

УДК 635.34:632.4

НАСЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ К КИЛЕ (*PLASMODIOPHORA BRASSICAE* WOR.) У ЛИНИЙ ЛИСТОВОЙ КАПУСТЫ (*BRASSICA OLERACEA* SSP. *ACEPHALA*)

Г.Ф. МОНАХОС, А.А. УШАНОВ

(Кафедра селекции и семеноводства плодовых и овощных культур)

В системе полных дигибридных скрещиваний и в потомствах F_2 , BC_1^1 и BC_2^1 на жестком инфекционном фоне изучены особенности наследования устойчивости у самонесовместимых линий листовой капусты к патотипу 16/11/31 килы крестоцветных (*Plasmiodiophora brassicae* Wor.). Выяснено, что различия между линиями по общей комбинационной способности (ОКС) определяются в меньшей мере аддитивными и в большей — рецессивными генами. У линии МСК 2-1 устойчивость контролируется одним рецессивным, а у линии МСК 1-2 — дубликатным действием двух рецессивных генов. При создании устойчивых к киле F_1 гибридов листовой капусты рекомендуется использовать самонесовместимые линии МСК 2-1, МСК 1-2 и ЧШК 1-1, обладающие высокой ОКС. Эти линии могут служить генетическими источниками устойчивости при селекции других разновидностей *Brassica oleracea*.

Кила (*Plasmiodiophora brassicae* Wor.) является одной из наиболее вредоносных болезней капусты. В мире килой заражено около 10% площадей, занимаемых капустными культурами [2]. Патоген является причиной образования опухолей на корнях, что, в свою очередь, приводит к остановке роста и развития растений и в конечном итоге к значительному снижению урожая. Споры килы сохраняются в почве до 15 лет [7], вследствие чего возможности борьбы с ней ограничены и наиболее эффектив-

ным представляется выведение устойчивых сортов и F_1 гибридов капустных культур.

Большинство устойчивых к киле форм было обнаружено у кочанной и листовой капусты. Нерасоспецифическая устойчивость была обнаружена у белокочанной капусты сортов Bohmerwaldkohl и Badger Shipper [3].

По одним оценкам, устойчивость к киле у листовой капусты наследуется доминантными полигенами [6], по другим — двумя рецессивными дубликатными ге-

нами [9]. Для выведения F_1 гибридов листовой капусты, устойчивых к киле, необходимы поиск доноров устойчивости, выяснение генетического контроля устойчивости и создание коллекции самонесовместимых линий с высокой комбинационной способностью. Решению этих проблем посвящены выполненные исследования.

Методика

Материалом исследования в 1994 г. служили F_1 гибриды от скрещивания по полной диаллельной схеме 11 линий листовой капусты первого поколения инбридинга, выделенных из сортов отечественной и зарубежной селекции при отборе на закиленном фоне. В 1995 г. использовали F_1

Таблица 1

Перевод шкалы симптомов поражения килей в шкалу устойчивости к киле

Симптом поражения	Балл	
	поражения	устойчивости
Без поражения	0	4
Некрупные галлы на боковых корнях	1	3
Сильное поражение боковых корней и слабое главного корня	2	2
Сильное поражение главного и боковых корней	3	1

гибриды, полученные от скрещивания по полной диаллельной схеме 6 линий (5 линий листовой капусты и одной линии кольраби) второго поколения инбридинга. Линии листовой капусты были выделены в результате повторного отбора на устойчивость к киле (растения без поражения) в 1994 г. Линия кольраби восприимчива к киле. В 1997 г. проведен анализ устойчивости на инфекционном фоне килы популяций F_2 и беккроссов, полученных от скрещиваний устойчивых линий листовой капусты МСК 1-2 и МСК 2—1 с восприимчивыми линиями белокачанной капусты (С 110) и кольраби (ГИН 10).

