

УДК 634.723:632.4:631.523

ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКА УСТОЙЧИВОСТИ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ ПОТОМСТВОМ СМОРОДИНЫ КАНАДСКОЙ (*RIBES CANADENSIS* JANCZ.)

А. В. ИСАЧКИН, Е. А. ПОПЕЛОВА

(Кафедра селекции и семеноводства плодовых и овощных культур)

На основании изучения изменчивости 2278 семян 26 гибридных семей F_1 и F_2 , полученных от скрещивания смородины канадской с сортами смородины черной Оджебьен и Нарядная, все исследуемые гибриды и исходные формы разделены на 2 альтернативных фенотипических класса — высокоустойчивые и поражаемые. Генетический анализ этого признака позволил предположить, что устойчивость к мучнистой росе контролируется минимум двумя главными генами и двумя генами-супрессорами, взаимодействующими между собой по типу доминантного эпистаза. В рамках предложенной гипотезы установлены генотипы исходных родительских форм — смородины канадской, сортов Оджебьен и Нарядная.

Подавляющее большинство возделываемых в нашей стране сортов смородины не отличается высокой устойчивостью к американской мучнистой росе, которая повсеместно встречается в зонах промышленного выращивания этой культуры. В таких условиях наиболее радикальным средством сдерживания распространения данного заболевания является создание сортов, полученных с использованием эффективных источников устойчивости различного происхождения.

Большой интерес для селекции на этот признак представляют североамериканские виды смородины, у которых устойчивость сформировалась в условиях контакта с возбудителем мучнистой росы и до сих пор не преодолена эволюцией патогена. К их числу относится смородина гудзонская, называемая также канадской. Она рекомендуется некоторыми советскими авторами как донор устойчивости к мучнистой ро-

се [1—7, 9]. За время наших наблюдений смородина гудзонская и большинство ее гибридов также продемонстрировали высокую устойчивость к мучнистой росе в полевых условиях. Тем не менее необходимо дальнейшее изучение характера наследования этого признака. Основа данных исследований была заложена А. С. Равкиным, который проанализировал расщепление по устойчивости к мучнистой росе инбредного и гибридного потомства F_1 смородины канадской.

Продолжая эту работу, мы провели самоопыление, возвратные и сибскрещивания полученных ранее А. С. Равкиным гибридов смородины канадской с сортами Оджебьен и Нарядная. Объем гибридизации составлял по 100—150 цветков в комбинации скрещивания, на самоопыление брали по 150—200 цветков. Кастратию проводили обычным способом без удаления околоцветника. Гибриды заражали мучнистой ро-

росой, прикладывая к их влажным листьям сильнопораженные облиственные побеги разных восприимчивых форм с различных частей селекционного участка. Заболеваемость оценивали через 4 нед после заражения. Результаты анализа расщепления на устойчивые и поражаемые растения приводятся в предлагаемом сообщении.

Анализ гибридов от скрещивания смородины канадской с сортом Оджебьен

По мнению А. С. Равкина [8, 9], высокая степень устойчивости смородины канадской к мучнистой росе контролируется по меньшей мере двумя генами, взаимодействующими по принципу доминантного эпистаза. Ген чувствительности обозначен им символом Ms (mildew sensibility), а ген-модификатор — Su2 (suppressor). В рамках данной гипотезы поражаемыми формами являются те, у которых доминантная аллель гена чувствительности Ms находится в гомозиготном или гетерозиготном состоянии, а супрессор — в рецессивном состоянии, т. е. генотипы поражаемых форм соответствуют фенотипическому радикалу Ms-su2su2, а устойчивых — трем типам фенотипических радикалов Ms-Su2-; msmsSu2- и msmsSu2su2. Поскольку при самоопылении смородины канадской расщепление соответствует модели 13:3, ее генотип можно представить в виде дигетерозитоты MsmsSu2su2.

