

УДК 635.36:631.527.33

КОМБИНАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ САМОНЕСОВМЕСТИМЫХ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ БРЮССЕЛЬСКОЙ КАПУСТЫ ПО ПРОДУКТИВНОСТИ

Г. Ф. МОНАХОС, С. В. БОЧКАРЕВ

(Кафедра селекции и семеноводства овощных и плодовых культур)

Исследования проводили на 14 самонесовместимых родительских линиях и 182 гибридах F_1 брюссельской капусты, полученных в результате скрещивания по полной диаллельной схеме. Установлено, что продуктивность контролируется полигенной системой. Линии существенно различаются по аддитивным и доминантным эффектам полигенов. Важное значение в контроле признака имеет также сверхдоминирование и комплементарный эпистаз, чем и обеспечивается высокий гетерозисный эффект гибридов. Варьирование линий по общей комбинационной способности обусловлено аддитивным и усредненным доминантным действием полигенов, а по специфической комбинационной способности наряду со сверхдоминированием и комплементарным эпистазом — также асимметрией в распределении доминантных полигенов между линиями. Максимальный гетерозис наблюдается при удачном сочетании высокой специфической комбинационной способности с высокой общей комбинационной способностью одной или обеих родительских линий.

Урожайность брюссельской капусты находится в тесной зависимости от массы товарных кочанчиков на одном растении, поэтому в селекционной работе с этой культурой изучению характера наследования, комбинационной способности линий и особенностям проявления гетерозиса по данному признаку необходимо уделять большое внимание. Надо сказать, что подобные исследования в нашей стране до настоящего времени не проводились.

Ряд зарубежных исследователей занимались данной проблемой. Так, Д. Джинкс [4] пришел к заключению, что гетерозис по продуктивности у многих культур может быть объяснен доминантным или эпистатическим эффектом и частично сверхдоминированием. Д. Роулэнд [5] предположил наличие у брюссельской капусты полного доминирования по признаку товарного урожая. По данным Т. Ходжкина [3], количество кочанчиков в большей степени контролируется аддитивными генами, а их размер определяется доминантными факторами.

Знание типа взаимодействия генов при контроле массы товарных кочанчиков у гибридов F_1 комбинационной способности конкретных самонесовместимых линий и ее генетической природы позволит более надежно проводить отбор и значительно ускорить селекционный процесс получения отечественных высокопродуктивных гибридов F_1 брюссельской капусты.

Методика

Объектом исследований служили 182 гибрида F_1 , полученные в результате скрещивания по полной диаллельной схеме 14 самонесовместимых родительских линий брюссельской капусты 2—7-го поколений инбридинга. Стандартом служили районированный в России сорт Геркулес 1342 и гибриды F_1 зарубежной селекции Dolmic, Perrine,

Rider, Sherriff и Dixie. Семена высевали 1 апреля в кассеты с ячейками диаметром 5 см; рассаду высаживали на участке открытого грунта лаборатории овощеводства Тимирязевской академии 10 мая по схеме 70×50 см. Опыт заложен в двух повторениях по 15 учетных растений на делянке. Расположение вариантов рендомизированное, агротехника общепринятая без прищипки стебля. Одноразовую уборку проводили в I декаде октября, учет продуктивности — взвешиванием товарных кочанчиков индивидуально с каждого растения.

В период вегетации температура воздуха в мае и июне превышала норму. Относительная влажность воздуха в течение всего вегетационного периода была выше средней многолетней из-за значительного выпадения осадков в июне, июле и августе. В целом погодные условия были благоприятны для возделывания брюссельской капусты. Комбинационную способность родительских линий определяли по Гриффингу [1], эффекты взаимодействия генов — методом дисперсионного и графического анализа диаллельных таблиц по Хейману [2].

Результаты

Из табл. 1 видно, что средняя масса кочанчиков с растения у гибридов варьировала от 210 (Прб×Бр2) до 752 (Дм1×Бр2), а у родительских линий — от нуля (Хл0) до 401 г (Бр2), у стандартов — от 155 (сорт Геркулес 1342) до 605 г (лучший голландский гибрид F_1 Dolmic). Все изучаемые гибриды были значительно продуктивнее единственного районированного в нашей стране сорта Геркулес 1342, а 11 из них превосходили лучший зарубежный гибрид F_1 Dolmic. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что различия между изучаемыми генотипами весьма существенны.

