

УДК 635.15:631.523.11

НАСЛЕДОВАНИЕ МАССЫ КОРНЕПЛОДА ИНБРЕДНЫМИ ЛИНИЯМИ РЕДИСА (*RAPHANUS SATIVUS* L. VAR. *SATIVUS*)

Г.Ф. МОНАХОС, Г.М. БАРАШЕВА

(Кафедра селекции и семеноводства овощных и плодовых культур)

В системе полных диаллельных скрещиваний изучали наследование средней массы корнеплода у 8 самонесовместимых инбредных линий редиса. Установлено, что высокая продуктивность у линий редиса контролируется доминантными полигенами. По доминантным и аддитивным эффектам, а также эффектам плазмогенов линии существенно различаются между собой. В контроле средней массы корнеплода F_1 гибридов важную роль играют специфические взаимодействия генов — главным образом сверхдоминирование, что и обеспечивает гетерозисный эффект. При создании высокопродуктивных F_1 гибридов редиса следует использовать линии Жа7, ВРКТ 1-84 и Ру2, которые обладают высокой общей комбинационной способностью.

Редис (*Raphanus sativus* L. var. *sativus*) относится к числу наиболее ранних зеленных культур. Ценность редиса заключается в его скороспелости, благодаря чему эту культуру можно выращивать в районах с очень коротким вегетационным периодом. Рано весной редис получают в защищенном грунте.

В последние годы в каталогах ведущих зарубежных семеноводческих фирм (Beijo Zaden, Rick

Zwaan, Roijl Sluis) предлагаются семена F_1 гибридов редиса. Это объясняется тем, что F_1 гибриды по сравнению с сортовыми популяциями за счет гетерозисного эффекта более урожайны, а высокая морфологическая и биологическая однородность позволяет увеличить выход стандартной продукции с единицы площади и проводить уборку за один прием. Эти преимущества приобретают особое значение при выращива-

нии редиса в защищенном грунте. В нашей стране в предлагаемом к выращиванию сортименте F_1 гибриды редиса пока отсутствуют.

Научное планирование селекционного процесса при создании F_1 гибридов предусматривает определение типа взаимодействия генов при контроле продуктивности, комбинационной способности родительских линий и ее генетической природы, а также возможности ее прогнозирования по фенотипическому проявлению признака у линий.

Изучение этих вопросов представляет интерес, так как по генетике редиса опубликовано

лишь небольшое число работ, в которых представлены результаты генетического анализа лишь отдельных качественных признаков [1, 2].

Методика

Изучали 56 гибридов F_1 , полученных в результате скрещивания по полной диаллельной схеме 8 самонесовместимых линий редиса 2 — 4-го поколений инбридинга, созданных на Селекционной станции им. Н.Н. Тимофеева. Стандартами служили широко распространенные российские сорта — Ранний красный, Моховский, Софит, Варант и зарубежные сорта — Сакса, Sammerged, Novired, Cerise.

Таблица 1

Селекционный номер и происхождение линий

№ линии на рисунках	Селекционный номер	Источник выделения
1	Рy2	Рубин, Россия
2	Бо3	Богния, Украина
3	Жа7	Жара, Литва
4	Кс4	Ксения, Украина
5	ВРКТ 1-84	Ранний красный, Россия
6	ВРКТ 1-4	Ранний красный, Россия
7	Кор3	Корунд, Германия
8	Мох1	Моховский, Россия

Испытывали гибриды в течение 1997 и 1998 гг. также на Селекционной станции им. Н.Н. Тимофеева. Посев проводили 8 февраля в остекленной теплице зимнего типа в 2 повторениях по схеме 10 x 10 см. В каждой повторности было по 20 учетных растений. Убирали урожай по достижении корнеплодами технической спелости по повторностям в течение 2 дней.

Комбинационную способность линий оценивали по Гриффингу (1954 г.), специфичность генетического контроля — методом дисперсионного и графического анализа диаллельных таблиц по Хейману и Джинксу (1956 г.).

Результаты

Изучаемые гибриды существенно различались по продуктивности. У большинства F_1 гибридов

она была выше, чем у родительских линий. В первый год исследований средняя масса одного корнеплода линий варьировала от 3,6 г у Бо3 до 22,3 г у ВРКТ 1-84, во второй — от 10,8 г у ВРКТ 1-4 до 29,5 г у Кор3. Изучаемые F_1 гибриды можно условно разделить на высоко-, средне- и низкопродуктивные. К первым относятся такие, как Жа7 х Ру2, Жа7 х Бо3, у которых средняя масса корнеплода была наибольшей в течение 2 лет исследований и составляла соответственно 34,3 и 30,1 г в 1997 г. и 38,3 и 35,5 г в 1998 г. Также высокой продуктивностью в первый год отличались гибриды ВРКТ 1-84 х Бо3 (28,4 г), Кор3 х Ру2 (28,5 г) и Мох1 х Бо3 (30,4 г); во второй — Кс4 х Ру2 (35,4 г), ВРКТ 1-84 х Жа7 (36,7 г) и ВРКТ 1-84 х Ру2 (38,9 г).