Опыты проводили на инфекционном участке Селекционной станции МСХА им. Н.Н. Тимофе-

ева. Семена линий и F_1 гибридов высевали в инфекционном рассаднике по схеме 2 x 10 см в середине июля. Опыты заложены в двух повторениях, расположенные варианто-рэндомизированно. Заражение проводили поливом суспензией спор килы (концентрация 10^8 спор килы в 1 мл) в фазу первого настоящего листа [8]. Для заражения использовали изолят килы с индексом рас 16/11/31 по европейской системе дифференциаторов рас килы. Поражаемость учитывали на 45—50-й день визуальной оценкой корневой системы по 4-балльной шкале [1]. Для удобства восприятия шкала симптомов поражения была нами переведена в шкалу устойчивости в баллах (табл. 1).

Устойчивость гибридов F_1 к киле (балл), эффекты общей комбинационной способности (ОКС) и средние цитоплазматические эффекты у линий листовой капусты по устойчивости к киле (1994 г.)

	МСК2	ГРК2	ЧШК1	КК1	ШГГ1	МКК1	ЛБК1	ПК1	ЕСД1	ХВК1	НЕК1
МСК2	3,15	1,00	2,55	1,25	1,65	1,35	1,50	1,80	2,30	1,50	1,80
ГРК2	1,90	1,55	1,45	1,15	1,00	1,10	1,00	1,30	1,60	1,00	1,55
ЧШК1	1,55	1,30	1,85	1,45	1,45	1,25	1,40	1,15	1,60	1,35	2,15
КК1	1,90	1,15	1,45	1,15	1,20	1,10	1,05	1,10	1,30	1,30	2,05
ШГГ1	1,70	1,15	1,10	1,15	2,15	1,35	1,15	1,15	1,75	1,40	1,15
МКК1	1,45	1,05	1,30	1,00	1,25	1,20	1,10	1,10	1,60	1,00	1,20
ЛБК1	1,65	1,05	1,35	1,30	1,70	1,85	1,00	1,00	1,20	1,30	1,35
ПК1	1,85	1,10	1,20	1,10	1,25	1,40	1,10	1,00	1,10	1,25	1,50
ЕСД1	2,35	1,40	1,70	1,50	1,55	1,40	1,25	1,35	1,50	1,40	1,00
ХВК1	1,55	1,20	1,55	1,20	1,00	1,10	1,65	1,10	1,40	1,55	1,75
НЕК1	2,45	1,35	1,95	1,10	1,20	1,50	1,20	1,50	1,75	1,00	3,65
ОКС	0,45	-0,16	0,11	-0,15	-0,04	-0,16	-0,15	-0,18	0,09	-0,11	0,29
МЭ	0,15	-0,12	0,09	-0,13	0,02	0,12	-0,12	-0,03	0,06	-0,09	0,05

$HCP(x) = 0,89$; $HCP(ОКС) = 0,34$; $HCP(МЭ) = 0,20$.

В 1994—1995 гг. анализ комбинационной способности родительских линий выполняли по Гриффингу [4], метод 1, модель 1. Для оценки эффектов взаимодействия генов при контроле анализируемого признака были использованы методы дисперсионного и графического анализа диллельных таблиц по Хейману [5]. Коэффициенты корреляции и регрессии между признаками линий и их ОКС, а также все изложенные выше вычисления выполняли на ПЭВМ IBM PC. В 1997 г. достоверность элементарной генетической модели рассчитывали по хи-квадрату.

Результаты

Как свидетельствуют данные табл. 2, устойчивость к киле в 1994 г. выражена в пределах от

1,00 до 3,65 балла. По устойчивости F_1 гибриды и родительские линии можно условно подразделить на несколько групп: с высокой устойчивостью ≥ 3 балла — линии МСК2 (3,15 балла) и НЕК1 (3,65 балла); со средней устойчивостью $2 \leq x < 3$ балла: линия ШГГ1 и гибриды МСК2 x ЕСД1, ЕСД1 x МСК2, МСК2 x НЕК1, ЧШК1 x МСК2, НЕК1 x ЧШК1 и НЕК1 x КК1. Остальные 8 родительских линий и 104 F_1 гибрида не обладали устойчивостью, либо она была ниже средней.