Таблица 1

Средняя масса товарных кочанчиков (г) с одного растения у гибридов и родительских линий, эффекты ОКС и средние цитоплазматические материнские эффекты родительских линий брассельской капусты

Оплов- ские формы	Материнские формы													
	Ак1	Бо3	Бо5	Бр1	Бр2	Бч1	Бч2	Пр3	Пр5	Пр6	Пр9	Кт1	Дч1	Хк0
Ак1	176.5	334.5	441.0	254.5	286.0	365.5	341.0	498.0	528.5	407.0	441.5	338.0	270.0	292.0
Бо3	218.0	164.0	318.5	290.5	544.0	359.0	416.5	474.5	549.5	419.5	477.5	240.5	687.5	362.5
Бо5	281.5	275.5	257.0	542.5	646.5	531.5	669.5	394.0	537.5	635.5	430.0	343.0	559.0	350.0
Бр1	268.5	465.0	422.0	177.5	567.5	456.5	406.5	400.5	395.0	600.5	433.0	424.0	689.5	554.0
Бр2	268.5	481.5	261.0	407.0	401.0	498.5	320.5	357.5	478.0	354.0	459.0	235.5	310.5	370.5
Бч1	378.0	505.0	614.0	243.0	549.0	220.5	389.0	439.0	459.0	192.0	215.5	335.0	399.0	499.5
Бч2	389.0	530.0	560.5	292.0	497.5	395.0	226.5	419.0	513.0	468.5	472.5	254.5	709.5	435.0
Пр3	321.5	516.0	449.0	451.0	355.0	370.0	394.0	362.5	334.5	235.5	473.5	354.0	433.0	529.5
Пр5	240.5	435.5	441.0	227.0	405.0	267.0	534.5	357.5	95.50	582.0	294.5	451.5	485.0	523.5
Пр6	354.0	539.0	393.0	635.0	210.0	293.0	400.0	400.0	208.0	171.0	423.0	447.5	521.5	318.5
Пр9	196.0	604.0	519.5	395.0	584.5	381.5	447.5	420.0	371.0	362.5	291.5	373.0	410.5	460.5
Кт1	349.0	527.5	420.5	320.0	321.0	263.5	301.0	400.5	365.0	449.5	608.0	238.0	520.5	490.0
Дч1	513.0	722.0	517.5	320.0	752.5	466.0	319.0	708.5	445.0	670.5	513.0	526.5	387.0	526.5
Хк0	360.5	474.0	499.5	368.5	425.0	532.5	533.0	610.0	666.5	625.0	546.5	372.0	423.5	0.00
g	-83.2	17.03	33.87	-20.1	4.60	-27.9	8.65	7.21	-11.9	-4.72	6.33	-40.7	91.94	18.92
g ₁	-107.0	54.58	21.76	-65.3	52.51	-29.2	-7.92	30.87	9.76	25.97	12.12	-62.6	71.19	-6.95
g ₂	-59.67	-20.53	45.97	25.05	-43.31	-26.56	25.22	-16.45	-33.53	-35.42	0.55	-18.81	112.7	44.80
M _g	-47.11	75.11	-24.21	-90.32	95.82	-2.68	-33.14	47.32	43.29	61.39	11.57	-43.79	-41.50	-51.75
F ₁ -P	167.2	288.6	206.6	234.1	19.98	179.4	212.3	64.25	331.2	257.6	139.8	146.7	129.1	467.3
HCP _g (x̄) 215.77; HCP _g (OKC) 84.51; HCP _g (M _g) 84.66														

П р и м е ч а н и е. Средняя масса кочанчиков с одного растения у стандартов: Геркулес 1342 — 155.0; Dolmic — 605.0; Rider — 422.0; Perrine — 539.5; Sherriff — 290.0; Dixie — 327.0.

Таблица 2

**Результаты дисперсионного анализа
комбинационной способности
родительских линий брюссельской
капусты**

Источник изменчивости	df	σ^2	F_{\downarrow}	F_{\uparrow}
ОКС	13	43863,07	7,24	1,74
СКС	91	18554,00	3,06	1,32
РЭ	91	11779,98	1,94	1,32
Случайные отклонения	195	6059,72	—	—

С помощью трехфакторного дисперсионного анализа (табл. 2) выявлены также существенные различия между родительскими линиями по общей и специфической комбинационной способности (соответственно ОКС и СКС) и по реципрокным эффектам (РЭ). В соответствии со значениями эффектов ОКС родительские линии можно разделить на 4 группы. В 1-ю входят линии Дм1, Бо5, Хл0 и Бо3, обладающие наибольшими положительными эффектами ОКС, во 2-ю — линии Бч2, Пр3, Пр9 и Бр2, имеющие сравнительно невысокие положительные эффекты и обеспечивающие получение высокопродуктивных гибридов при скрещивании с первыми. Линии этих двух групп наиболее перспективны для дальнейшей селекционной работы с брюссельской капустой. Линии 3-й группы Пр5, Пр6 и Бр1 с небольшими отрицательными эффектами ОКС мало перспективны, но могут обеспечить гетерозисный эффект в отдельных комбинациях скрещивания за счет СКС. Линии 4-й группы Ак1, Бч1 и Кт1 с максимальными отрицательными эффектами ОКС следует исключить из селекционного процесса.

