

УДК 634.11:631.535:631.527

ИЗУЧЕНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ НАСЛЕДОВАНИЯ СПОСОБНОСТИ К РЕГЕНЕРАЦИИ ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ У ЗЕЛЕННЫХ ЧЕРЕНКОВ ГИБРИДОВ ЯБЛОНИ F₁

В.А. МАСЛОВА, В.М. ЛУНЬКОВА, А.В. ИСАЧКИН, И.И. ХАНЖИЯН

(Лаборатория плодородства МСХА)

В 2002–2004 гг. изучали способность к корнеобразованию зеленых черенков гибридов яблони F₁, полученных путем скрещивания различных по укореняемости сортов в системе сетевых пробных скрещиваний (сетпроса). Выявлена доминирующая роль матери в передаче признака «укореняемость» потомству. Семьи, в которых материнской формой служил легкоукореняемый сорт, укоренялись существенно лучше, чем семьи от средне- и трудноукореняемых сортов. Одна и та же отцовская форма в комбинации с разными матерями оказывала противоположные эффекты. Обсуждаются закономерности наследования признака «укореняемость».

Идея вегетативного корнесобственного размножения плодовых растений завоевывает внимание все большего количества исследователей [3, 5, 10]. Этому способствует развитие современных технологий, позволяющих успешно укоренять многие породы, в т. ч. и яблоню [2, 6, 11, 12].

Выращивание сортов на собственных корнях имеет ряд преимуществ перед прививкой на семенные или клоновые подвои, главным из которых, на наш взгляд, является генетическая целостность корнесобственных растений, снимающая все проблемы, связанные с совместимостью привоя и подвоя. Корнесобственные сады яблони более зимостойки и долговечны, легко восстанавливаются в случае каких-либо повреждений надземной части [1, 8]. Их сила роста, скороплодность и продуктивность определяются только генотипом сорта и

при соответствующем подборе сортов могут быть удовлетворены все требования, предъявляемые к интенсивному садоводству [8].

К сожалению, сортов, сочетающих хорошую укореняемость с другими хозяйственноценными признаками, немного, поскольку селекция на их сочетание не проводилась. В настоящее время такая работа начата и уже достигнуты определенные успехи [5].

Авторами был заложен специальный опыт, целью которого являлось изучение закономерностей наследования способности яблони к регенерации придаточных корней у зеленых черенков.

Методика

В 1996 г. в Мичуринском саду ТСХА были проведены скрещивания различных по укореняемости сортов яблони в системе сетпроса (сетевые пробные скрещивания):