В соответствии с величинами эффектов ОКС (см.табл. 2) родительские линии можно условно разделить на следующие группы. Наиболее перспективные — линии МСК2 и НЕК1 (0,45 и 0,29, соответственно). Средние показатели имели линии ЧШК1 и ЕСД1

Дисперсионный анализ генетического контроля линий листовой капусты по устойчивости к киле (1994 г.)

Генные факторы	Степень свободы	Дисперсия	Критерий Фишера	
			факт. /	табл.(05)
a	10	1,99	7,89	2,97
a1	10	1,53	4,21	2,97
b	55	0,29	1,48	1,48
b1	1	3,26	14,16	161,00
b2	10	0,71	2,68	2,97
b3	44	0,12	0,69	1,60
c	10	0,12	1,26	2,97
d	45	0,13	0,54	1,60
Общая	120	0,35	1,73	1,19

(соответственно 0,11 и 0,09). У остальных линий эффекты ОКС были низкими.

Дисперсионный анализ диалельной таблицы по Хейману (табл. 3) свидетельствует о существенных различиях между линиями по аддитивным (значимость *a*,

в том числе *a1*) и несущественных различиях по доминантным эффектам генов (незначимость *b*, в том числе *b1*, *b2*, *b3*). Несущественность показателей *c* и *d* указывает на отсутствие значимых различий по материнским эффектам.

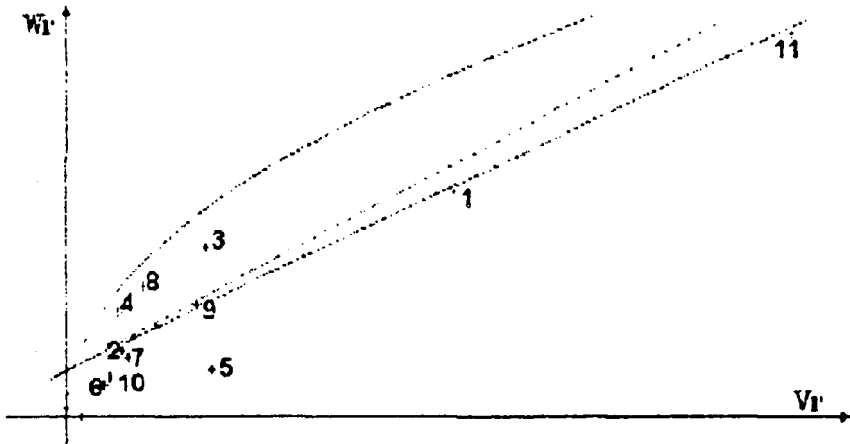


Рис. 1. Регрессия Wt/Vt устойчивости к киле линий листовой капусты в 1994 г. 1 — МСК2, 2 — ГРК2, 3 — ЧШК1, 4 — КК1; 5 — ШГГ1, 6 — МКК1, 7 — ЛБК1, 8 — ПК1, 9 — ЕСД1, 10 — ХВК1, 11 — НЕК1.

Графический анализ по Хейману (коэффициент регрессии $b = 0,89$ незначительно отличается от единицы) свидетельствует об отсутствии или слабом влиянии эффектов эпистаза и о независимом распределении генов устойчивости у родительских линий. Поскольку линия регрессии пересекает положительную часть оси W_r , то средняя степень доминирова-

ния по всем локусам неполная. Значит, при наследовании устойчивости к киле у этих линий преобладают аддитивные эффекты (рис. 1). Линии МСК2 и НЕК1 обладают относительно большим числом рецессивных эффектов генов. Высокий коэффициент корреляции между $(W_r + V_r)$ и фенотипическим проявлением устойчивости у родительских линий

Таблица 4

Устойчивость гибридов F_1 к киле (балл), эффекты общей комбинационной способности и средние цитоплазматические эффекты у линий листовой капусты по устойчивости к киле (1995 г.)