Низкопродуктивными за 2 года исследований оказались гибриды Мох1 х Кор3 (соответственно 21,6 и 21,4 г) и ВРКТ 1-4 х Кс4 (21,6 и 20,5 г). Мелкие корнеплоды формировались также у F_1 гибридов ВРКТ 1-4 х Ру2 (17,0 г) и ВРКТ 1-84 х Ру2 (20,4 г) в 1997 г. и у Кор3 х Кс4 (20,7 г) в 1998 г.

Остальные комбинации можно условно назвать среднепродуктивными, масса одного корнеплода которых варьировала от 22,2 до 27,6 г в первый год исследований и от 23,7 до 34,2 г во второй.

По сравнению со стандартными сортами Ранним красным, Саксой и Моховским средняя масса одного корнеплода F_1 гибридов ($u = 25,1$ г) в 1997 г. была соответственно выше на 38,77 и 60%. Голландские сорта Novired и Sammerred

ред уступали по продуктивности на 44,2% (табл. 2).

Таблица 2

Средняя масса одного корнеплода стандартных сортов редиса (г)

Сорт	1997 г.	1998 г.
Ранний красный	15,6	25,3
Сакса	5,7	15,6
Моховский	10,0	20,5
Novired	14,0	18,8
Sammerred	13,8	26,4
Cerise	—	24,6
Софит	—	30,6
Вариант	—	24,6

В 1998 г. средняя масса одного корнеплода F_1 гибридов ($u = 29,9$ г) достоверно превышала данный показатель таких стандартных сортов, как Сакса, Моховский и Novired (табл. 2). Наиболее урожайные и распространенные сорта Ранний красный, Вариант и Cerise уступали высокопродуктивным комбинациям Жа7 х Ру2, Кс4 х Ру2, ВРКТ 1-84 х Ру2, Жа7 х Бо3 и др. в среднем на 50% (табл. 3).

Масса корнеплода сортов Софит и Sammerred (31,6 и 26,4 г) достоверно не отличалась от массы корнеплода большинства F_1 гибридов.

Анализ вариантов комбинационной способности показал, что родительские линии существенно различались по общей и специфической комбинационной способности, а также по реципрокным эффектам.

Согласно величинам эффектов ОКС, родительские линии можно условно разделить на несколько групп. Наиболее перспективной является линия Жа7, обладающая

Продуктивность гибридов, эффекты общей комбинационной способности и средние цитоплазматические эффекты инбредных линий редиса (г)

Линии (показатели)	Ру2	Бо3	Жа7	Кс4	ВРКТ 1-84	ВРКТ 1-4	Кор3	Мох1
<i>1997 г.</i>								
Ру2	14,1							
Бо3	25,3	3,6						
Жа7	34,3	30,1	20,5					
Кс4	22,2	26,1	26,0	13,7				
ВРКТ 1-84	20,4	28,4	22,3	24,9	22,3			
ВРКТ 1-4	17,0	24,0	27,6	21,6	23,3	13,1		
Кор3	28,5	25,7	26,3	23,7	27,1	24,8	10,4	
Мох1	23,4	30,4	26,0	22,6	24,1	25,5	21,6	15,0
g	-0,57	0,44	2,91	-1,14	0,37	-1,63	-0,21	-0,16
МЭ	6,73	0,93	-0,73	0,26	-0,09	-2,12	-1,00	-3,98
F-p	10,31	23,46	7,02	10,17	2,01	10,3	14,94	9,74
<i>1998 г.</i>								
Ру2	16,0							
Бо3	29,1	13,7						
Жа7	38,3	35,5	23,9					
Кс4	35,4	31,3	28,4	24,8				
ВРКТ 1-84	38,9	30,3	36,7	31,4	21,5			
ВРКТ 1-4	31,9	25,9	33,2	20,5	27,4	10,8		
Кор3	32,6	28,9	34,2	20,7	23,7	26,1	29,5	
Мох1	31,5	30,0	32,7	26,5	31,2	25,9	21,4	12,7
g	3,08	-0,55	4,24	-1,24	1,53	-3,42	-1,49	-2,13
МЭ	-3,99	4,29	-1,36	2,78	-3,19	1,31	0,69	-0,53
F-p	17,96	16,44	10,2	2,96	9,9	16,47	-2,69	15,78

В 1997 г. НСР(x) = 7,51, в 1998 г. — 8,98; НСР (ОКС) — соответственно 4,51 и 5,48; НСР (МЭ) — 2,56 и 3,28; $\sigma = 25,1$ и 29,9.