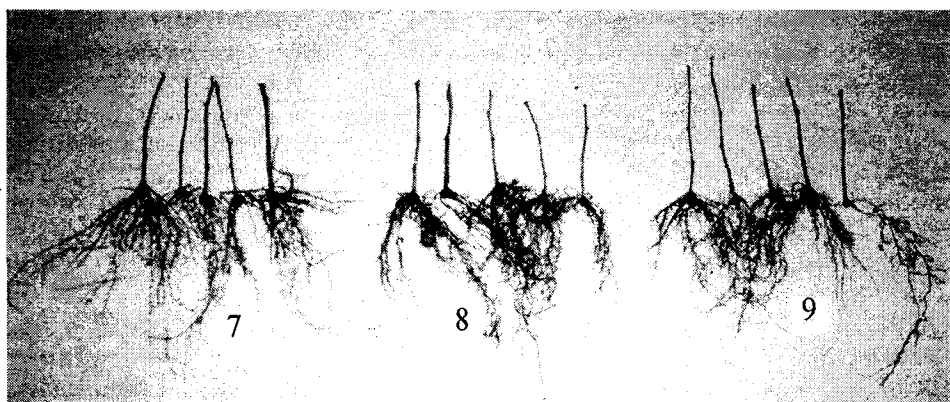
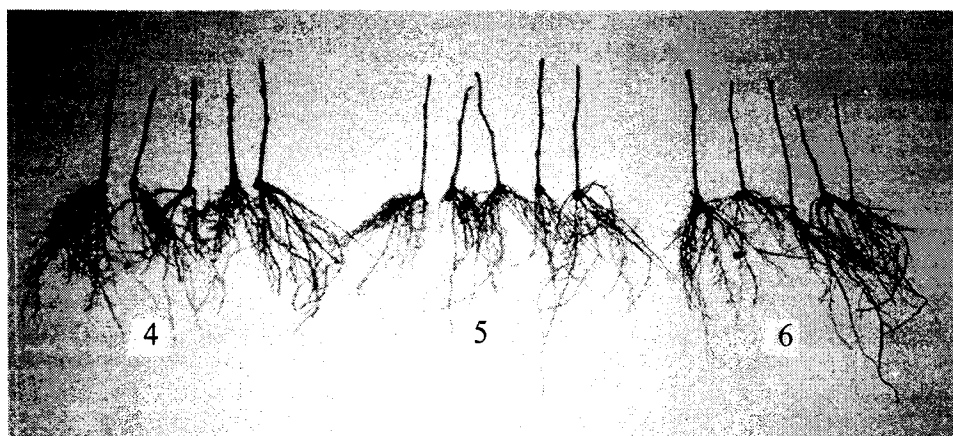
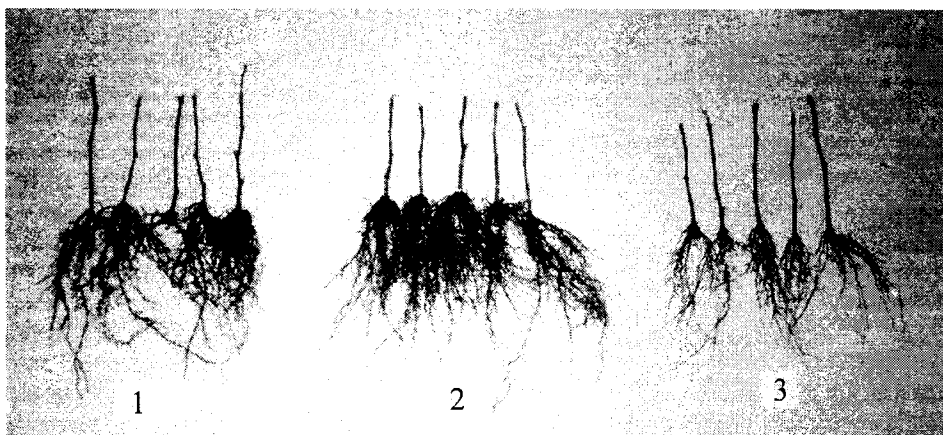
Матери, сорта	Отцы, сорта		
	легко- укореняемый	средне- укореняе- мый	трудно- укореняе- мый
Легкоукореняемый	×	×	×
Среднеукореняемый	×	×	×
Трудноукореняемый	×	×	×

В качестве легкоукореняемых сортов взяты Находка лебедянская и Мечта, среднеукореняемых — Мелба и Долго, трудноукореняемых — Слава победителям и Синап орловский. Подробно методика подготовки исходного материала и закладка опыта описаны в работе [7]. Осенью 1997 г. гибридные сеянцы высадили на Плодовой станции в 2-строчные ленты, расстояние между которыми 3 м, между строками — 1,5 м, между сеянцами в ряду — 0,9 м. Опыт заложен в 3 повторениях (блоках). Количество сеянцев на одной делянке при посадке — 15, по каждой комбинации скрещивания — 45. Уход за растениями заключался в ежегодной санитарной обрезке, прополках, поливах, механизированных обработках почвы между лентами. В лентах в первые годы применяли раундап, в последующие — периодическое скашивание травы. С 2002 по 2004 г. проводили зеленое черенкование гибридных сеянцев посемейно. Срок черенкования устанавливали в конце июня — начале июля в зависимости от погодных условий и динамики роста побегов. В 3 повторениях с каждой делянки (10–15 гибридов) из средней части кроны растений заготавливали 40 побегов, из которых нарезали 40 черенков с 3–4 междоузлиями и высаживали их после обработки ИМК (30 мг/л, 18–20 ч) на гряды в пленочную теплицу, оборудованную системой ис-