	МСК 2-1	МСК 1-2	ЧШК 1-1	ГРК 2-1	КК 1-1	ГИН10
МСК 2-1	3,70	3,74	3,63	3,45	1,05	1,10
МСК 1-2	3,83	3,13	2,15	1,80	1,25	1,30
ЧШК 1-1	3,29	2,63	3,57	2,60	2,58	1,65
ГРК 2-1	2,45	2,05	2,30	1,10	2,40	1,30
КК 1-1	1,05	2,30	3,42	2,40	1,15	1,95
ГИН10	2,10	1,35	1,15	1,00	2,10	1,40
ОКС	0,55	0,18	0,50	-0,21	-0,31	-0,72
МЭ	-0,04	0,29	-0,02	0,13	-0,29	-0,07

$HCP(x) = 0,85$; $HCP(OKC) = 0,45$; $HCP(MЭ) = 0,55$.

($r = 0,89 \pm 0,15$) свидетельствует о том, что признак устойчивости к киле контролируется рецессивными генами. Выявлена тесная зависимость между количеством рецессивных генов ($W_r + V_r$) и общей комбинационной способностью линий ($r = 0,80 \pm 0,20$). Рецессивным характером контроля устойчивости у родительских линий можно объяснить и тесную корреляцию между проявлением устойчивости у линий и их ОКС ($r = 0,88 \pm 0,16$).

В 1995 г. устойчивость к киле варьировала в пределах от 1,00 до

3,83 балла (табл. 4). По устойчивости к киле F_1 гибриды и родительские линии можно условно подразделить на несколько групп: с высокой устойчивостью ≥ 3 балла — линии МСК 2-1 (3,70 балла), МСК 1-2 (3,14 балла) и ЧШК 1-1 (3,57 балла), а также гибриды МСК 2-1 x МСК 1-2, МСК 1-2 x МСК 2-1, МСК 2-1 x ЧШК 1-1, ЧШК 1-1 x МСК 2-1, МСК 2-1 x ГРК 2-1 и КК 1-1 x ЧШК 1-1; со средней устойчивостью $2 \leq x < 3$ балла — 12 гибридов F_1 . Остальные 3 родительские линии и 12 гибридов не обладали устойчи-

востью, либо она была ниже средней. В соответствии с величинами эффектов ОКС (см.табл. 4) ро-

дительские линии можно условно разделить на несколько групп. С высокой ОКС — линии МСК 2-1

Таблица 5

Дисперсионный анализ генетического контроля линий листовой капусты по устойчивости к киле (1995 г.)

Генные факторы	Степень свободы	Дисперсия	Критерий Фишера	
			факт.	табл.(05)
a	5	6,01	32,20	5,05
a1	5	3,13	13,26	5,05
b	15	1,70	14,73	2,39
b1	1	0,27	6,04	161,00
b2	5	0,94	5,86	5,05
b3	9	2,29	23,10	3,18
c	5	0,23	0,83	5,05
d	10	0,35	1,63	2,97
Общая	35	1,72	9,73	1,69

и ЧШК 1-1 (соответственно 0,55 и 0,50). Средний показатель эффектов ОКС имела линия МСК 1-2 (0,18). У остальных линий эф-

фекты ОКС были значительно ниже средней.

Дисперсионный анализ диалельной таблицы по Хейману

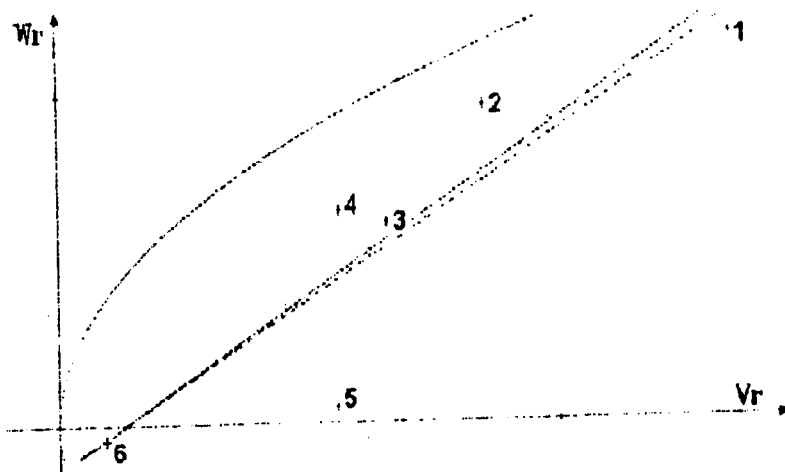


Рис. 2. Регрессия $WГ/VГ$ устойчивости к киле линий листовой капусты в 1995 г. 1 — МСК 2-1, 2 — МСК 1-2, 3 — ЧШК 1-1, 4 — ГРК 2-1, 5 — КК 1-1, 6 — ГИН10.

