

НАСЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ К СОСУДИСТОМУ БАКТЕРИОЗУ У САМОНЕСОВМЕСТИМЫХ ЛИНИЙ ПОЗДНЕСПЕЛОЙ БЕЛОКОЧАННОЙ КАПУСТЫ

Г. Ф. МОНАХОС, Ф. С. ДЖАЛИЛОВ, Р. Д. ТИВАРИ

(Кафедра селекции и семеноводства плодовых и овощных культур,
кафедра фитопатологии)

Установлено, что у самонесовместимых линий позднеспелой белокочанной капусты устойчивость к сосудистому бактериозу в фазу рассады определяется по крайней мере 25 полигенами с доминантными эффектами. По доминантным и аддитивным эффектам, а также эффектам плазмогенов линии существенно различаются между собой. В контроле устойчивости F_1 гибридов важную роль играют специфические взаимодействия генов — главным образом сверхдоминирование.

При выведении F_1 гибридов позднеспелой капусты, устойчивых к сосудистому бактериозу, следует использовать линии Хт5, Би19, Ви3, у которых высокая общая комбинационная способность сочетается с доминантным контролем устойчивости.

Сосудистый бактериоз — широко распространенное заболевание капусты белокочанной, в результате которого снижаются урожай и качество кочанов, ухудшается их лежкость, уменьшается семенная продуктивность [1]. Наиболее эффективным методом борьбы с бактериозом является выведение устойчивых сортов и гибридов, для чего необходимы сведения о характере наследования признака устойчивости.

По мнению Д. Бейна [3], устойчивость крестоцветных куль-

тур к возбудителю заболевания *Xanthomonas campestris* *pv.* *campestris* (Pammel) Dowson определяется одним доминантным геном. Исследованиями, проведенными в США, также установлено, что признак устойчивости линии локализуется в большом, но рецессивном гене; отмечается наличие генов-модификаторов, оказывающих определенное влияние на проявление признака [4]. Другими авторами показано, что, например, у цветной капусты устойчивость контролируется полигенной систе-

мой, причем во всех комбинациях скрещивания доминантный эффект изменчивости преобладает над аддитивным [7]. Ряд исследователей предполагают наличие моногенного и полигенного типов устойчивости.

Применение той или иной селекционной программы зависит от характера генетического контроля селективируемого признака. В связи с этим целью настоящей работы явилось изучение наследования устойчивости к сосудистому бактериозу у самонесовместимых линий, используемых при выведении F_1 гибридов позднеспелой белокочанной капусты.

Методика

Исследования выполнены в 1988 г. на станции защиты растений Тимирязевской академии. Опытным материалом служили F_1 гибриды, полученные при скрещивании по полной диаллельной схеме восьми самонесовместимых линий 3—8-го поколений инбридинга, выведенных в ТСХА А. В. Крючковым из сортов и F_1 гибридов зарубежной селекции (табл. 1).

В качестве стандарта использовали отечественные и зарубежные сорта и гибриды, культивируемые в Московской области: Зимовка 1474, Харьковская зимняя, Вьюга, Децема экстра, Бартоло F_1 , а также линия PI 436606, полученная от доктора М. Диксона из Корнельского университета (США).

Рассаду капусты выращивали в пленочной теплице. За день до высадки растений в поле проводили их инокуляцию путем опрыскивания листьев суспензией *X. campestris* pv. *campestris* (плотность — 10^8 кл·мл⁻¹). Пораженность капусты оценивали по 5-балльной шкале [2]. В каждом варианте анализировали две повторности по 10 растений в каждой.

Анализ комбинационной способности родительских линий выполнен по Гриффину (метод 1, модель 1) [5]; для оценки эффектов взаимодействия генов при контроле анализируемого признака

Таблица 1
Селекционный номер и происхождение линий

№ в тексте	Селекционный номер	Источник выделения
1	Дв8	Даурвайс
2	Би19	Бизон F ₁
3	Рс3	РС 771463
4	Хд4	Хидена F ₁
5	До8	Дурал озена
6	Ду8	Дурал
7	Ви3	Амагер Винтер
8	Хт5	Хитома F ₁

использованы методы графического и дисперсионного анализа полных диаллельных таблиц по Хэйману [6].