более высокой ОКС, которая проявлялась стабильно в оба года исследований.

Средние показатели в течение 2 лет исследований имела линия ВРКТ 1-84 (0,37 и 1,53 соответственно). У линий Ру2 и Бо3 проявление ОКС значительно изменяется в зависимости от года исследований. Остальные линии имели низкие эффекты ОКС.

Эффекты специфической комбинационной способности варьиро-

вали в широких пределах: в 1997 г. — от -4,71 г в комбинации ВРКТ 1-84 х Жа7 до 8,25 г в комбинации Жа7 х Ру2. В течение второго года крайние значения эффектов СКС наблюдались у Кор3 х Кс4 и ВРКТ 1-84 х Ру2: -5,18 и 5,63 г соответственно (табл. 4).

В оба года исследований линия Ру2 показала одно из наибольших значений вариантов СКС — 21,95 и 14,75. В 1997 г. высокими вариан-

Специфическая комбинационная способность гибридных линий редиса

Линии (показатели)	Рy2	Бо3	Жа7	Кс4	ВРКТ 1-84	ВРКТ 1-4	Кор3	Мох1
1997 г.								
Бо3	1,64							
Жа7	8,25	2,97						
Кс4	0,20	3,01	0,52					
ВРКТ 1-84	-3,09	3,83	-4,71	1,93				
ВРКТ 1-4	-4,49	1,43	2,61	0,63	0,82			
Кор3	5,57	1,74	-0,08	1,27	3,23	2,85		
Мох1	0,37	6,36	-0,51	0,19	0,13	3,53	-1,71	
S	21,95	13,45	17,74	2,53	10,11	8,45	9,52	9,38
НСР (sp) = 1,56								

1998 г.								
Бо3	-2,09							
Жа7	2,35	3,23						
Кс4	4,93	4,46	-3,25					
ВРКТ 1-84	5,63	0,69	2,33	2,58				
ВРКТ 1-4	3,61	1,22	3,73	-3,47	0,69			
Кор3	2,40	2,26	2,82	-5,18	-4,95	2,43		
Мох1	1,97	4,05	1,96	1,29	3,22	2,80	-3,61	
S	14,75	9,70	9,61	16,99	13,27	9,10	14,84	9,51
НСР (sp) = 1,56								

сами также отличались линии Бо3 и Жа7 (13,45 и 17,74), а в 1998 г. — ВРКТ 1-84, Кор3 и Кс4 (13,27; 14,87 и 16,99), причем линия Кс4 в предыдущем году показала самую низкую дисперсию специфической комбинационной способности — 2,53 г.

Остальные линии практически не различались между собой по данному показателю в течение 2 лет и имели значения дисперсии от 8,45 до 10,1 г в 1997 г. и от 9,1 до 9,7 г в 1998 г., что находится в пределах НСР₀₅.

В 1997 г. дисперсионный анализ дисперсионной таблицы по Хейману (табл. 5) свидетельствует о несущественных различиях между линиями по аддитивным (незна-

чимостью a) и о существенных по доминантным (значимость b) эффектам генов. Действие доминантных аллелей разнонаправленное (незначимость b_1) и распределены они между линиями равномерно (незначимость b_2). Также в генетическом контроле присутствуют специфические взаимодействия генов (значимость b_3). Значимость показателя c указывает на существенные различия между линиями по средним материнским эффектам, а значимость d — на присутствие специфических для каждой комбинации скрещивания реципрокных различий.