кусственного тумана, по схеме 10×5 см в 2 ряда. Субстрат — смесь торфа с перлитом (1:1) слоем 7–8 см на 20–25-сантиметровом слое перепревшего конского навоза. В конце сентября черенки выкапывали и подсчитывали количество укоренившихся с нормально развитой, одревесневшей корневой системой с 3–4 порядками ветвления. Черенки с корнями первичного строения не учитывали, так как при хранении или пересадке они погибают и практического значения не имеют. Учеты проводили отдельно в каждом рядке. Использовали преобразование Фишера результатов укоренения в процентах для анализа комбинационной способности в сетевых пробных скрещиваниях по Савченко [9].

Результаты

На укореняемость зеленых черенков, несмотря на то, что они находятся под пленкой и при искусственном орошении, значительное влияние оказывают погодные условия, складывающиеся как в период, предшествующий черенкованию, так и в последующий. Из 3 лет испытаний (2002–2004 гг.) самым благоприятным для укоренения был 2004: температура в мае – июне была близка к норме, что способствовало хорошему росту побегов, а несколько повышенная влажность в июне замедлила процесс их одревеснения. В июле – сентябре среднемесячные температуры были выше нормы, но при этом максимальные не превышали 30°C. Такой температурный режим, а также большое количество осадков при некотором снижении освещенности в июле способствовали укоренению, а повышенная инсоляция в августе – сентябре — росту корней (рисунок). Средняя укореняемость составила 59,7% (табл. 1). В 2003 г. очень низ-



Укорененные черенки гибридов из семей: 1. Находка лебедянская × Мечта; 2 — Находка лебедянская × Долго; 3 — Находка лебедянская × Синап орловский; 4 — Мелба × Мечта; 5 — Мелба × Долго; 6 — Мелба × Синап орловский; 7 — Слава победителям × Мечта; 8 — Слава победителям × Долго; 9 — Слава победителям × Синап орловский

Таблица 1

Укореняемость зеленых черенков гибридных сеянцев яблони, %

Родители i (♀)	Родители j (♂)			В среднем по P_i
	Мечта	Долго	Синап орловский	
2002 г.				
Находка лебедянская	66,7	65,0	50,8	60,8
Мелба	50,0	29,2	45,8	41,7
Слава победителям	48,3	45,0	52,5	48,6
В среднем по P_i	55,0	46,4	49,7	50,4
2003 г.				
Находка лебедянская	48,3	58,3	47,5	51,4
Мелба	25,8	29,2	46,7	33,9
Слава победителям	25,0	31,7	40,0	32,2
В среднем по P_i	33,0	39,7	44,7	39,1
2004 г.				
Находка лебедянская	74,2	76,2	60,0	70,3
Мелба	48,2	50,0	58,3	52,2
Слава победителям	59,2	58,3	52,5	56,7
В среднем по P_i	60,5	61,7	56,9	59,7
В среднем за 3 года				
Находка лебедянская	63,1	66,7	52,8	60,9
Мелба	41,3	36,1	50,3	42,6
Слава победителям	44,2	45,0	48,3	45,8
В среднем по P_i	49,5	49,3	50,5	49,8

кая температура в июне отрицательно сказалась на фотосинтезе и росте побегов на маточных растениях. Распространение парши еще более ухудшило состояние исходного материала, в результате чего средняя укореняемость черенков составила всего лишь 39,1%. 2002 г. по результатам укоренения занял промежуточное положение — 50,4%. Некоторое снижение укореняемости в этом году можно объяснить очень высокими температурами в период укоренения и ранним опадением листьев у части черенков.

Несмотря на указанные различия во все годы сохранялась одна и та же закономерность, а именно: гибриды семей, материнской формой которых являлась легкоукореняемая Находка лебедянская, укоренялись лучше, чем гибриды в семьях со среднеукореняемой Мелбой и трудноукореняемой Славой победителям. Между последними разли-

чия в укореняемости в среднем были незначительны. Также были незначительны и различия в зависимости от отцовской формы.

