

УДК 635.342:631.527.33

## ОЦЕНКА КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ САМОНЕСОВМЕСТИМЫХ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ СРЕДНЕСПЕЛОЙ БЕЛОКОЧАННОЙ КАПУСТЫ ПО МАССЕ КОЧАНА

А. В. КРЮЧКОВ, Г. Ф. МОНАХОС, НГУЕН ТХИ НГОК ХУЭ

(Кафедра селекции и семеноводства овощных и плодовых культур)

Исследования проводили на 13 самонесовместимых родительских линиях и 156 гибридах  $F_1$  среднеспелой белокочанной капусты, полученных в результате скрещивания по диаллельной схеме. Установлено, что масса кочана у линий среднеспелой кочанной капусты контролируется полигенной системой. Линии существенно различаются по аддитивным и доминантным эффектам полигенов и плазмогенов. Важное значение имеет также сверхдоминирование и комплементарное действие генов. Варьирование линий по общей комбинационной способности в основном обусловлено аддитивным и усредненным доминантным действием аллелей. Варьирование массы кочана определяется, по крайней мере, 119 генами с доминантными эффектами. Максимальный гетерозис наблюдается при удачном сочетании высокой общей и высокой специфической комбинационной способности родительских линий.

У белокочанной капусты величина урожая находится в тесной зависимости от массы кочана, поэтому изучению характера наследования, комбинационной способности линий и особенностям проявления гетерозиса по данному признаку уделяется большое внимание [1—4, 6, 7, 10, 11]. Установлено, что масса кочана контролируется полигенной системой и наследуется чаще промежуточно [1, 6]. Однако В. Сваруп и другие исследователи [10, 11] сообщают, что во всех изученных ими комбинациях скрещивания доминантные и эпистатические эффекты преобладали над аддитивными.

Знание типа взаимодействия генов при контроле массы кочана у  $F_1$  гибридов, комбинационной способности конкретных самонесовместимых линий и ее генетической природы позволит ускорить селекционный процесс, целью которого является выведение высокоурожайных  $F_1$  гибридов.

### Методика

Объектом исследований служили 156 гибридов  $F_1$ , полученных в результате скрещивания по полной диаллельной схеме 13 самонесовместимых родительских линий среднеспелой белокочанной капусты 2—12-го поколений инбридинга, выведенных из сортов и гибридов отечественной и зарубежной селекции (табл. 1). Стандартом служили сорта Слава грибовская 231, Слава 1305, Надежда, Лосиноостровская 8, Белорусская 455 и Сибирячка 60.

Рассада была высажена в поле на Овощной опытной станции им. В. И. Эдельштейна 12 июня 1987 г. по схеме  $70 \times 40$  см. Опыт заложен в 3 повторениях по 12 учетных рас-

тений на делянке, расположение вариантов рендомизированное. Агротехника общепринятая. В период вегетации температура воздуха и количество осадков были ниже средних многолетних, что привело к замедлению роста и развития растений. Одноразовую уборку проводили в момент технической спелости кочанов, учет массы — взвешиванием индивидуально каждого кочана.

Комбинационную способность родительских линий оценивали по Гриффингу [8], эффекты взаимодействия генов — методом дисперсионного и графического анализа диаллельных таблиц по Хейману [5, 9].

### Результаты

При исследованиях установлены большие различия между изучаемыми генотипами по средней массе кочана: у родительских линий она была в пределах от 1,07 до 1,65 кг, у стандартных сортов — от 1,55 до 1,96 кг и у  $F_1$  гибридов — от 1,47 до 2,38 кг (табл. 2). Продуктивность большинства гибридных комбинаций (в среднем по реципрокным скрещиваниям) была выше, чем у сортов Белорусская 455, Надежда, Лосиноостровская 8 и Сибирячка 60; 27 гибридов существенно превосходили по этому показателю сорт Слава 1305 и 7 лучших ( $Xc1 \times B21$ ,  $C110 \times B25$ ,  $Xc1 \times B25$ ,  $C119 \times Кл2$ ,  $C119 \times Hc4$ ,  $C110 \times Oc6$  и  $Xc1 \times Oc6$ ) — наиболее урожайный сорт Слава грибовская 231. Про-

дуктивность этих гибридов была выше, чем лучшего сорта, на 10,7—14,9 т/га.

