

УДК 635.342:631.527:632.35

ИСТОЧНИК МОНОГЕННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ КАПУСТЫ К СОСУДИСТОМУ БАКТЕРИОЗУ

Г.Ф. МОНАХОС, Ф.С. ДЖАЛИЛОВ

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

По признаку устойчивости к сосудистому бактериозу проанализировано F_2 от скрещивания самонесовместимых линий капусты, ценных по хозяйственным признакам, с линией китайского происхождения PI 436606. Расщепление на восприимчивые и устойчивые растения, близкое к 3:1, указывало на то, что высокая устойчивость линии PI 436606 контролируется одним рецессивным геном. Обоснован подход к разделению образцов на «устойчивые» и «восприимчивые». Для большей стабильности устойчивости межлинейных гибридов предлагается вводить рецессивный ген устойчивости от линии PI 436606 в гомозиготном состоянии родительским линиям с высокой полигенной устойчивостью.

Сосудистый бактериоз, вызываемый *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Pammel) Dows. — чрезвычайно вредоносное заболевание, широко распространенное во всех регионах, где выращивается капуста [14]. В основном патоген проникает в растения через гидатоды. Возможно инфицирование и через механические повреждения листьев или корней, а также через устьица длительно увлажняемых листьев. Бактерии переносятся ря-

дом вредителей, в частности такими, как рапсовый цветоед, полевые слизни [5], крестоцветная блошка [12].

Наиболее эффективным способом борьбы с заболеванием является выведение устойчивых сортов и гибридов [7], для создания которых необходимы поиск доноров устойчивости, знание механизма наследования признака, разработка методов оценки и отбора и эффективных селекционных программ.

В ряде исследований [8, 11] показано, что устойчивость капустных культур к сосудистому бактериозу наследуется доминантно, причем, по мнению Бейна [8], она контролируется одним геном, а Шарма с соавторами [11] указывают на полигенный характер детерминации. Наряду с этим сообщается, что устойчивость сорта Early Fuji обусловлена наличием большого рецессивного гена *f*, на проявление которого влияют один рецессивный и один доминантный ген-модификатор [13]. На рецессивный характер устойчивости указывают Диксон и Хантер [9]. Ими отобрана линия белокочанной капусты китайского происхождения PI 436606, высокая устойчивость которой как в фазе рассады, так и взрослого растения определяется рецессивным геном; отмечается наличие одного или двух генов-модификаторов [10].

Анализ наследования устойчивости к сосудистому бактериозу у самонесовместимых линий селекции Тимирязевской академии, проведенный в системах полных диаллельных скрещиваний [3, 4], свидетельствует о полигенной системе контроля в изученном материале. В наследовании устойчивости у гибридов F_1 среднеспелой капусты наблюдается неполное доминирование, а у позднеспелой — сверхдоминирование. Показано, что высокая общая комбинационная способность линий по устойчивости обусловлена наличием доминантных полигенов. Выявлены ценные самонесовместимые линии среднеспелой (Б21, Ро2 и С110) и позднеспелой (Ви3, Хт5, Би19) капусты, у которых высокая ОКС удачно сочетается с преимущественно доминантным характером устойчивости. Использование

этих линий позволило создать F_1 гибриды белокочанной капусты с высоким уровнем полевой устойчивости.

В 1987 г. доктором Диксоном (Корнелльский университет США) нам были любезно предоставлены семеналинии PI 436606. Испытание растений этой линии при искусственном инфицировании через гидатоды показало, что они обладают высокой устойчивостью [4], однако формируют плоские, рыхлые, с низкими вкусовыми качествами кочаны. Линия рекомендована для использования в селекционных программах как донор устойчивости, а ее семена переданы во ВНИИССОК, в НИИОХ, УкрНИИОБ, КНИИОКХ.

Цель настоящей работы — изучение характера наследования признака высокой устойчивости к сосудистому бактериозу у линии PI 436606 при скрещивании ее с самонесовместимыми линиями, используемыми в селекционных программах Тимирязевской академии.