Анализ СКС (табл. 3) показал, что максимальные варианты имеют линии

Пр6, Бо3, Бо5 и Бч1. Следует ожидать, что при скрещивании этих линий возможно получение высокопродуктивных гибридов за счет специфичности сочетания генотипов отдельных линий. Эффекты СКС в данном наборе скрещиваемых генотипов были довольно высокими и варьировали в пределах от -169,8 до 227,6 г.

Необходимо отметить, что высокий гетерозисный эффект у лучших гибридов обусловлен главным образом удачным сочетанием высокой ОКС родительских линий с высоким эффектом СКС. Например, для Бо3×Дм1 $\chi_{ij}=722$ г, $g_i=91,9$ г, $g_j=17,0$ г, $S_{ij}=180,8$ г; для Бр2×Дм1 $\chi_{ij}=752$, $g_i=91,9$, $g_j=4,6$, $S_{ij}=20,0$; для Пр3×Дм1 $\chi_{ij}=708$, $g_i=91,9$, $g_j=7,2$, $S_{ij}=56,6$ г. У большинства других высокопродуктивных гибридов гетерозис в основном был обусловлен высокой СКС в сочетании с высокой ОКС одного из родителей.

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по Хейману (табл. 4) свидетельствует о существенных различиях между линиями по аддитивным и доминантным эффектам полигенов, ответственных за продуктивность растения (значимость показателей a и σ).

Значительную роль в варьировании ОКС играет и разнообразие генотипов родительских линий (значимость a_1). В генотипах линий эффекты доминантных аллелей однонаправлены (значимость v_1), между линиями они распределены неравномерно (значимость v_2), в контроле изучаемого признака тоже важное значение имеют аллельные и неаллельные взаимодействия полигенов (значимость v_3).

Не выявлено существенных различий между линиями по средним материнским эффектам (незначимость c), однако присутствуют значимые различия по реципрокным эффектам в кон-

Эффекты специфической комбинационной способности и варiances СКС родительских линий броссельской капусты

Отцовские формы	Материнские формы													Х _{к0}			
	Ак1	Бо3	Бо5	Бр1	Бр2	Бч1	Бч2	Пр3	Пр5	Пр6	Пр9	Кт1	Дч1				
Бо3	-72.51																
Бо5	-4.35	-168.8															
Бр1	-50.12	-34.12	53.54														
Бр2	-59.08	76.17	0.33	87.81													
Бч1	67.92	27.92	151.8	-17.19	132.1												
Бч2	24.61	32.61	157.5	-54.24	-19.21	-3.71											
Пр3	70.81	56.06	-34.53	23.70	-70.51	10.24	-24.31										
Пр5	64.65	72.40	52.31	-71.96	33.83	-12.17	112.0	-64.28									
Пр6	53.49	51.99	70.15	227.6	-132.8	-139.8	15.36	-99.69	-3.35								
Пр9	-19.31	102.4	19.60	-37.17	95.86	-94.89	30.06	18.26	-76.65	-23.81							
Кт1	52.47	-7.28	-26.37	3.86	-100.6	-47.10	-105.2	-4.21	45.88	78.97	109.9						
Дч1	-32.17	180.8	-2.51	17.97	20.01	-46.49	-1.30	56.65	-30.01	93.83	-51.47	57.31					
Х _{к0}	-24.40	-32.65	-42.99	47.49	-40.72	110.0	41.47	128.7	173.0	42.60	63.29	37.83	-50.81				
$\sigma^2_{S_1}$	2776	8165	7587	6585	6663	7625	4739	4147	6178	10592	4770	4339	4838	6464			

НСР₀₅(S₁-S₁) 20,73

Таблица 4

Дисперсионный анализ полных
диаллельных скрещиваний
самонесовместимых линий
брюссельской капусты по средней
продуктивности растений

Фактор вариирования	df	σ^2	F_{\downarrow}	F_r
a	13	87726.15	4.11	2.55
a ₁	13	24673.89	3.89	2.55
e	91	37107.99	3.72	1.39
e ₁	1	1072942.53	1470.93	161.00
e ₂	13	29552.06	3.51	2.55
e ₃	77	24931.28	2.41	1.39
c	13	44396.46	2.06	2.55
d	78	20087.22	1.74	1.39
Общая	195	34160.12	2.82	1.19

клетных комбинациях скрещивания (значимость *d*).