Относительно генотипа сорта Оджебьен имеется ряд сведений [9, 10], согласно которым устойчивость этого сорта также контролируется двумя генами, но с более сложным типом взаимодействия. Главный ген Sph2 в доминантном состоянии определяет высокую устойчивость к мучнистой росе, а ген-супрессор Su1 в том же состоянии по-

давляет действие главного гена. Взаимодействие их по типу доминантного эпистаза сходно с таковым у смородины канадской. В соответствии с этой гипотезой при самоопылении сорта Оджебьен расщепление должно соответствовать модели 3:13, но фактически оно близко к 1:1. В связи с этим было сделано еще 2 допущения: 1) генотипы, имеющие главный ген в доминантном гомозиготном состоянии, нежизнеспособны; 2) ген-супрессор Su1 подавляет действие главного гена только в гомозиготном состоянии, т. е. аллели супрессора взаимодействуют не по типу доминирования, а по типу полудоминирования.

С учетом этих допущений расщепление при самоопылении сорта Оджебьен соответствует модели 6:6, что не противоречит фактическим данным, а генотип сорта Оджебьен можно представить двойной гетерозиготой Sph2sph2Su1su1 [9].

В наших исследованиях предстояло проверить обе изложенные гипотезы на основании анализа гибридного потомства смородины канадской с сортом Оджебьен, т. е., по существу, получить сведения об аллельности главных генов и супрессоров. Из табл. 1, где представлены результаты расщеплений в F₁, F₂ и возвратных скрещиваниях, видно, что среди гибридов F₁ от скрещивания Оджебьена и смородины канадской имеются и устойчивые, и поражаемые сеянцы, их соотношение близко к 3:1. Такое расщепление может возникнуть, если предположить следующие генотипы исходных форм: Оджебьен — Sph2sph2msmsSu1su1su2su2; смородина канадская — sph2sph2Msmssu1su1Su2su2. В этом случае расщепление идет по всем четырем генам (двум главным генам и двум супрессорам) и по фенотипу соответствует модели 12:4 или 3:1. Гипотезу об аллельности главных генов смороди-

ны канадской и Оджебена следует отвергнуть по двум причинам: 1) доминантные аллели гена Sph2 контролируют согласно принятой ранее модели высокую устойчивость к мучнистой росе, тогда как доминантные аллели гена Ms, напротив, — чувствительность; 2) гомозиготы по доминантным аллелям Sph2, как было ранее принято, нежизнеспособны в отличие от доминантных гомозигот MsMs.

Кроме того, смородина канадская и сорт Оджебен являются предшественниками разных видов, что косвенно свидетельствует о различных источниках устойчивости.

Основное возражение против аллельности супрессоров Su1 и Su2 сводится к тому, что аллели супрессора Su1 взаимодействуют по типу полудоминирования, тогда как Su2 — по типу доминирования.

Таким образом, мы, по-видимому,

Таблица 1

Расщепление по устойчивости к мучнистой росе у потомства смородины канадской с сортом Оджебен

Комбинация скрещивания	Фенотипы скрещиваемых форм	Количество семян, шт.			Математическая модель расщепления, у:в	χ^2
		все-го	устойчивых (у)	восприимчивых (в)		
<i>Самоопыление исходных форм</i>						
Смородина канадская, форма 1	у	194	159	35	13:3	0,03
То же, форма 2	у	245	200	45	13:3	0,03
» » форма 3	у	39	30	9	13:3	0,70
Оджебен	у	74	38	36	1:1	0,05
<i>Скрещивание исходных форм</i>						
Оджебен × канадская	уХу	100	75	25	3:1	0,0
<i>Возвратные скрещивания гибридов F₁ со смородиной канадской</i>						
IXa—170 × канадская	уХу	16	9	7	5:3	0,27
IXa—159 × канадская	вХу	12	10	2	5:3	2,22
IXa—129 × канадская	вХу	17	11	6	5:3	0,04
<i>Возвратные скрещивания гибридов F₁ с сортом Оджебен</i>						
IXa—155 × Оджебен	уХу	12	8	4	3:1	0,44
IX—129 × Оджебен	вХу	36	26	10	1:1	7,11*
<i>Самоопыление гибридов F₁</i>						
IXa—155	у	23	15	8	3:1	1,12
IXa—164	в	156	42	114	1:3	0,31
<i>Сибскрещивание гибридов F₁</i>						
IXa—164 × IXa—162	вХу	169	51	118	1:1	26,61*
IXa—162 × IXa—170	уХу	135	49	86	1:1	10,14*
IXa—164 × IXa—170	вХу	187	83	104	1:1	2,35
IXa—155 × IXa—159	уХв	116	38	78	1:1	13,78*
IXa—159 × IXa—129	вХв	17	4	13	1:3	0,02
IXa—129 × IXa—155	вХу	266	49	217	1:1	106,11*

* Здесь и далее значения χ^2 превышают $\chi^2_{st}=3,84$. Курсивом выделены данные, полученные А. С. Равкиным [9].