(табл. 5) свидетельствует о существенных различиях между линиями по аддитивным (значимость а, в том числе а1) и доминантным эффектам генов (значимость b). Действие доминантных аллелей разнонаправленное (незначимость b1), и распределены они между линиями неравномерно (значимость b2). Значимость b3 указывает на наличие в генетическом контроле признака сверхдо-

минирования. Несущественность показателя с указывает на несущественные различия между линиями по средним материнским эффектам, а несущественность показателя d — на отсутствие специфичных для каждой комбинации скрещивания рецiproкных различий. Коэффициент регрессии $b = 1,04$, что свидетельствует об отсутствии эффектов эпистазы и о независимом распределении

Таблица 6

Частота распределения растений по баллу поражения килой в популяциях F_1 , F_2 и ВС, полученных от скрещивания устойчивых линий листовой капусты (МСК 1-2 и МСК 2-1) с восприимчивыми линиями белокочанной капусты (С110) и кольраби (ГИН10). 1997 г.

Популяция	Балл поражения килой				Всего растений	Ожидаемое расщепление R:S	χ^2	P, %
	0	1	2	3				
<i>Скрещивание 1-е</i>								
P_1 МСК 1-2	25	0	0	0	25	—	0	99
P_2 С110	0	0	0	27	27	—	0	99
F_1	0	0	0	31	31	—	0	99
F_2	27	30	119	253	429	1:15	0,0015	99
ВС $_1^1$	4	1	8	7	20	1:3	0,2660	60
ВС $_1^2$	0	9	45	518	572	—	0	99
<i>Скрещивание 2-е</i>								
P_1 МСК 1-2	29	0	0	0	29	—	0	99
P_2 ГИН10	0	0	0	30	30	—	0	99
F_1	0	0	0	33	33	—	0	99
F_2	6	0	6	85	97	1:15	0,0006	99
<i>Скрещивание 3-е</i>								
P_1 МСК 2-1	50	0	0	0	50	—	0	99
P_2 ГИН10	0	0	0	32	32	—	0	99
F_1	0	0	0	57	57	—	0	99
F_2	44	5	34	98	181	1:3	0,0460	85

генов устойчивости у родительских линий (рис. 2). Линия регрессии пересекает отрицательную часть оси W_T , что также свиде-

тельствует о наличии сверхдоминирования. Родительские линии МСК 2-1 и МСК 1-2 (см. рис. 2) обладают относительно большим

числом рецессивных аллелей или их эффектов, определяющих устойчивость растений к киле, по сравнению с остальными линиями.

В 1995 г. также установлена высокая корреляционная зависимость между эффектами ОКС и фенотипическим проявлением устойчивости к киле у родительских линий ($r = 0,90 \pm 0,22$), что позволяет проводить предварительный подбор родительских пар по баллу устойчивости, либо поражаемости линий. Также выявлен высокий коэффициент корреляции между средним значением балла устойчивости линии и соответствующими величинами $W_r + V_r$ ($r = 0,76 \pm 0,33$), который указывает на рецессивный контроль устойчивости. Тесная корреляция между эффектами ОКС линий и величиной $W_r + V_r$ ($r = 0,86 \pm 0,25$) указывает на сильную зависимость эффекта ОКС от количества рецессивных генов у родительских линий.

С целью более четкой дифференциации генетических различий между самонесовместимыми линиями листовой капусты по устойчивости к киле в 1997 г. был проведен качественный анализ устойчивости линий (табл. 6), обладающих наиболее стабильным ее проявлением.