Результаты

С помощью двухфакторного дисперсионного анализа выявлены существенные различия между изучаемыми генотипами по пораженности листьев сосудистым бактериозом (табл. 2). Наиболее восприимчивыми к заболеванию оказались районированные сорта Зимовка 1474, Харьковская зимняя, Вьюга, также гибрид зарубежной селекции Бартоло F_1 . Сравнительно высокая устойчивость отмечена у интродуцированного сорта Децема экстра, максимальная — у линии PI 436606. Растения четырех родительских линий (Дв8, Би19, Ви3 и Хт5), а также шести F_1 гибридов (Дв8×Ви3, Би19×Хд4, Би19×До8, Би19×Ви3, Рс3×Хт5 и До8×Хт5) были поражены значительно меньше, чем растения лучшего стандартного сорта Децема экстра.

Родительские линии существенно различались по общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способности, по реципрокным эффектам (табл. 3), а также аддитивным

Таблица 2

Средняя пораженность (балл) сосудистым бактериозом гибридов, ОКС и средние цитоплазматические материнские эффекты (МЭ) самонесовместимых родительских линий позднеспелой белокочанной капусты

Линия	Пораженность бактериозом, балл (НСР ₀₅ =0,43)								ОКС по среднему баллу пораженности (НСР ₀₅ =0,19)	МЭ (НСР ₀₅ =0,17)
	Дв8	Би19	Рс3	Хд4	До8	Ду8	Ви3	Хт5		
Дв8	1,00								0,05	0,28
Би19		0,95							-0,16	-0,03
Рс3			1,40						0,09	-0,08
Хд4				1,65					0,04	0,06
До8					2,95				0,19	0,19
Ду8						1,30			0,12	-0,23
Ви3							1,25		-0,16	0,01
Хт5								1,15	-0,17	-0,19

Примечание. Пораженность бактериозом у стандартных сортов составила: у сорта Зимовка 1474 — 2,90, Харьковская зимняя — 2,50, Вьюга — 2,10, Децема экстра — 1,70, Бартоло F₁ — 2,40 и Р1 436606 — 0,20.

Таблица 4

Таблица 3
Дисперсионный анализ комбинационной способности самонесовместимых линий позднеспелой белокочанной капусты по пораженности сосудистым бактериозом

Фактор варьирования	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	F ₀₅	
				фактическое	табличное
ОКС	4,53	7	0,66	7,2	2,15
СКС	10,30	28	0,37	4,1	1,70
Реципрокный эффект	5,33	28	0,19	2,1	1,70
Случайные отклонения	5,93	63	0,09		

и доминантным эффектам генов (табл. 4). Из полученных результатов следует, что в изучаемом материале имеет место разнонаправленное действие генов (несущественность показателя v_1); доминантные гены распределены между линиями симметрично (несущественность показателя v_2); важную роль в контроле признака играет специфичное для каждой комбинации

Дисперсионный анализ поражаемости самонесовместимых линий и F₁ гибридов белокочанной капусты в полных диаллельных скрещиваниях

Фактор варьирования	Сумма квадратов	Число степеней свободы	F ₅	
			Средний квадрат	фактическое табличное
<i>a</i>	4,53	7	0,65	9,24 3,79
<i>b</i>	10,30	28	0,37	3,08 1,91
В т. ч.:				
<i>b</i> ₁	0,01	1	0,01	0,11 161
<i>b</i> ₂	4,10	7	0,59	2,11 3,79
<i>b</i> ₃	6,19	20	0,31	5,16 2,08
<i>c</i>	1,65	7	0,24	4,00 3,79
<i>d</i>	3,68	21	0,18	2,18 2,05
В (повторности)	0,01	1	0,01	
Взаимодействия:				
<i>a</i> × <i>B</i>	0,52	7	0,07	
<i>b</i> × <i>B</i>	3,25	28	0,12	
В т. ч.:				
<i>b</i> ₁ × <i>B</i>	0,09	1	0,09	
<i>b</i> ₂ × <i>B</i>	1,94	7	0,28	
<i>b</i> ₃ × <i>B</i>	1,22	20	0,06	
<i>c</i> × <i>B</i>	0,41	7	0,06	
<i>d</i> × <i>B</i>	1,75	21	0,08	
Общее взаимодействие	5,93	63	0,09	

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

скрещивания взаимодействие генов — сверхдоминирование, эпистаз, комплементарное действие (существенность показателя σ_3). Значимость показателя c указывает на существенные различия между линиями по средним материнским эффектам, а значимость показателя d — на наличие специфичных для каждой комбинации скрещивания рецессивных различий.