Из сравнения результатов дисперсионного анализа по Гриффину (табл. 2) и по Хейману (табл. 4) следует, что различия между изучаемыми линиями по ОКС определяются не только аддитивными, но и доминантными эффектами полигенов, причем последние даже оказывают большее влияние. Различия же по СКС наряду со сверхдоминированием и эпистазом связаны с асимметрией распределения доминантных аллелей среди линий, а также однонаправленность действия доминантных аллелей на величину признака.

Анализ взаимосвязи вариантов (V_r) и коварианс родитель — потомок (W_r) показывает наличие эффектов аллельного и неаллельного взаимодействия генов, контролирующих продуктивность гибридов, преобладание доминантных и сверхдоминантных аллелей у линий Ак1, Кт1, Дм1, Пр3 и Пр9 и рецессивных — у Хл0 и Бо3. Коэффициент регрессии W_r/V_r значительно отличается от единицы ($\epsilon=0,39$), а на-

клон линии регрессии вправо от линии единичного наклона указывает на взаимодействие генов по типу комплементарного эпистаза. О наличии сверхдоминирования и комплементарного эпистаза свидетельствуют также отношения $N_1/D=5,17$ и $\sqrt{N_1/D}=2,27$. Эти типы взаимодействия генов обеспечивают тот высокий средний гетерозис по каждой группе гибридов с участием общего родителя и в целом по всем гибридам ($\bar{F}_1 - p$)=203 г (табл. 1).

Высокая отрицательная корреляция между выражением признака у родителей и суммой вариантов и коварианс ($r=-0,73\pm 0,20$) показывает, что наиболее продуктивные линии имеют большее число доминантных аллелей.

Не выявлено взаимосвязи между фенотипическим проявлением признака у линий и их ОКС ($r=0,34\pm 0,27$), а также между эффектами ОКС и количеством доминантных генов ($r=0,15\pm 0,29$).

Итак, у самонесовместимых линий брюссельской капусты продуктивность контролируется полигенной системой. Линии существенно различаются по аддитивным и доминантным эффектам полигенов. В контроле продуктивности гибридов важную роль играет и специфическое взаимодействие генов — сверхдоминирование и комплементарный эпистаз, чем и обусловлен высокий гетерозисный эффект. Вариирование эффектов ОКС обусловлено аддитивными и доминантными эффектами полигенов, а СКС — сверхдоминированием и комплементарным эпистазом, а также асимметрией в распределении доминантных полигенов между линиями.

При селекции высокопродуктивных гибридов F_1 брюссельской капусты наиболее перспективно использовать линии Дм1, Бо5, Бо3, Хл0, Бч2, Пр3, Пр9, Бр2.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Griffing B.* — Austr. J. of Biol. Sci., 1956, vol. 9, № 4, p. 463.— 2. *Hayman B.I.* — Biometrics, 1954, vol. 10, p. 235—244.— 3. *Hodgkin T.* — Theoretical and Applied Genetics, 1981. vol. 59, p. 79—82.

4. *Jinks J.L.* — Philosophical Transactions of the Royal. Society of London, 1981. B. 292, p. 407—419. — 5. *Rowlands D.G.* Proceedings of the Horticultural Congress, 2. Brussels, 1962, p. 102—108.

Статья поступила 24 августа 1993 г.

SUMMARY

Investigations were conducted on 14 self-incompatible parent strains and 182 F₂ hybrids of Brussels sprouts produced by crossing according to full diallel scheme. It has been found that productivity is checked by polygenic scheme. Strains vary greatly in additive and dominant effects of polygenes. In checking the character, superdomination and complementary epistasis are also of great importance, which provides high heterotic effect of hybrids. Variation in strains by general combinative ability is due to additive and averaged dominant effect of polygenes, while variation by specific combinative ability, along with superdomination and complementary epistasis, is also due to asymmetry in distribution of dominant polygenes between the strains. There is maximum heterosis with successful combination of high specific combinative ability with high general combinative ability of one or both parent strains.