Дисперсионный анализ выявил существенность влияния на укореняемость зеленых черенков семей, блоков, их взаимодействия, а также генотипов материнских форм, что отмечено во все годы при уровне значимости $P = 0,01$ (табл. 2 и 3). Существенность влияния отцовских форм проявилась лишь в 2003 г. при уровне $P = 0,05$, а специфической комбинационной способности (СКС) — в 2002 г. при $P = 0,05$ и в 2004 г. при $P = 0,01$.

Во все годы испытаний эффекты общей комбинационной способности (ОКС) были существенны у Находки лебедянской со знаком «плюс», у Мелбы — со знаком «минус» (табл. 4). Эффект ОКС Славы победителям достоверен в 2003 г. со знаком «минус». Эффекты ОКС от-

Таблица 2

Дисперсионный анализ укореняемости в преобразованных данных (арксинус $\sqrt{\text{процент}}$)

Источник изменчивости	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Средний квадрат	F _{расч.}	F _{табл.}	
					P = 0,05	P = 0,01
2002 г.						
Семьи	8	2276,0	284,5	4,70	2,30	3,26
Блоки	2	1408,4	704,2	11,64	3,36	5,49
Взаимодействие	16	2858,4	178,6	2,95	2,06	2,83
Случайные отклонения	27	1634,5	60,5	—	—	—
2003 г.						
Семьи	8	2516,0	314,5	6,30	2,30	3,26
Блоки	2	1527,9	764,0	15,31	3,36	5,49
Взаимодействие	16	2582,9	161,4	3,23	2,06	2,83
Случайные отклонения	27	1347,5	49,9	—	—	—
2004 г.						
Семьи	8	1805,0	225,6	8,88	2,30	3,26
Блоки	2	333,4	166,7	6,56	3,36	5,49
Взаимодействие	16	2454,6	153,4	6,04	2,06	2,83
Случайные отклонения	27	686,0	25,4	—	—	—

Таблица 3

Дисперсионный анализ комбинационной способности родительских форм

Источник изменчивости	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Средний квадрат	F _{расч.}	F _{табл.}	
					P = 0,05	P = 0,01
2002 г.						
ОКС i-x родителей	2	218,6	109,3	10,82	3,36	5,49
ОКС j-x родителей	2	37,2	18,6	1,84	3,36	5,49
СКС	4	124,1	31,0	3,07	2,72	4,10
Случайные отклонения	27	Se	10,1	—	—	—
2003 г.						
ОКС i-x родителей	2	254,7	127,4	15,32	3,36	5,49
ОКС j-x родителей	2	75,0	37,5	4,52	3,36	5,49
СКС	4	88,3	22,1	2,66	2,72	4,10
Случайные отклонения	27	Se	8,3	—	—	—
2004 г.						
ОКС i-x родителей	2	204,3	102,2	24,33	3,36	5,49
ОКС j-x родителей	2	16,9	8,5	2,02	3,36	5,49
СКС	4	85,1	21,3	5,07	2,72	4,10
Случайные отклонения	27	Se	4,2	—	—	—

цовских форм в основном были не-существенны, за исключением ОКС Мечты в 2003 г. со знаком «минус» и ОКС Синапа орловского в том же году со знаком «плюс».

Эффекты СКС были стабильно существенны в семье Находка лебедеянская × Синап орловский со знаком «минус»; в 2003 и 2004 гг. в семье Мелба × Синап орловский со

знаком «плюс» и в 2002 г. в семьях Находка лебедеянская × Долго со знаком «плюс» и Мелба × Долго со знаком «минус» (табл. 5).

Обсуждение

Вегетативное корнесобственное размножение плодовых растений стеблевыми черенками основано на способности породы к образованию