Методика

Материалом исследования служили гибридные потомства второго поколения, полученного от скрещивания линии PI 436606 с самонесовместимыми линиями 3—8-го поколений инбридинга среднеспелой и позднеспелой белокочанной капусты. Семена F_2 получали гейтеногамным самоопылением вручную вскрытых бутонов растений первого гибридного поколения и высевали в теплицу в пластмассовые кассеты для выращивания рассады.

Оценку устойчивости проводили методом инокуляции через гидатоды

ды в стадии 2—3 настоящих листьев. Растения перед заражением поливали и накрывали на ночь пленочным изолятором, утром после образования гуттационных капель производили опрыскивание суспензией клеток *X.campestris* pv. *campestris* плотностью 3—5 × 10⁸ кл/мл. Сразу после инокуляции снижали влажность воздуха, после чего наблюдалось проникновение гуттационных капель в лист через гидатоды. Пораженность оценивали через 12 дней после инокуляции по шкале Студенцова [6].

Устойчивые растения высаживали на опытном участке, где утром при наличии гуттации проводили повторное заражение с последующим учетом. В качестве стандарта использовали линии, сорта и F₁ гибриды, показавшие в предварительных испытаниях контрастные результаты: восприимчивые — Слава 1305, Амагер 611, Bartolo F₁, Фо7-11, Фо5-25; устойчивые — PI 436606, Cassiopeia F₁ (Япония). Со-

ответствие фактического отношения S : R к теоретически ожидаемому сравнивали по критерию χ^2 .

Результаты

С целью выработки критериев для дифференциации растений по признаку устойчивости нами была изучена зависимость между степенью поражения листьев в фазе рассады и наличием системного поражения взрослых растений, выражающегося в степени поражения кочерыги. Полученные данные (табл. 1) показывают, что при поражении менее 10% площади листовой пластинки (1 балл) симптомы проникновения заболевания в кочерыгу не обнаруживаются как у относительно устойчивых (Бх1), так и сильно восприимчивых (Зму5 и Ха13) образцов. Исходя из этого при интерпретации результатов расщепления в F₂ к устойчивым R мы относили растения с баллами поражения 0 и 1, а к восприимчивым (S) — с баллами 2—4.

Т а б л и ц а 1

Зависимость между степенью поражения листьев рассады и кочерыги взрослого растения

Средний балл поражения листьев	Средний балл поражения кочерыги			
	Хд4	Бх1	Ха13	Зму5
0—1,0	—	0,0	0,2	0,0
1,1—2,0	—	—	1,2	1,5
2,1—3,0	3,3	—	1,0	3,0
3,1—4,0	—	—	4,0	3,7

Наблюдения характера развития заболевания на растениях различных стандартных образцов показали (табл. 2) очень сильное поражение таких восприимчивых сортов и

гибридов, как Слава 1305, Амагер 611, Bartolo F₁, Фо7-11 и Фо5-25. Растения этих генотипов имели симптомы сильного системного поражения и к концу вегетации остава-

лись в фазе рассады, а многие даже погибли. У растений устойчивой линии PI 436606 отмечались лишь локальные поражения листьев, что не сказывалось на их развитии и формировании кочанов. Высокая устойчивость выявлена также у гибрида *Cassiopeia*. Поражение листьев у него более выражено, чем у PI 436606, однако это не приводило к системному поражению и растения формировали полноценный продуктивный орган.

Соотношение устойчивых и восприимчивых растений в семьях F_2 поколения, близкое к 1:3, указывает на то, что устойчивость к сосудистому бактериозу линии PI 436606 контролируется одним рецессивным геном (табл. 2). Действие этого гена, проявляющееся на протяжении всей вегетации, обеспечивало слабое развитие заболевания с ограниченными по размеру поражениями, занимающими менее 10% площади листа и часто не приводящими к проявлению системной инфекции.