Результаты дисперсионных анализов (как по Гриффингу, так и по Хейману) свидетельствуют в пользу полигенной системы контроля признака устойчивости к сосудистому бактериозу у родительских линий позднеспелой белокочанной капусты селекции ТСХА.

В соответствии со значениями ОКС (табл. 3) родительские линии можно разделить на три группы: 1-я — Хт5, Ви3 и Би19. Это наиболее перспективные линии, характеризующиеся минимальной величиной ОКС по среднему баллу поражения, что соответствует наивысшей ОКС по признаку устойчивости к сосудистому бактериозу; 2-я — Хд4 и Дв8, у которых значения ОКС невелики, однако при скрещивании с линиями 1-й группы возможно получение относительно устойчивых F_1 гибридов; 3-я — Рс3, Ду8 и До8, имеющие максимальную величину ОКС по среднему баллу поражения, т. е. линии неперспективны с точки зрения селекции на устойчивость гибридов.

Вместе с тем необходимо отметить, что линия До8 при скрещивании с линиями Би19 и Хт5 дает устойчивые гибриды за счет высокой специфической комби-

национной способности.

Установлена средней силы корреляционная зависимость между величиной ОКС и фенотипическим проявлением признака у родительских линий ($r=0,639 \pm 0,314$), что в определенной мере позволяет проводить предварительный подбор родительских компонентов по баллу пораженности растений разных линий. Необходимо отметить, что у F_1 гибридов с участием линий Дв8, Ду8 и Хт5 степень поражения в значительной мере определяется и цитоплазматическими особенностями. Как свидетельствуют средние значения МЭ (см. табл. 2), у линий Ду8 и Хт5 есть плазмогены, повышающие устойчивость к заболеванию, а у линии Дв8 — снижающей.

Высокий коэффициент регрессии (σ незначительно отличается от 1) между вариансами V_{ri} и ковариансами родитель — потомки W_{ri} указывает на отсутствие неаллельного взаимодействия и зависимого распределения генов у родительских линий.

Графический анализ результатов диаллельного скрещивания показывает, что в контроле изучаемого признака у F_1 гибридов наряду с аддитивным и доминантным действием полигенов значительную роль играет сверхдоминирование (рис. 1). Это подтверждается также соотношением H_1/D , которое при сверхдоминировании больше единицы.

Средняя степень доминирования однородна в различных локусах $\frac{0,5F}{\sqrt{D(H_1 - H_2)}}$ (значение $0,5F/\sqrt{D(H_1 - H_2)}$ близко к 1), причем в каждом локусе она близ-

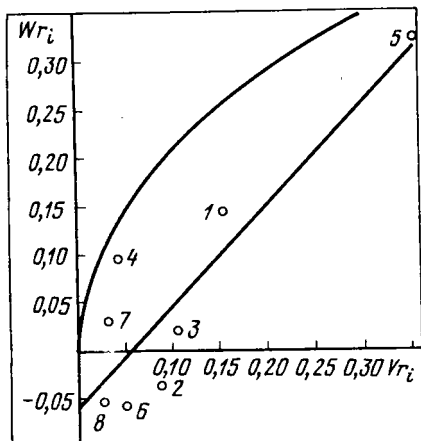
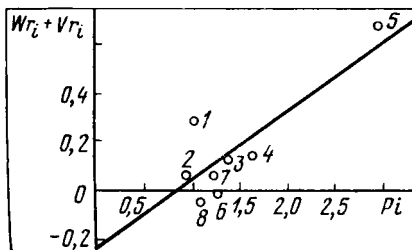


Рис. 1. Регрессия W_{ri}/V_{ri} для признака поражаемости сосудистым бактериозом позднеспелой белокочанной капусты ($W_{ri} = 1,050 \cdot V_{ri} - 0,0564$; $W_{ri}^2 = 0,4139V_{ri}$).

ка к полной степени ($\sqrt{H_1/D} = 1,06$).