Анализ вариантов комбинационной способности по Гриффингу (табл. 3) показал, что родительские линии существенно различаются по общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способности и реципрокным эффектам (РЭ). Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по Хейману (табл. 4) также свидетельствует о существенных различиях между линиями по аддитивным и доминантным эффектам генов (значимость показателей  $a_1$  и  $b$ ). В связи со значимостью показателя  $b$  наличие аддитивных эффектов было тестировано по варьированию средних значений признака родительских линий ( $a_1$ ).

Кроме того, в изучаемом материале эффекты доминирования преимущественно однонаправленны (значимость  $b_1$ ), эффекты доминирующих генов распределены между линиями неравномерно (значимость  $b_2$ ), важное значение в контроле величины признака у гибридов принадлежит специфичным для комбинаций скрещивания аллельным (сверхдоминирование) и неаллельным (эпистаз) взаимодействиям генов (значимость  $b_3$ ). Высокая значимость показателей  $c$  и  $d$  указывает на существенные различия между линиями по средним материнским эффектам ( $m\bar{a}$ ) и реципрокным эффектам в комбинациях скрещивания.

Сравнение результатов анализа по Гриффингу и Хейману показывает, что последний метод более информативен, так как позволяет детализировать действие генетических факторов, обуславливающих различия между линиями по ОКС и СКС и РЭ. Так, из данных табл. 3 и 4 видно, что различия по ОКС определяются не только аддитивными, но и доминантными эффектами генов, причем последние оказывают даже большее влияние. Различия же по СКС наряду со сверхдоминированием и эпистазом связаны с асимметрией в распределении доминантных аллелей среди линий, а также направленностью действия доминантных эффектов на величину признака.

Таблица 2

Средняя масса кочана  $F_1$  гибридов, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий среднеспелой белокочанной капусты (кг). 1987 г.

	B21	B25	Гл4	Кл2	Ка5	Нс4	Ос6	Ро2	С110	С119	Сг37	Сг41	Хс1	$g_1$	$m\bar{a}$	$F_1 - P$
B21	1,07	1,47	1,83	1,86	1,51	1,98	1,92	1,92	2,24	1,98	1,66	2,00	2,27	-0,06	-0,19	0,82
B25		1,12	1,94	2,01	1,85	1,78	2,19	1,92	2,28	1,98	1,60	1,95	2,39	0,00	0,09	0,82
Гл4			1,23	1,99	1,70	1,71	1,71	1,65	2,04	1,94	1,59	2,07	2,02	-0,09	-0,05	0,61
Кл2				1,46	1,69	1,72	2,20	1,61	2,19	2,31	2,11	1,94	1,74	0,02	-0,05	0,48
Ка5					1,22	1,53	1,76	1,86	1,87	1,80	2,06	2,15	-0,13	-0,03	0,58	
Нс4						1,09	2,01	1,56	1,89	2,26	1,68	2,06	1,86	-0,10	-0,01	0,75
Ос6							1,48	2,08	2,38	2,13	1,69	1,98	2,38	0,11	0,21	0,55
Ро2								1,13	1,39	1,73	1,76	1,93	1,54	-0,15	0,01	0,64
С110									1,22	2,25	2,17	2,10	2,11	0,16	0,00	0,89
С119										1,57	1,91	2,06	2,10	0,12	-0,07	0,47
Сг37											1,13	1,71	2,06	-0,13	-0,10	0,68
Сг41												1,65	2,22	0,10	0,16	0,35
Хс1													1,58	0,15	0,03	0,49

Стандартные сорта: Слава грибовская 231 1,96  
 Слава 1305 1,73  
 Белорусская 455 1,66  
 Надежда 1,66  
 Ложиноостровская 8 1,55  
 Сибирячка 60 1,42

$$HCP_{os} (x_{ij} - x'_{ij}) = 0,30$$

$$HCP_{os} (g_i - g'_i) = 0,18$$

$$HCP_{os} (m\bar{a}_i - m\bar{a}'_i) = 0,19$$

Дисперсионный анализ комбинационной способности самонесовместимых линий среднеспелой белокочанной капусты по средней массе кочана (по [8])