Таким образом, при селекции межлинейных F_1 гибридов рецессивный аллель гена высокой устойчивости следует вводить в гомозиготном состоянии во все родительские линии.

Следует отметить, что анализ потомств F_2 , полученных скрещиванием линии PI 436606 с линиями среднепоздней белокочанной капусты, резко различающимися по уровню полигенной устойчивости (Б21 — устойчива, Б25 — восприимчива), свидетельствует о существенных отклонениях от ожидаемого расщепления, причем в первом случае в сторону увеличения выхода устойчивых растений, во втором — в сторону уменьшения их доли. В потомствах F_2 позднеспелой капусты та-

ких закономерностей не обнаружено. Поэтому для четкого выявления влияния полигенов, модифицирующих действие гена устойчивости линии PI 436606, необходим анализ беккроссов.

Мы считаем ошибочным вывод о наличии у линии PI 436606 дигенного наследования [2]. Указанное расхождение, возможно, объясняется использованием автором экспресс-метода оценки, не основанного на гидатодном пути проникновения инфекции. Согласно нашей гипотезе о двух типах полевой устойчивости, именно устойчивость, реализуемая в гидатодах, является основной у линии PI 436606 с непродолжительным вегетационным периодом [1].

Учитывая, что инфекционный фон был достаточно жестким, чтобы обеспечить сильное поражение (3—4 балла) восприимчивых стандартов, а формы с высоким уровнем полигенной устойчивости, но не содержащие большого рецессивного гена устойчивости имели в основном балл поражения 2 и были отнесены в разряд восприимчивых можно сделать вывод о маскировании проявления полигенной устойчивости при наличии моногенной. Однако такое отношение между этими двумя типами устойчивости может измениться после адаптации патогена к моногенной устойчивости и формирования «своей» расы. Такая возможность дифференциального взаимодействия сорт капусты — изолят *X.campestris* pv. *campestris* недавно показана для сосудистого бактериоза капусты А.Н. Игнатовым [2]. В связи с этим при создании устойчивых линий рецессивный ген устойчивости от PI 436606 лучше пе-

Таблица 2

**Результаты оценки F₂ гибридных потомств на устойчивость
к сосудистому бактериозу методом инокуляции через гидатоды**

Сортообразец	Общее число расте- ний	В т.ч.		Ожидаемые при 3:1		χ ²	P<
		S	R	S	R		
(Б21 x PI 436606)1	100	73	27	75,0	25,0	0,213	0,40
(Б25 x PI 436606)2	100	79	21	75,0	25,0	0,850	0,70
(Би10 x PI 436606)3	78	60	18	58,5	19,5	0,153	0,30
(Ер6 x PI 436606)1	50	40	10	37,5	12,5	0,667	0,60
(Ер7 x PI 436606)7	100	73	27	75,0	25,0	0,213	0,40
(Ба2 x PI 436606)1	100	76	24	75,0	25,0	0,053	0,20
(В64 x PI 436606)1	91	70	21	68,2	22,8	0,180	0,40
(Т20 x PI 436606)1	89	70	19	66,8	22,2	0,633	0,60
(Ал5 x PI 436606)1	100	75	25	75,0	25,0	0,000	0,01
(Зму7 x PI 436606)1	93	70	23	68,8	23,2	0,003	0,05
(PI 436606 x Хт51)10	76	54	22	57,0	19,0	0,632	0,20
(PI 436606 x Хт51)3	54	38	16	40,5	13,5	0,617	0,20
(PI 436606 x Хт51)4	100	73	27	75,0	25,0	0,213	0,40
(PI 436606 x Хт51)8	109	84	25	81,8	27,2	0,248	0,40
(PI 436606 x Хт51)6	43	31	12	32,2	10,8	0,194	0,40
(PI 436606 x Хт51)9	92	66	26	69,0	23,0	0,522	0,55
(PI 436606 x Хт51)2	83	66	17	62,2	20,8	0,904	0,70
(PI 436606 x Хт51)7	108	85	23	81,0	27,0	0,790	0,70
(Дв8 x PI 436606)1	179	136	43	134,2	44,8	0,096	0,30
(Дв8 x PI 436606)8	196	144	52	147,0	49,0	0,245	0,40
Всего	1941	1463	478	1456	485	0,135	0,01
Стандарты:							
Слава 1305	89	89	0				
Амагер 611	100	100	0				
Bartolo F ₁	205	205	0				
Ф07-11	9	9	0				
Ф05-25	11	11	0				
PI 436606	20	0	20				
Cassiopeia F ₁	100	0	100				