Графический анализ (рис. 1) (коэффициент регрессии $b = 0,77$ незначимо отличается от единицы)

Дисперсионный анализ по генетическим факторам

Показатель	Степень свободы	Дисперсия		Критерий Фишера		
		1997 г.	1998 г.	факт		табл.
				1997 г.	1998 г.	
<i>a</i>	7	60,05	229,01	2,08	5,35	3,79
<i>a</i> ₁	7	66,75	91,01	15,68	2,07	3,79
<i>b</i> ¹	28	107,68	120,11	6,68	7,41	1,81
<i>b</i> ₁	1	1692,63	1656,26	26,48	12,61	161,00
<i>b</i> ₂	7	78,95	141,07	3,68	4,84	3,79
<i>b</i> ₃	20	38,49	35,96	3,24	6,08	2,12
<i>c</i>	7	77,72	64,59	8,31	4,21	3,79
<i>d</i>	21	20,13	55,22	2,27	2,66	2,05
Общая	63	69,88	104,41	4,86	5,07	1,39

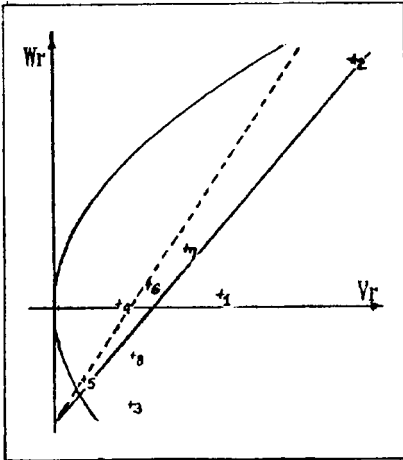


Рис. 1. Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий редиса по признаку «средняя масса корнеплода», 1997 г.

Пунктир — линия единичного наклона, сплошная — $W_r = bV_r + a$, $a = -19,32$, $b = 0,77$. Парабола $W_r^2 = V_rV_r$, $V_p = 33,37$.

свидетельствует о слабом влиянии эффектов эпистаза и о независимом распределении генов, ответственных за массу корнеплода.

Линия регрессии пересекает отрицательную часть оси W_r , что также свидетельствует о наличии сверхдоминирования. Линия $Bo3$ (2) обладает высоким числом рецессивных эффектов генов, линии $Жа7$, $ВРКТ 1-84$ и $Мох1$ (3, 5 и 8) — наибольшим числом доминантных аллелей. У $Кс4$, $Ру2$, $ВРКТ 1-4$ и $Кор3$ процентное соотношение рецессивных и доминантных аллелей приблизительно составляет 50 : 50.

Высокий отрицательный коэффициент корреляции между суммой ковариаций и вариаций массы корнеплода у гибридов и фенотипическим проявлением данного признака у родительских линий ($r = -0,92 \pm 0,16$) указывает на то, что она контролируется доминантными генами.

Не выявлено взаимосвязи между фенотипическим проявлением признака у линий и их ОКС ($r = 0,36 \pm 0,38$), а также между эффектами ОКС и количеством доминантных генов ($r = -0,11 \pm 0,4$).

Оценка D , измеряющая влияние аддитивных эффектов генов, зна-

чительно меньше H_1 (табл. 6), отражающих влияние доминантных эффектов. Это подтверждают результаты графического анализа. Таким образом, в детерминации признака массы корнеплода преобладающую роль играют доминантные эффекты генов.

Таблица 6
Оценка компонент генетической вариации

Генетические компоненты	Оценка	
	1997 г.	1998 г.
E	7,19	10,29
D	26,18	35,21
H_1	117,51	144,70
H_2	93,52	99,84
F^2	44,68	54,34
H_1/D	4,49	4,11
SQRT (H_1/D)	2,12	2,03
$\frac{1}{2} \times \frac{F}{\text{SQRT}(D \times (H_1 - H_2))}$	0,89	0,68
$1/4 H_2 - H_1$	0,20	0,17
h^2	480,46	468,71

Результаты дисперсионного анализа 1998 г. (см. табл. 5) свидетельствуют о существенных различиях между линиями и по аддитивным (значимость a и по доминантным (значимость b) эффектам генов. В генотипах линий эффекты доминантных аллелей разнонаправленные (незначимость b_1), а между линиями они распределены неравномерно (значимость b_2), в контроле изучаемого признака специфические аллельные и неаллельные взаимодействия полигенов имеют существенное значение (значимость b_3). Так же, как и в первый год исследований, различия между линиями по средним материнским эффектам существенны (значимость c) и присутствуют специфические для

каждой комбинации реципрокные эффекты (значимость d).

Коэффициент регрессии $b = 0,93$ свидетельствует об отсутствии эффектов эпистаза и о независимом наследовании генов у родительских линий (рис. 2). Линия регрессии пересекает отрицательную часть оси W_r , что так же, как и в предыдущем году, свидетельствует о наличии сверхдоминирования.