Фактор варьирования	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	F <sub>01</sub>	
				фактическое	табличное
ОКС	12,7480	12	1,0623	14,91	2,36
СКС	26,7142	78	0,3425	4,81	1,73
РЭ	19,4330	78	0,2491	3,50	1,73
Случайные факторы	23,9168	336	0,0712		

В соответствии с величинами эффектов ОКС, которые варьируют от  $-0,15$  кг у линии Ро2 до  $0,16$  кг у С110 (табл. 2), родительские линии можно разделить на 3 группы. Наиболее перспективны для выведения высокоурожайных гибридов линии С110, Хс1, С119, Ос6, Сг41 (с эффектами ОКС от  $0,10$  до  $0,16$  кг). Линии Кл2, Б25 и Б21 занимают промежуточное положение по ОКС, но они обеспечивают высокий гетерозис в отдельных комбинациях скрещивания. Линии Ро2, Ка5, Сг37, Нс4 и Гл4 обладают низкой ОКС, при скрещивании с ними гибриды имеют мелкий кочан.

Хотя между эффектами ОКС и фенотипическим проявлением признака у родительских линий существует довольно высокая корреляционная зависимость ( $r=0,740 \pm 0,203$ ), отбор линий по средней массе кочана не всегда надежен. Так, масса кочана у линии С110, обладающей максимальным эффектом ОКС, меньше, чем у линий Ка5 и Гл4, у которых низкие эффекты ОКС.

Эффекты СКС в данной системе скрещиваний были довольно высокими и варьировали в пределах от  $-0,35$  до  $0,35$  кг. Следует отметить, что высокий гетерозисный эффект у лучших гибридов обусловлен удачным сочетанием высокой ОКС родительских линий с высоким

Таблица 4

Дисперсионный анализ полных диаллельных скрещиваний самонесовместимых линий среднеспелой белокочанной капусты по средней массе кочана (по [9])

Фактор варьирования	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	F <sub>01</sub> *	
				фактическое	табличное
a	12,7480	12	1,0623	6,19	3,03
a <sub>1</sub>	1,6112	12	0,1343	4,85	3,03
b	26,7142	78	0,3425	6,54	1,60
В т. ч.:					
b <sub>1</sub>	14,0731	1	14,0731	186,65	98,49
b <sub>2</sub>	1,1425	12	0,0952	3,84	3,03
b <sub>3</sub>	11,4986	65	0,1769	3,10	1,70
c	10,8045	12	0,9004	4,85	3,03
d	8,6285	66	0,1307	2,41	1,70
В (блоки)	2,3242	2	1,1621		
Взаимодействие					
a × В	4,1198	24	0,1717		
a <sub>1</sub> × В	0,6659	24	0,0277		
b × В	8,1712	156	0,0524		
В т. ч.:					
b <sub>1</sub> × В	0,1507	2	0,0754		
b <sub>2</sub> × В	0,5947	24	0,0248		
b <sub>3</sub> × В	7,4258	130	0,0571		
c × В	4,4545	24	0,1856		
d × В	7,1715	132	0,0543		
Общее взаимодействие	23,9170	336	0,0712		

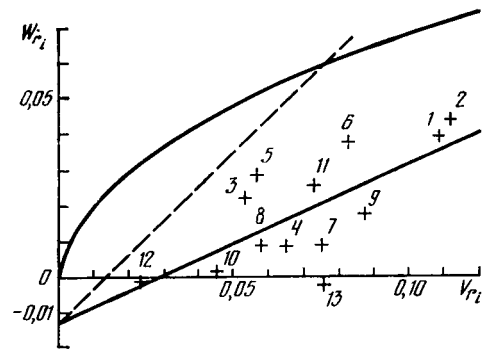
\* Тестирование проведено по отношению к собственному «блочному взаимодействию».

эффектом СКС. Например, для Хс1×Ос6  $g_i=0,15$  кг,  $g_j=0,11$  кг,  $s_{ij}=0,24$  кг, для С110×Ос6 — соответственно 0,16, 0,11 и 0,23 кг. У несколько уступающей им по массе кочана следующей группы высокоурожайных гибридов гетерозис в основном был обусловлен высокой СКС в сочетании с высокой ОКС одного из родителей. Так, для С119×Кл2  $g_i=0,12$  кг,  $g_j=0,02$  кг,  $s_{ij}=0,29$  кг; С110×Б25 — соответственно 0,16, 0,00 и 0,24 кг; Хс1×Б25 — 0,15, 0,00 и 0,34 кг; С119×Нс4 — 0,12, -0,10 и 0,36 кг и для Хс1×Б21 — 0,15, -0,16 и 0,32 кг.