Оценка эффектов общей комбинационной способности родительских форм

Родители i (♀)	\hat{g}_i	Родители j (♂)	\hat{g}_j
2002 г.			
Находка лебедянская	6,67**	Мечта	2,60
Мелба	-5,10**	Долго	-2,37
Слава победителям	-1,57	Синап орловский	-0,23
HCP ₀₅ ($\hat{g}_i; \hat{g}_j$)	3,08	HCP ₀₅ ($\hat{g}_i - \hat{g}_j; \hat{g}_j - \hat{g}_i$)	5,31
HCP ₀₁ ($\hat{g}_i; \hat{g}_j$)	4,16	HCP ₀₅ ($\hat{g}_i - \hat{g}_j; \hat{g}_j - \hat{g}_i$)	7,17
2003 г.			
Находка лебедянская	7,50**	Мечта	-3,74*
Мелба	-3,20*	Долго	0,44
Слава победителям	-4,30**	Синап орловский	3,30*
HCP ₀₅ ($\hat{g}_i; \hat{g}_j$)	2,79	HCP ₀₅ ($\hat{g}_i - \hat{g}_j; \hat{g}_j - \hat{g}_i$)	4,82
HCP ₀₁ ($\hat{g}_i; \hat{g}_j$)	3,77	HCP ₀₅ ($\hat{g}_i - \hat{g}_j; \hat{g}_j - \hat{g}_i$)	6,51
2004 г.			
Находка лебедянская	6,53**	Мечта	0,40
Мелба	-4,70**	Долго	1,43
Слава победителям	-1,84	Синап орловский	-1,84
HCP ₀₅ ($\hat{g}_i; \hat{g}_j$)	1,97	HCP ₀₅ ($\hat{g}_i - \hat{g}_j; \hat{g}_j - \hat{g}_i$)	3,42
HCP ₀₁ ($\hat{g}_i; \hat{g}_j$)	2,66	HCP ₀₅ ($\hat{g}_i - \hat{g}_j; \hat{g}_j - \hat{g}_i$)	4,63

придаточных корней. Яблоня до недавнего времени считалась трудноукореняемой культурой, однако опыты по зеленому черенкованию в условиях искусственного тумана и применения стимуляторов корнеобразования позволили выявить среди представителей рода *Malus* Mill. относительно легкоукореняемые виды, формы и сорта [6]. Нами было показано, что на фоне одинаковых условий подготовки черенков и укоренения укореняемость сортов яблони зависит от их происхождения. Сорта, в происхождении которых участвовали легкоукореняемые сибирские и среднеазиатские яблони *M. baccata* (L.) Borkj., *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem. и др., как правило, укореняются хорошо, а сорта, связанные своим происхождением с трудноукореняемыми ев-

ропейскими видами *M. sylvestris* (L.) Mill., *M. praecox* (Pall.) Borkh., *M. orientalis* (Uglitz.) Juz. плохо. Анализ укореняемости сортов, родители которых были точно известны, позволил предположить, что в наследовании признака материнская форма играет большую роль, чем отцовская [6]. Результаты опыта подтвердили высказанное предположение.

Следует уточнить, что под признаком «укореняемость» мы имеем в виду не только количество укоренившихся черенков, выраженное в процентах от высаженных, но и скорость образования корней и их развитие к концу вегетационного периода, что в конечном итоге определяет жизнеспособность черенков в дальнейшем. Таким образом, это комплексный количественный

Таблица 5

Оценка эффектов (\hat{s}_{ij}) и варiances ($\sigma_{s_i}^2; \sigma_{s_j}^2$) специфической комбинационной способности

Родители i (♀)	Родители j (♂)			$\sigma_{s_i}^2$
	Мечта	Долго	Синап орловский	
2002 г.				
Находка лебедянская	0,63	5,30*	-5,94**	27,40
Мелба	2,40	-5,23*	2,83	16,07
Слава победителям	-3,03	-0,06	3,10	4,90
$\sigma_{s_i}^2$	3,18	23,23	21,96	
	HCP ₀₅ (\hat{s}_{ij}) = 4,35		HCP ₀₅ ($\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl}$) = 5,31	
	HCP ₀₁ (\hat{s}_{ij}) = 5,87		HCP ₀₅ ($\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl}$) = 7,17	
2003 г.				
Находка лебедянская	1,90	3,93	-5,83**	22,83
Мелба	-1,00	-3,47	4,47*	12,82
Слава победителям	-0,90	-0,47	1,37	-2,24
$\sigma_{s_i}^2$	-0,98	10,16	24,24	
	HCP ₀₅ (\hat{s}_{ij}) = 3,94		HCP ₀₅ ($\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl}$) = 4,82	
	HCP ₀₁ (\hat{s}_{ij}) = 5,32		HCP ₀₅ ($\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl}$) = 6,51	
2004 г.				
Находка лебедянская	1,90	2,77	-4,66**	14,63
Мелба	-2,77	-2,70	5,47**	20,57
Слава победителям	0,87	-0,06	-0,79	-1,18
$\sigma_{s_i}^2$	4,15	5,61	24,26	
	HCP ₀₅ (\hat{s}_{ij}) = 2,81		HCP ₀₅ ($\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl}$) = 3,42	
	HCP ₀₁ (\hat{s}_{ij}) = 3,79		HCP ₀₅ ($\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl}$) = 4,63	