Однако графический анализ показал, что в отличие от 1997 г. наряду с линией Бо3 (2, см. рис. 2) у родительских форм Ру2 и ВРКТ 1-4 процентное соотношение доминантных и рецессивных аллелей приблизительно составило

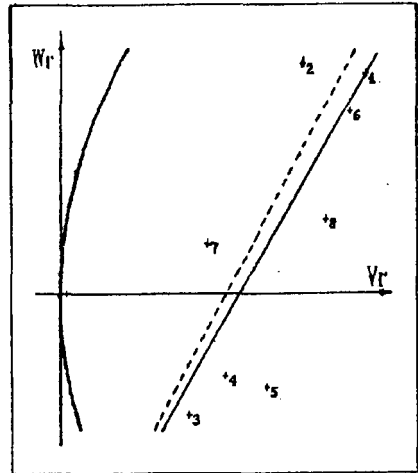


Рис. 2. Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий редиса по признаку «средняя масса корнеплода», 1998 г.

Пунктир — линия единичного наклона, сплошная — $W_r = bV_r + a$, $a = -29,09$, $b = 0,93$. Парабола $W_r^2 = V_p V_r$, $V_p = 45,51$.

25 : 75. У линии Мох1 увеличилось проявление рецессивных, а у Кс4 — доминантных полигенов. Не изменилось подобное соотношение только у Жа7, ВРКТ 1-84—75 : 25, а также у Кор3 — 50 : 50.

В 1998 г. высокий отрицательный коэффициент корреляции между ($Wg + Vr$) и фенотипическим проявлением признака у родительских форм ($r = -0,82 \pm 0,23$) так же, как и в 1997 г., свидетельствует о том, что масса корнеплода редиса контролируется доминантными генами.

Не выявлено взаимосвязи между фенотипическим проявлением признака у родительских линий и их общей комбинационной способности ($r = 0,29 \pm 0,39$), а также между ОКС и количеством доминантных генов ($r = -0,30 \pm 0,39$).

Выводы

1. Скрещивание инбредных линий редиса дает возможность получать высокопродуктивные F_1 гибриды (Жа7 x Ру2, Жа7 x Бо3, Кс4 x Ру2, ВРКТ 1-84 x Ру2), превосходящие по средней массе корнеплода на 48—64% (в зависимости от года исследований) наиболее урожайные районированные сорта, такие как Ранний красный, Моховский, Вариант.

2. Разнообразие изученных F_1 гибридов по средней массе корнеплода определяется различиями между линиями по ОКС и СКС, а также материнским и реципрокным эффектам.

3. Общая комбинационная способность обеспечивалась в 1997 г. в большей мере активностью аддитивных, а в 1998 г. — активностью доминантных эффектов генов.

4. Специфическая комбинационная способность обусловлена главным образом сверхдоминированием в 1997 г. и сверхдоминированием и неравномерным распределением доминантных полигенов в 1998 г.

5. Наиболее перспективными в селекции высокопродуктивных гибридов редиса являются самонесовместимые инбредные линии Жа7, ВРКТ 1-84 и Ру2, обладающие высокой общей комбинационной способностью.

6. Высокая отрицательная корреляционная связь между массой корнеплода у родительских линий и величиной ($Wg + Vr$) в оба года исследований показывает, что высокая продуктивность детерминирована доминантными полигенами. Вместе с тем общая комбинационная способность слабо зависит от наличия у линий доминантных полигенов и от фенотипического проявления признака линий.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кравченко В.И., Фадеева Т.С., Буренин В.И. Генетика культурных растений: зернобобовые, овощные, бахчевые. Л.: Агропромиздат, 1990. — 2. Нарбут С.И., Войлоков А.В., Кириллова Г.А. Вестник ЛГУ, № 9, 1971, с. 108—116. — 3. Смиряев А.В., Мартынов С.П., Кильчевский А.В. Биометрия в генетике и селекции растений. М.: МСХА, 1992, с. 84—113. — 4. Griffing B. Austr. J. of Biol. Sci., 1956, vol. 9, N 4, p. 463. — 5. Hayman B.J. Biometrics, 1954, vol. 10, p. 235—244.

Статья поступила 16 ноября 1998 г.

SUMMARY

Inheritance of average mass of root crop in 8 self-noncompatible inbred lines of radish was studied in the system of full diallel crosses. It has been found that high productivity in radish lines is controlled by dominant polygenes. The lines differ greatly in dominant and additive effects, as well as in plasmogene effects. In controlling average weight of F_1 hybrids of the root crop an important role is played by specific interaction of genes --- mainly by superdomination, which provides the heterosis effect.

In producing high-productive F_1 hybrids of radish, Zha 7, VRKT 1-84 and Ru 2 lines should be used, because they possess high general combining ability.