Установлены большие различия между родительскими линиями и по вариансам СКС (табл. 5). Максимальные варианты характерны для линий С110, Хс1, Б21 и Б25, при этом у линий С110 и Хс1 они сочетаются с высокими эффектами ОКС, а у Б21 — с низкими. Линии с минимальными вариансами СКС также обладают как высокими, так и низкими эффектами ОКС.

Необходимо отметить, что у гибридов, полученных с участием линий Ос6, Б21, Сг41, Сг37 и Б25, масса кочана существенно зависит от цитоплазматической наследственности. Как свидетельствуют средние эффекты ОКС материнских линий, приведенные в табл. 2, линии Ос6, Сг41 и Б25 имеют плазмогены, способствующие формированию крупных кочанов, а линии Б21 и Сг37 имеют плазмогены, способствующие формированию мелких кочанов. Наличие плазмогенов, влияющих на формирование кочана, снижает селекционную ценность линий, так как приводит к различиям между реципрокными гибридами, что вызывает необходимость раздельной уборки семян скрещиваемых линий.

Анализ взаимосвязи дисперсий ( $v_r$ ) и ковариаций родитель — потомок ( $w_r$ ) выявил наличие эффектов неаллельного взаимодействия генов, контролирующих массу кочана  $F_1$  гибридов: коэффициент регрессии  $v_r/w_r$  значительно отличается от единицы ( $b=0,432 \pm 0,135$ ). Наклон линии регрессии вправо от линии единичного наклона указывает, что это взаимодействие в основном определено комплементарным эпистазом (рисунок). О наличии сверхдоминирования и комплементарного эпистаза свидетельствуют также отношения  $H_1/D=8,90$  и  $\sqrt{H_1/D}=2,98$ . Эти типы взаимодействия генов обеспечивают тот высокий гетерозис, который наблюдается в целом по всем гибридам ( $\bar{F}_1 - \bar{p}_1 =$



Регрессия  $w_{r_i}/v_{r_i}$  для признака средней массы кочана.

$w_{r_i}^2=0,0448$   $v_{r_i}$ ;  $w_{r_i}=0,4319$   $v_{r_i}-0,0124$   
Пунктирная прямая — теоретическая линия единичного наклона.

Таблица 5

Эффекты и варианты СКС линий по средней массе кочана (кг). 1987 г.

	Б21	Б25	Гл4	Кл2	Ка5	Нс4	Ос6	Ро2	С110	С119	Сг37	Сг41	Хс1	$\sigma_{s_{ij}}^2$
Б21	-0.69	-0.35	0.10	0.01	-0.19	0.26	-0.02	0.25	0.25	0.03	-0.04	0.08	0.31	0.0786
Б25		-0.76	0.15	0.11	0.09	0.00	0.20	0.20	0.23	-0.02	-0.15	-0.03	0.34	0.0846
Гл4			-0.47	0.08	0.03	0.02	-0.19	0.02	0.03	0.02	-0.08	0.18	0.08	0.0291
Кл2				-0.46	-0.08	-0.08	0.19	-0.14	0.12	0.29	0.33	-0.05	-0.32	0.0509
Ка5					-0.40	-0.07	-0.10	0.16	-0.06	-0.01	0.17	0.21	0.25	0.0326
Нс4						-0.59	0.12	-0.07	-0.06	0.35	0.02	0.19	-0.08	0.0513
Ос6							-0.62	0.24	0.22	0.02	-0.18	-0.11	0.24	0.0608
Ро2								-0.45	0.00	-0.12	0.15	0.10	-0.33	0.0474
С110									-0.98	0.08	0.25	-0.04	-0.09	0.1026
С119										-0.55	0.02	-0.04	-0.06	0.0448
Сг37											-0.49	-0.15	0.16	0.0479
Сг41												-0.43	0.09	0.0303
Хс1													-0.60	0.0801

$$HCP_{05} (s_{ij} - s'_{ij}) = 0,03$$

=0,63 кг) и в среднем по каждой группе гибридов с участием общего родителя (табл. 2).