имеем дело с четырьмя различными генами: двумя главными и двумя супрессорами. Поскольку в предыдущих исследованиях установлено, что при самоопылении смородины канадской и сорта Оджэбьен расщепление идет только по двум генам, генотипы по двум другим генам следует дополнить двойными рецессивными гомозиготами. Именно поэтому гипотетические генотипы смородины канадской и сорта Оджэбьен соответствуют тем, которые были приведены выше.

При скрещивании сорта Оджэбьен со смородиной канадской теоретически может возникнуть 16 различных генотипов, 12 из которых, по нашему мнению, соответствуют устойчивым фенотипам:

Sph2sph2MsmsSu1su1Su2su2 (1),

Sph2sph2Msmssu1su1Su2su2 (2),

Sph2sph2msmsSu1su1Su2su2 (3),

Sph2sph2msmssu1su1Su2su2 (4),

Sph2sph2msmsSu1su1Su2su2 (5),

Sph2sph2msmssu1su1Su2su2 (6),

sph2sph2MsmsSu1su1Su2su2 (7),

sph2sph2Msmssu1su1Su2su2 (8),

sph2sph2msmsSu1su1Su2su2 (9),

sph2sph2msmssu1su1Su2su2 (10),

sph2sph2msmsSu1su1Su2su2 (11),

sph2sph2msmssu1su1Su2su2 (12),

а 4 генотипа — восприимчивым к мучнистой росе фенотипам:

Sph2sph2MsmsSu1su1Su2su2 (13),

Sph2sph2Msmssu1su1Su2su2 (14),

sph2sph2MsmsSu1su1Su2su2 (15),

sph2sph2Msmssu1su1Su2su2 (16).

Генотипы 1—2 по фенотипу устойчивы, поскольку, с одной стороны, имеют доминантную аллель Sph2 и, с другой, — Su2, ингибирующую действие доминантной аллели Ms; генотипы 3—6 — из-за действия главных генов на фоне отсутствия «подавления» со стороны супрессоров; генотипы 7—8 — в связи с ингибированием доминантных аллелей Ms супрессором Su2; генотипы 9—12 — поскольку рецессивная го-

мозигота msms в рамках ранее принятой гипотезы соответствует устойчивости.

Таким образом, достаточно присутствия в генотипе одного из главных генов в функциональном рабочем состоянии (при отсутствии соответствующей супрессии) Sph2—или msms для того, чтобы соответствующий фенотип был устойчив к мучнистой росе.

Генотипы 13—14 имеют восприимчивый к мучнистой росе фенотип из-за отсутствия ингибирования доминантных аллелей Ms (соответствующий супрессор в рецессивном состоянии). Здесь мы допускаем, что доминантная аллель главного гена Ms, контролирующая восприимчивость, подавляет действие доминантной аллели другого главного гена Sph2, контролирующей устойчивость (Ms > Sph2).

Фенотипы генотипов 15—16, несомненно, будут восприимчивыми в соответствии с действием главных генов.

Таким образом, генетическая система контроля устойчивости к мучнистой росе у исследуемых форм включает 2 главных гена и 2 супрессора, взаимодействующих по типу доминантного эпистаза (Ms—>Sph2; Su1Su1>Sph1—; Su2—>Ms—). Анализ последующих комбинаций скрещиваний связан с всесторонней проверкой этой гипотезы.

Результаты расщепления в потомстве от возвратных скрещиваний гибридов F₁ с обеими родительскими формами хорошо объясняются в рамках предложенной выше гипотезы, как и расщепление в инбредных семьях гибридов F₁. Однако в семьях от сибскрещиваний наблюдается значительное повышение количества восприимчивых сеянцев по сравнению с теоретически ожидаемым. Не исключено, что это отклонение вызвано гибелью части устой-

чивых семян вследствие какого-либо неучтенного фактора.

Тем не менее следует обратить внимание, что все типы скрещиваний между собой восприимчивых форм дали расщепление, близкое к 3:1, т. е. к теоретически ожидаемому исходя из предложенных генотипов. Это свидетельствует в пользу обсуждаемой нами гипотезы.

