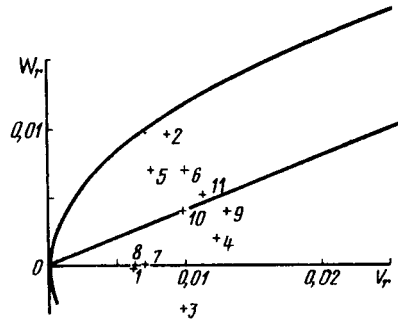


Рис. 2. Регрессия W_p/V_r для признака продуктивности растений скороспелых сортов томата в 1989 г. $W_p=0,42$, $V_r=0,07$.

подтвердил наблюдавшуюся в 1989 г. активность доминантных и сверхдоминантных эффектов полигенов. Анализируемые сорта расположены в зоне графика, соответствующей наличию от 90 до 100 % активных доминантных аллелей полигенов. Как и при графическом анализе 1988 г., слабая сверхдоминантная активность выявлена у сорта Белый налив 241, близок к нему и сорт Свитанок, наименьшее количество доминантных аллелей — у сортов Глория, Атом и Талалихин 186. Резко возросла доля доминант у сорта Сибирский ско-

Таблица 8

Дисперсионный анализ генетического контроля продуктивности скороспелых сортов томата (1989 г.)

Фактор варьирования	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат (варианса)	F ₀₅	
				факт.	табл.
a	0,278	10	0,28	1,73	2,97
в т. ч. a ₁	0,201	10	0,020	2,84	2,97
b	0,727	55	0,013	1,90	1,48
в т. ч.:					
b ₁	0,131	1	0,131	5,44	161,00
b ₂	0,151	10	0,015	2,01	2,97
b ₃	0,445	44	0,010	1,63	1,60
c	0,277	10	0,028	2,46	2,97
d	0,679	45	0,015	3,02	1,60
Общее	1,961	120	0,016	2,16	1,19

роspěлый, а у сорта Перемога 165 проявилось сверхдоминирование.

Интересно, что доли влияния различных групп полигенов на разнообразие гибридов по продуктивности в оба года исследования были почти одинаковыми. Если варианты, определяемые этими группами, выразить в процентах от их сумм, то они оказываются очень близкими по значениям (табл. 9).

Относительная активность разных групп полигенов в годы исследования в основном оставалась постоянной. В неблагоприятных условиях выращивания возрастала доля влияния генов цитоплазмы и несколько снижалась доля влияния доминантных аллелей на общую и специфическую комбинационную способность сортов. Снижение продуктивности сортов и гибридов в 2,5 раза явилось в основном результатом модификационной изменчивости.

Метод дисперсионного анализа диалельных скрещиваний позволяет получать достаточно достоверные сведения об особенностях генетического контроля продуктивности томатного растения в различных условиях выращивания.

Выводы

1. Гибридизация скороспелых сортов томата позволяет получать

Таблица 9

Доли влияния (%) разных групп генетических факторов на разнообразие гибридов

Фактор варьирования	1988 г.	1989 г.
<i>a</i>	35,6	33,3
в т. ч. <i>a</i> ₁	20,0	23,8
<i>b</i>	20,1	15,5
в т. ч.:		
<i>b</i> ₁	17,7	13,1
<i>b</i> ₂	1,4	1,5
<i>b</i> ₃	1,0	1,0
<i>c</i>	25,0	33,3
<i>d</i>	19,3	17,9

гибриды F₁, значительно превосходящие родительские сорта по продуктивности; гетерозисный эффект в условиях опыта в среднем составлял 29,5 %.

2. Среди изучаемых в опыте сортов наиболее высоким значением общей комбинационной способности при использовании в качестве материнского компонента скрещивания характеризовался сорт Талалихин 186, высокие значения этого показателя имели также сорта Невский, Волгоградский скороспелый 323 и Сибирский скороспелый, очень низкие — Белый налив 241 и Атом. При использовании в качестве отцовского компонента скрещивания высокие значения этого показателя были у сортов Койт, Волгоградский скороспелый 323 и Свитанок, низкие — Перемога 165 и Невский.

3. В благоприятных для выращивания томата условиях корреляционная связь между продуктивностью сорта и его общей комбинационной способностью проявилась слабо как при использовании его в качестве материнского компонента скрещивания ($r=0,38 \pm 0,31$), так и отцовского ($r=0,18 \pm 0,33$).

В неблагоприятных условиях эта связь была достаточно тесной только при использовании сорта в качестве материнского компонента скрещивания ($r=0,75 \pm 0,22$) и полностью отсутствовала при его использовании в качестве отцовского компонента ($r=0,12 \pm 0,33$).

4. Наибольшие варианты специфической комбинационной способности имеют сорта Перемога 165 и Глория, а наименьшую — Белый налив 241.

5. Продуктивность гибридов F₁ скороспелых сортов томата в значительной мере контролируется полигенами цитоплазмы, которые у сортов Невский и Перемога 165

обеспечивают высокий положительный эффект, а у сортов Белый налив 241 и Свитанок — отрицательный.

6. Общая комбинационная способность у скороспелых сортов томата обеспечивается аддитивными и доминантными эффектами полигенов, причем доля влияния первых примерно в 1,3 раза больше.

7. Специфическая комбинационная способность в основном контролируется однонаправленными доминантными полигенами, при этом доля ее влияния на разнообразии гибридов примерно в 1,77 раза меньше, чем влияние общей комбинационной способности.

8. В целом доли влияния различных типов полигенов на разнообразии гибридов по продуктивности располагаются в следующей последовательности: доминантные аллели, плазмогены, аддитивные аллели и, наконец, эффекты взаимодействия цитоплазмы с гетерозиготным ядром.

9. Наблюдаемые в разные по погодным условиям годы различия гибридов по продуктивности имели

в основном модификационную природу, сравнительная активность разных типов полигенов сохранялась практически почти на одном уровне.

ЛИТЕРАТУРА

1. Крючков А. В., Монахов Г. Ф., Нгуен Тхи Нгок Хуэ. Оценка комбинационной способности самонесовместимых инбредных линий среднеспелой белокачанной капусты по массе кочана. — Изв. ТСХА, 1989, вып. 1, с. 42—46.
2. Крючков А. В., Фам Хонг Кук. Общая и специфическая комбинационная способность самонесовместимых инбредных линий скороспелой кочанной капусты. — Изв. ТСХА, 1986, вып. 3, с. 76—79.
3. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. — М.: Мир, 1985.
4. Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Таругина Л. А. Сравнительная оценка методов анализа комбинационной способности у растений. — Генетика, 1966, № 8, с. 8—17.
5. Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Таругина Л. А. Диаллельный анализ в селекции растений. — Минск: Наука и техника, 1974.
6. Griffing B. — Austr. J. of Biol. Sci., 1956, vol. 9, N 4, p. 463.
7. Hayman B. J. — Biometrics, 1954, vol. 10, p. 235—244.

Статья поступила 23 сентября 1991 г.

SUMMARY

The nature of inheriting productivity and combining ability in 11 tomato varieties was investigated by means of diallel crossing technique. It has been found that productivity is checked by polygenic system in which dominant alleles predominate, plasmogenes are somewhat less active, being followed by additive alleles and interaction of plasmogenes with heterozygous nucleus. In years with unfavourable weather conditions the role of plasmogenes gets somewhat higher, while that of dominants gets lower. Maximal heterotic effect is found with successful combination of high specific combining ability with the general one. Sufficiently high correlation ($r=0.75\pm 0.22$) between productivity of the variety and the effect of general combining ability is found only under unfavourable conditions of growing with using it as maternal component of crossing.