признак, отражающий ту или иную способность генотипа к образованию придаточных корней и к корнесобственному размножению. Некоторые исследователи рассматривают признак «укореняемость» как качественный и применяют соответственно другие методы изучения [4].

Способность растений к репродуктивной регенерации в природной среде, ее связь с жизненной формой, систематическим положением, условиями обитания показаны во многих работах, ссылка на которые приведена в статье, где эти вопросы проанализированы на примере яблони [6]. В отличие от авторов, склонных первостепенное

значение придавать тому или иному отдельному фактору среды, мы отметили, что у яблони более высокая способность к образованию придаточных корней выражена у видов, произрастающих в нестабильных условиях с значительными перепадами температур, влажности, освещенности. Яблони горных и предгорных районов с резко континентальным климатом укореняются лучше, чем яблони равнин и прибрежных районов с умеренным и мягким климатом. Свойство яблони образовывать придаточные корни на стеблевых структурах можно рассматривать как адаптивный признак, возникший в резуль-

тате приспособления к быстро меняющимся факторам среды. По-видимому, он связан с более высоким энергетическим потенциалом, находящимся под контролем митохондриальных и пластидных ген и обеспечивающим быструю реакцию на изменение условий. Этим, вероятно, и объясняется большая роль матери по сравнению с отцом в передаче признака потомству.

Зависимость укореняемости зеленых черенков от погодных условий, почвенной разности, возраста маточных растений, разнокачественности побегов и ряда других факторов можно объяснить экспрессивностью изучаемого признака, т. е. его изменчивостью под влиянием генов-модификаторов, которые усиливают или ослабляют действие основных генов.

О взаимодействии ядерных генов на основе полученных данных можно говорить лишь с некоторой долей приближения. Оно не является аддитивным, иначе в сетке сетпроса было бы равномерное распределение признака. Существенность специфической комбинационной способности в отдельных семьях указывает на эпистатическое взаимодействие генов. Близость результатов укоренения в семьях от средне- и трудноукореняемых матерей связана, вероятно, с тем, что еще не всеми гибридами пройден ювенильный период, в течение которого даже у трудноукореняемых объектов наблюдается повышенная склонность к корнеобразованию.

Работы, в которых были бы приведены данные о закономерностях наследования признака «укореняемость» у яблони, нам не известны. Изучение степени укореняемости у гибридов вишни, полученных в результате отдаленных скрещиваний, позволило авторам высказать гипотезу о том, что передача при-

знака «укореняемость» контролируется несколькими парами аллелей, расщепление в потомстве идет по типу дигенного и, по-видимому, контролируется несколькими генами; легкоукореняемые виды доминируют над трудноукореняемыми сортами [4].

Нам представляется недостаточно обоснованным утверждение о плейотропной связи генов укореняемости с такими признаками, как низкая продуктивность и товарные качества плодов, мощность корневой системы и крупные габариты кроны [5]. В наших опытах с яблоней одним из наиболее легкоукореняемых сортов был скороплодный, высокопродуктивный сорт Пепин шафранный; хорошо укоренялись сорта Апорт Александр, Витязь, Жигулевское, имеющие отличные товарные качества плодов; высокая скороплодность и продуктивность в сочетании с другими ценными качествами отмечена у легкоукореняемых сортов алтайской селекции и ряда других [6]. Что касается обсуждаемого опыта, то определение укореняемости каждого отдельного гибрида на следующем этапе исследований возможно прояснит, есть ли жесткая связь этого признака с какими-либо другими у яблони.