Анализ гибридов от скрещивания смородины канадской с сортом Нарядная

Поражаемый мучнистой росой сорт Нарядная, по сведениям А. С. Равкина [9], является сортом-анализатором на устойчивость к мучнистой росе, а его генотип включает два неаллельных главных гена — M1 и M2, взаимодействующих по типу коэпистаза, а также ген-супрессор Su1, подавляющий в гомозиготном доминантном состоянии действие главных генов. Генотип

тип сорта Нарядная представлен формулой m1m1m2m2Su1Su1, причем ген-супрессор Su1 аллелен соответствующему гену Su1 у сорта Оджебьен [9].

Соотношение расщепления на устойчивые и восприимчивые семена в потомстве от самоопыления сорта Нарядная, близкое 1:3 (табл. 2), не соответствует предложенному генотипу m1m1m2m2Su1Su1, так как, являясь гомозиготной, смородина сорта Нарядная не может давать расщепления.

Согласно изложенной выше гипотезе о генетической системе данного признака, включающей 2 главных гена и 2 супрессора, существует 4 генотипа, соответствующих восприимчивым к мучнистой росе генотипа (номера 13—16). При самоопылении каждого из них возникает соотношение, близкое к 1:3, по которому можно предположить, что сорт Нарядная имеет один из этих четырех генотипов.

Таблица 2

Расщепление по устойчивости к мучнистой росе у потомства смородины канадской с сортом Нарядная

Комбинация скрещивания	Фенотипы скрещиваемых форм	Количество семян, шт.			Математическая модель расщепления, у:в	χ ²
		всего	устойчивых	восприимчивых		
<i>Самоопыление сорта-анализатора</i>						
Нарядная	в	19	4	15	1:3	0,16
<i>Скрещивание исходных форм</i>						
Нарядная × канадская	в × у	86	3	83	5:3	41,86*
<i>Возвратные скрещивания</i>						
VI-36 × Нарядная	в × в	99	27	72	1:3	0,21
VI-40 × Нарядная	у × в	62	30	32	1:1	0,06
<i>Самоопыление гибридов F₁</i>						
Гибриды F ₁	у	100	75	25	3:1	0,00
VI-36	в	13	2	11	1:3	0,92
VI-40	у	48	41	7	3:1	2,77
<i>Сибскрещивание гибридов F₁</i>						
VI-36 × IV-40	в × у	37	10	27	1:1	7,81*

При скрещивании смородины канадской с сортом Нарядная среди полученных 86 гибридов F_2 83 оказались восприимчивыми к мучнистой росе. Нами ранее была выдвинута гипотеза о том, что смородина канадская имеет следующий генотип: $sph2sph2Msmssu1su1Su2su2$. В этом случае при скрещивании с поражаемыми формами следует ожидать расщепления на устойчивые и поражаемые фенотипы в единственно возможном соотношении 5:3, что не соответствует эмпирическим данным.

Надо сказать, что наблюдаемое в этой гибридной семье расщепление трудно объяснить в рамках предположенной генетической системы даже вводя новые гены, но не меняя способы взаимодействия генов. Поскольку это расщепление отличается от модели 5:3 и ближе к 1:64 или 1:15, можно предположить явление изозипстаза; но результаты всех остальных скрещиваний не подтверждают этого предположения при любом количестве генов. По нашему мнению, необходимо повторить данное скрещивание, а также провести ряд других скрещиваний с участием сорта Нарядная.

Анализ потомства от возвратных скрещиваний и самоопыления гибридов F_1 показал полное соответствие с теоретически ожидаемыми моделями расщепления, за исключением единственного сибскрещивания между гибридами F_1 VI-36 и VI-40.

Таким образом, анализ гибридов F_1 , F_2 , F_3 смородины канадской с сортами Оджебьен и Нарядная, а также инбредных семей от самоопыления исходных родительских форм позволил установить, что генетическая система устойчивости смородины канадской к мучнистой росе включает минимум 4 гена: 2 главных гена $Sph2$ и Ms и 2 супрессора: $Su1$ и $Su2$. Все это, по существ-

ву, подтверждает выводы, сделанные А. С. Равкиным [8, 9]. При этом уточнены генотипы родительских форм и способы межallelных взаимодействий.