редавать образцам с высоким уровнем полигенной устойчивости и высокой ОКС по другим важным хозяйственным признакам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Джалилов Ф.С., Корсак И.В., Монахос Г.Ф. Сравнение методов

оценки устойчивости капусты к сосудистому бактериозу. — Изв. ТСХА, 1995, вып. 2, с. 147—153. — 2. Игнатов А.Н. Селекционное и генетическое изучение устойчивости белокачанной капусты к сосудистому бактериозу. — Автореф. канд. дис. М., 1992. — 3. Крюч-

ков А.В., Монохос Г.Ф., Джалилов Ф.С., Хуз Н.Н. Наследование устойчивости к сосудистому бактериозу у самонесовместимых линий среднеспелой белокочанной капусты. — Плодоовощное хоз-во, 1987, № 10, с. 41—44. — 4. Монохос Г.Ф., Джалилов Ф.С., Тивари Р.Д. Наследование устойчивости к сосудистому бактериозу у самосовместимых линий позднеспелой белокочанной капусты. — Изв. ТСХА, 1990, вып. 4, с. 86—91. — 5. Матвеева Е.В., Пехтерева Э.Ш., Одинцова М.А. О распространении возбудителей бактериозов капусты. — Картофель и овощи, 1982, № 7, с. 27—28. — 6. Никитина В.К., Студенцов О.В. Методические указания по оценке капусты на устойчивость к бактериозам. М.: ВАСХНИЛ, 1971. — 7. Самохвалов А.Н. Научное обоснова-

ние методов оценки исходного селекционного материала овощных культур на устойчивость к бактериальным и грибным болезням. — Автореф. докт. дис. М., 1992. — 8. Bain D.C. — *Phytopathology*, 1955, vol. 45, № 1, p. 35—37. — 9. Dickson M.D., Hunter J.E. — *Hort Sci.*, 1987, vol. 22, № 1, p. 108—109. — 10. Hunter J.E., Dickson M.H., Ludwig J.W. — *Plant Disease*, 1987, vol. 71, № 3, p. 263—266. — 11. Sharma B.R., Swarup V., Chatterjee S.S. — *Canad. J. Genet. Cytol.*, 1972, vol. 14, № 2, p. 363—370. — 12. Shelton A.M., Hunter J.E. — *Canad. J. of plant pathology*, 1985, vol. 7, № 3, p. 308—310. — 13. Williams P.H., Staub T., Sutton J.C. — *Phytopathology*, 1972, vol. 62, № 2, p. 247—252. — 14. Williams P.H. — *Plant Disease*, 1980, vol. 64, № 8, p. 736—742.

Статья поступила 20 июня 1995 г.

SUMMARY

F₂ obtained by crossing self-noncompatible economically valuable lines of cabbage with the line PI 436606 of Chinese origin was analysed as to resistance to vessel bacteriosis. Splitting on sensitive and resistant plants, close to 3:1, showed that high resistance of PI 436606 line is controlled by one recessive gene. Dividing the samples into «resistant» and «sensitive» ones is substantiated. To make the resistance of interline hybrids more stable it is suggested to introduce a recessive resistance gene from PI 436606 line in homozygotic condition into parental lines with high polygenic resistance.