Выводы

1. Гибриды яблони F_1 на 6–8-м году жизни имеют в среднем по семье показатели укоренения зеленых черенков, позволяющие отнести их к группам со средней и высокой способностью к вегетативное корнесобственному размножению.

2. Материнская форма играет доминирующую роль в наследовании признака «укореняемость» потомству.

3. В семьях от легкоукореняемой матери укореняемость существенно выше, чем от средне- и трудноукореняемой.

4. Одна и та же отцовская форма в комбинации с разными матерями может оказывать противоположные эффекты.

5. Контроль укореняемости черенков со стороны генов-модификаторов придает первостепенное значение соблюдению оптимальных внешних условий для выявления внутренних потенций.

ЛИТЕРАТУРА

1. Барсуков Н.И. Рост и плодоношение яблоня в пятом возрастном периоде // Агротехника плодовых, ягодных и овощных культур в Западной Сибири. Омск, 1987. С. 4–7. — 2. Гамова. К.Д. Размножение яблони зелеными черенками // Научные основы садоводства Сибири. Новосибирск, РАСХН, Сиб. отд., НИИСС им. М.А. Лисавенко, 1996. С. 96–100. — 3. Гудковский В.А., Цуканова Е.М., Фирсов А.П. Современные проблемы устойчивости садовых агроэкосистем и пути их решения // Материалы международной научно-практической конференции «Садоводство и виноградарство XXI в. Ч. 1. Краснодар, 1999. С. 29–40. — 4. Гуляева А.А., Джигадло Е.Н., Колесникова А.Ф. Изучение степени укореняемости у гибридов вишни, полученных в результате отдаленных скрещиваний // Селекция и сортоведение садовых культур. Орел, ВНИИСПК, 1996. С. 156–160. — 5. Луковской А.П., Артюх С.Н., Дутова Л.И. Проблемы селекции садовых растений на юге России // Материалы научно-практической конференции «Формы и методы научного и организацион-

но-экономического обеспечения отраслей в условиях рыночных отношений» (Садоводство и виноградарство). Краснодар, 2001. С. 134–140. — 6. Маслова В.А. Способность видовых форм, клоновых подвоев и сортов яблони к размножению зелеными черенками // Изв. ТСХА, 1996. Вып. 1. С. 158–176. — 7. Маслова В.А., Лунькова В.М., Исачкин А.В., Ханжиян И.И. Подготовка исходного материала для изучения закономерностей наследования способности к образованию придаточных корней у яблони // Доклады ТСХА, 2000. Вып. 271. С. 94–100. — 8. Маслова В.А., Лунькова В.М., Ханжиян И.И. Итоговые результаты сравнительного изучения корнесобственной яблони из зеленых черенков и привитой на сеянцы Антоновки обыкновенной и парадизку В9 // Изв. ТСХА, 2002. Вып. 3. С. 115–130. — 9. Савченко В.К. Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях. Минск: Наука и техника, 1984. — 10. Фисенко А.Н., Драгавцева И.Л., Артюх С.Н. и др. Принципиальный подход к развитию пловодства нового века — проблемы и задачи // Материалы международной научно-практической конференции «Садоводство и виноградарство XXI века». Ч. 1. Краснодар, 1999. С. 105–110. — 11. Block R. Massnahmen zur Verbesserung der in vitro Kultivierbarkeit ausgewählter Genotypen der Gattung Malus: Inang. — Diss... — Bonn, 1993. — IV, 122 с. — 12. Jones O.P., Pontikis C.A., Hopgood Margaret E. // J. Hort. Sci, 1979, 54, 2, 155–158.

Статья поступила
12 апреля 2004 г.

SUMMARY

In 2002–2004 ability for rootformation of green grafts of apple-tree F₁ hybrids was studied, obtained by crossing different varieties in net test crossing system. Dominating role of mother passing the capacity for taking root was established. Families in which easily root taking variety served as mother form, took root much better than those from mid-to hard root taking varieties. The same father form in combination with various mothers went into opposite effect.