Для интерпретации результатов расщепления в анализируемых потомствах были использованы две элементарные генетические модели: моногенная рецессивная для линии МСК 2-1 и двугенная рецессивная с дупликатным эффектом генов для линии МСК 1-2. Элементарная генетическая модель в первом и во втором скре-

щиваниях предполагает, что устойчивость к киле у линии листовой капусты МСК 1-2 обусловлена двумя рецессивными дупликатными генами. Эта модель предполагает полную восприимчивость к киле в F_1 и BC_1^2 популяциях и расщепление 1:15 и 1:3 (устойчивые : восприимчивые) соответственно для F_2 и BC_1^1 . Хи-квадрат указывает на соответствие элементарной генетической модели. Анализ потомств в третьем скрещивании позволяет предположить, что устойчивость к киле у линии листовой капусты МСК 2-1 контролируется одним рецессивным геном. В нашем опыте эта гипотеза подтверждается расщеплением в F_2 , близким 1:3 с вероятностью 85%.

Выводы

1. Устойчивость к киле у самонесовместимых линий листовой капусты наследуется рецессивно, вследствие чего для создания устойчивых F_1 гибридов листовой капусты необходимо, чтобы обе родительские линии были устойчивыми.

2. Различия по ОКС в 1994 г. определялись аддитивными эффектами генов, а в 1995 г. в меньшей мере — аддитивными и в большей — рецессивными.

3. Между фенотипическим проявлением признака у родительских линий и величиной их ОКС по устойчивости к киле в оба года исследований наблюдается тесная корреляционная зависимость, что позволяет надежно подбирать родительские пары по показателям устойчивости линий.

4. При селекции листовой капусты на устойчивость к киле рекомендуется использовать линии МСК 2-1, МСК 1-2 и ЧШК 1-1, обладающие высокой ОКС по этому признаку. У линии МСК 1-2 устойчивость к киле наследуется двумя рецессивными дубликатными генами, а у линии МСК 2-1 — одним рецессивным геном. Эти линии можно использовать в качестве генетических источников устойчивости в селекционных программах по созданию устойчивых сортов и гибридов других разновидностей *Brassica oleracea*.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Buczacki S.T., Тохоревус Н., Mattusch P. a.o.* — Trans. Br. my-

col., 1975, Soc. 76, p. 295—303. — 2. *Crete R.* Clubroot News letters, 1981, vol. 11, p. 6—7. — 3. *Crute I.R.* Adv. Plant Pathol., 1986, vol. 5, p. 1—52. — 4. *Griffing B.* — Austral.J. of Biol. Sci., 1956, vol. 9, N 4, p. 463. — 5. *Hayman B.J.* — Biometrics, 1954, vol. 10, p. 235—244. — 6. *Laurens F., Thomas G.* Hereditas, 1993, vol. 119, p. 253—262. — 7. *Mattusch P.* — 100th International Conference on clubroot. Madison, Wisconsin, 1977, p. 24—28a. — 8. *Mattusch P.* — Gemuse, 1994, Bd 30, N 6, S. 357—359. — 9. *Voorrips R.E., Kanne H.J.* Euphytica, 1997, vol. 93, p. 31—39.

Статья поступила 16 февраля
1998 г.

SUMMARY

In the system of full diallel crossings and in F_2 , BC_1^1 and BC_2^1 progenies on rigid infections background, specific features in inheritance of resistance to pathotype 16/11/31 of clubroot (*Plasmodiophora brassicae* Wor.) in incompatible lines of cow cabbage have been studied. It has been found that variations between the lines as to common combining ability are less defined by additive genes and more — by recessive ones. In MSK 2-1 line the resistance is controlled by one recessive gene, and in MSK 1-2 line — by duplicate action of two recessive genes. When producing F_1 hybrids of cow cabbage resistant to clubroot, it is recommended to use incompatible lines MSK 2-1, MSK 1-2 and ChShK 1-1 with high common combining ability. These lines may be genetic sources of resistance in selecting other kinds of *Brassica oleracea*.