Предложенная генетическая система позволила обосновать большинство результатов скрещиваний: из 26 комбинаций скрещиваний только у 7 результаты расщепления не соответствовали теоретически ожидаемым (причем из 7 семей 5 получены от сибскрещиваний гибридов F_1). Последнее обстоятельство указывает на то, что необходима дальнейшая экспериментальная работа и поиск более корректных генетических обоснований.

Выводы

1. Генетическая система устойчивости исследуемых форм смородины к мучнистой росе предположительно включает 2 главных гена ($Sph2$ и Ms) и 2 гена-супрессора ($Su1$ и $Su2$).

2. Основным способом взаимодействия аллелей по каждому из генов является доминирование ($Sph2 > sph2$; $Ms > ms$; $Su2 > su2$). Только у супрессора $Su1$ предполагается полудоминирование ($Su1Su1$ по фенотипу отличается от $Su1su1$).

3. Аллели различных генов взаимодействуют между собой по типу доминантного эпистаза по следующему принципу: $Su1Su1 > Sph1-$; $Su2- > Ms-$; $Ms- > Sph2$.

4. Доминантные аллели одного главного гена $Sph2$ контролируют устойчивость к мучнистой росе, другого главного гена Ms — восприимчивость к мучнистой росе. Кроме того, доминантная гомозигота $Sph2Sph2$ вызывает плейотропный летальный эффект. Исходные родительские формы имеют следующие генотипы:

Смородина канадская — $sph2sph2Msmssu1su1Su2su2$,

сорт Оджебьен — $Sph2sph2msmsu1su1su2su2$,

сорт Нарядная — один из четырех генотипов: Sph2sph2MsmSulsu1su2su2; Sph2sph2Msmssu1su1su2su2; sph2sph2MsmSulsu1su1su2su2; sph2sph2Msmssu1su1su2su2.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Зотова З. С.* Селекция черной смородины на Алтае.— В сб.: Селекция черной смородины.— Новосибирск: Сиб. отд. ВАСХНИЛ, 1980, с. 3—9.— 2. *Зотова З. С.* Задачи селекции по созданию интенсивных сортов черной смородины.— В кн.: Основные направления интенсификации садоводства Сибири.— Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1982.— 3. *Кравцова Н. И.* Изучение диких видов смородины в культуре с целью дальнейшего их использования в селекционной работе.— В сб.: Селекция черной смородины.— Новосибирск: Сиб. отд. ВАСХНИЛ, 1980, с. 59—63.— 4. *Потапенко А. А.* Селекция черной смородины на высокую самоплодность и устойчивость к мучнистой росе.— Науч. тр. Новосибир. плодово-ягодной опытной станции им. Мичурина.— Новосибирск: Зап.-Сиб. книж. изд-во

1975, с. 45—50.— 5. *Потапенко А. А.* Выведение сортов черной смородины, устойчивых к мучнистой росе.— В кн.: Селекция скороспелых высокоурожайных сортов плодовых и ягодных культур в Западной Сибири.— Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1981, с. 28—33.— 6. *Потапенко А. А.* Выведение сортов черной смородины в Новосибирской области.— В кн.: Основные направления интенсификации садоводства Сибири.— Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1982, с. 47—48.— 7. *Потапенко А. А.* Селекция черной смородины на комплекс хозяйственно ценных признаков.— В кн.: Селекция и агротехника плодово-ягодных культур.— Новосибирск: Зап.-Сиб. книж. изд-во, 1985, с. 15—22.— 8. *Равкин А. С.* Генетика устойчивости к мучнистой росе некоторых видов смородины черной.— В кн.: Генетические механизмы селекции и эволюции.— М.: Наука, 1986, с. 74—80.— 9. *Равкин А. С.* Черная смородина (исходный материал, селекция, сорта).— М.: Изд-во МГУ, 1987.— 10. *Keep E.*—Euphytica, 1977, vol. 26, p. 817—823.

Статья поступила 26 сентября 1991 г.

SUMMARY

As a result of studying variability in resistance to mildew in 2278 seedlings of 26 F_1 and F_2 hybrid families produced by crossing Hudson (Canadian) currant with black currant varieties Odzhebjen and Naryadnaja it is suggested that genetic system of checking this character includes 2 main genes and 2 suppressor genes interacting by the pattern of dominant epistasis. The most probable genotypes of initial parental forms have been established.