На основе сравнительной оценки H_1 и H_2 установлено, что частоты доминантных и рецессивных генов, определяющих поражаемость линий, не равны. Это подтверждается также отклонением соотношения $H_2/4H_1$ (0,12) от 0,25. В этом случае положительный знак F свидетельствует о преобладании числа или эффектов доминантных ал-

Рис. 2. Зависимость $W_{ri} + V_{ri}$ от среднего значения поражаемости бактериозом у общего родителя Р при диалельном анализе признака позднеспелой белокочанной капусты [$(W_{ri} + V_{ri}) = 0,3015p_i - 0,2695$].



лелей над рецессивными в изучаемом наборе генотипов.

Величина отношения h^2/H_2 (25,2) указывает на то, что по крайней мере 25 полигенов или блоков генов при детерминации устойчивости проявляют доминирование и обуславливают генетическое разнообразие, наблюдаемое в изучаемой популяции генотипов.

По наличию доминантных и рецессивных генов исследуемые линии на основе значений $W_{ri} + V_{ri}$ и их положения на графике (рис. 2) можно расположить в следующем порядке: Хт5, Ду8, Би19, Ви3, Рс3, Хд4, Дв8 и До8. У линий с большей долей доминантных генов сумма $W_{ri} + V_{ri}$ меньше, чем у растений с преобладанием рецессивных генов.

Высокий коэффициент корреляции между степенью пораженности линий и соответствующими значениями $W_{ri} + V_{ri}$ ($r = 0,831 \pm 0,227$) указывает на тесную связь между фенотипическим выражением признака устойчивости и наличием доминантных генов, а между ОКС и значением $W_{ri} + V_{ri}$ ($r = 0,634 \pm 0,315$) — о зависимости ОКС от количества доминантных аллелей, т. е. высокая ОКС линий по устойчивости определяется наличием у них большего числа доминантных полигенов.

Заключение

У самонесовместимых линий позднеспелой белокочанной капусты устойчивость к сосудистому бактериозу в фазу рассады контролируется полигенной системой. Линии существен-

но различаются по аддитивным и доминантным эффектам полигенов, а также эффектам плазмогенов. В контроле устойчивости F_1 гибридов важную роль играют и специфические взаимодействия генов — главным образом сверхдоминирование. В исследуемом наборе генотипов по крайней мере 25 полигенов проявляют эффект доминирования, обеспечивая варьирование признака. Устойчивость родительских линий, а также их высокая ОКС детерминированы количеством доминантных полигенов.

При выведении F_1 гибридов позднеспелой капусты, устойчивых к сосудистому бактериозу, следует использовать самонесовместимые линии Хт5, Би19 и Ви3, у которых высокая ОКС сочетается с доминантным контролем устойчивости. Целесо-

образно также включение в селекционный процесс линии PI 436606 как донора устойчивости.

ЛИТЕРАТУРА

1. Джалилов Ф. С., Монахос Г. Ф., Тивари Р. Д. Вредоносность сосудистого бактериоза капусты. — Изв. ТСХА, 1989, вып. 3, с. 69—72.
2. Студенцов О. В., Никитина В. К. Методические указания по оценке капусты на устойчивость к бактериозам. — М.: ВАСХНИЛ, 1971.
3. Bain D. C. — *Phytopathol.*, 1955, vol. 45, N 1, p. 35—37.
4. Dickson M. H., Hunter J. E. — *Hort. Sci.*, 1987, vol. 22, N 1, p. 108—109.
5. Griffing B. — *Australian J. Biol. Sci.*, 1956, vol. 9, N 4, p. 463.
6. Hayman B. I. — *Biometrics*, 1954, vol. 10, p. 235—244.
7. Sharma B. R., Swarup V., Chatterjee S. S. — *Sc. hortic*, 1977, vol. 7, N 1, p. 1—7.
8. Staub T., Williams P. H. — *Phytopathol.*, 1972, vol. 62, N 7, p. 722—728.

Статья поступила 12 сентября 1989 г.

SUMMARY

It has been found that in self-incompatible lines of late maturing cabbage resistance to Black Rot in seedling stage is determined by at least 25 polygenes with dominant effects. These lines considerably differ from each other in dominant and additive effects, as well as in plasmogenic effects. In the check of F_1 hybrids resistance, specific interactions of genes — mainly superdomination — are of great importance.

When developing F_1 hybrids of late maturing cabbage, one should use lines Kht5, Bi19, Vi3 in which high general combinatory ability is combined with dominant check of resistance.