Нарушение зависимости между  $v_r$  и  $w_r$  вследствие комплементарного эпистаза не позволяет с достаточно высокой точностью распределить родительские линии по наличию у них доминантных аллелей, однако на рисунке можно видеть, что линии Сг41 и С119 обладают максимальным, а линии Б21 и Б25 минимальным числом доминантных аллелей. Отношение  $h^2/N_2=119$  показывает, что, по крайней мере, не менее 119 полигенов контролируют различия изучаемых генотипов по массе кочана и проявляют эффекты доминирования.

Высокая отрицательная корреляционная зависимость между фенотипическим выражением признака у родительских линий и величиной  $v_r+w_r$  ( $r=-0,767\pm 0,193$ ) показывает, что линии, имеющие большую массу кочана, обладают и большей долей генов с доминантными эффектами. Низкий коэффициент корреляции между эффектами общей комбинационной способности линий и величиной  $v_r+w_r$  ( $r=-0,293\pm 0,288$ ) указывает на отсутствие зависимости эффекта от количества доминантных аллелей у родительских линий. Однако линии С119 и Сг41, обладающие большой массой кочана и большим числом доминантных аллелей, отличаются высокой ОКС.

Итак, у самонесовместимых инбредных линий среднеспелой белокочанной капусты масса кочана контролируется полигенной системой. Линии существенно различаются по аддитивным и доминантным эффектам полигенов, а также эффектам плазмогенов. В контроле массы кочана у  $F_1$  гибридов важную роль играют и специфические взаимодействия генов — сверхдоминирование и комплементарный эпистаз, чем и обусловлен высокий гетерозисный эффект. В изученном наборе генотипов, по крайней мере, 119 полигенов проявляют эффекты доминирования, обеспечивая варьирование признака. Варьирование линий по ОКС обусловлено аддитивными и (в большей мере) усредненными доминантными эффектами полигенов, а по СКС — сверхдоминированием и комплементарным эпистазом, а также асимметрией в распределении доминантных полигенов между линиями. Максимальный гетерозисный эффект наблюдался в комбинациях скрещивания, где высокая ОКС родительских линий удачно сочеталась с высокой СКС. При селекции высокопродуктивных  $F_1$  гибридов наиболее перспективно использование линий С110, Хс1, С119, Ос6, Сг41, Б25 и Б21.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Джохадзе Т. И. Комбинационные свойства скороспелых сортов белокочанной капусты. — В сб. науч. тр.: Методы ускорения селекции овощных культур. Л.: Колос, 1975, с. 45—47. — 2. Крючков А. В., Монахов Г. Ф. Проявление комбинационной способности родительских линий среднеспелой кочанной капусты в зависимости от метеорологических условий в год выращивания  $F_1$  гибридов. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 3, с. 130—135. — 3. Крючков А. В., Монахов Г. Ф. Оценка комбинационной способности самонесовместимых линий кочанной капусты при разной площади питания  $F_1$  гибридов. — В сб. науч. тр.: Эколог. особенности овощных культур и разработка агротехн. элементов технологии их выращивания. — М.: ТСХА, 1984, с. 80—85. — 4. 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. — 5. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. — М.: Мир, 1985. — 6. Малахова Е. И. Перспективные для Нечерноземной зоны гибриды белокочанной капусты. — Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. — Л.: Колос, 1977, т. 60, вып. 3, с. 133—140. — 7. Федченко Г. А. Оценка комбинационной способности промежуточных гибридов поздней белокочанной капусты по урожайности и лежкости — Тез. докл. на 5-м съезде Белорус. о-ва генетиков и селекционеров. Горки, 1986, вып. 1, с. 134. — 8. Griffing V. — Austr. J. of Biol. Sci., 1956, vol. 9, N 4, p. 463. — 9. Nauman B. I. — Biometrics, 1954, vol. 10, p. 235—244. — 10. Swarup V., Grill H. S., Singh Daljet. — Ind. You. Genet. Pl. Breed., 1963, vol. 23, N 1, p. 90—100. — 11. Swarup V., Sharma B. R. — Ind. J. Genet. Pl. Breed., 1965, vol. 25, N 1, p. 57—64.

Статья поступила 5 июля 1988 г.