

УДК 635.64:575.

А. В. КИЛЬЧЕВСКИЙ*, Н. Ю. АНТРОПЕНКО**, И. Г. ПУГАЧЕВА**

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ УРОЖАЙНОСТИ И ХОЛОДОСТОЙКОСТИ ТОМАТА (*LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL.)

* Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,

** Белорусская государственная сельскохозяйственная академия

(Поступила в редакцию 04.10.2006)

Введение. Среди факторов внешней среды температура является одним из важнейших, поскольку существует тесная связь между потенциальной продуктивностью растений и ограничениями их приспособительных возможностей. В селекции томата в климатических условиях Беларуси практическую ценность представляет создание холодостойких сортов и гибридов, что позволяет продлить период выращивания растений в открытом грунте и получить более ранний урожай.

Генетическая природа холодоустойчивости растений изучена недостаточно. Н. Morishima [10], исследуя наследование устойчивости к низким температурам у риса, пришел к выводу, что этот признак контролируется рецессивными генами комплементарной природы. В экспериментах А. Е. Limin, D. В. Fowler [8] с гибридами мягкой пшеницы и синтетического гексаплоида холодоустойчивость контролируется аддитивными и доминантными эффектами генов. Признаки зимо- и холодоустойчивости у колосовых зерновых культур в работах М. М. Тюриной [3], Н. G. Marshall [9] в большинстве случаев находятся под полигенным контролем, однако некоторые авторы не оставляют попытки найти конкретные «гены устойчивости» у растений [5]. Полигенная наследуемость также отмечена при генетическом анализе устойчивости к повреждению холодом листьев томатов [2], а также устойчивости пыльцы к низкой температуре [4].

В настоящее время одним из путей повышения адаптивности овощных культур к стрессовым абиотическим и биотическим факторам среды является гаметная (пыльцевая) селекция. По мнению А. Н. Кравченко [1], пониженные температуры (8–12 °С) позволяют дифференцировать устойчивые и неустойчивые генотипы на стадии прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок. У пыльцы проявляется около 60% генов, которые обычно экспрессируются у спорофита, поэтому отбор с использованием мужского гаметофита можно использовать для повышения стрессоустойчивости спорофитного поколения.

Цель исследований – изучение характера наследования урожайности и устойчивости к низким температурам растений томата на уровне гаметофита и спорофита в диаллельных скрещиваниях.

Материалы и методы исследования. Эксперимент проводили в 2003–2005 гг. на опытном поле кафедры сельскохозяйственной биотехнологии и экологии БГСХА. Объектом исследований являлись 15 гибридов F_1 томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Родительскими формами послужили образцы Гарант, Спринт, Доходный, Ляна, Дубок, Microtom, характеризующиеся комплексом хозяйственно ценных признаков и различной степенью холодостойкости. Технология выращивания томата в открытом грунте общепринятая (повторность 2-кратная, по 10 растений на делянке; схема посадки 70 × 30 см). Определяли основные показатели урожайности (товарную, раннюю, общую) и среднюю массу товарного плода.

Холодоустойчивость спорофита оценивали на стадии проростков: контроль – проращивание семян при 25 °С; опыт – проращивание семян при 10–12 °С. Изучали следующие показатели: всхожесть, длину корня, массу проростка. Холодостойкость микрогаметофита томата определяли по проценту

прорастания и длине пыльцевой трубки при температуре 10–12 °С (опыт) и при 28 °С (контроль). Среда для проращивания пыльцы включала 20% сахарозы и 0,006% борной кислоты. Основным критерием оценки холодостойкости образцов считали отношение значения изучаемых показателей на стрессовом фоне к значению признаков на оптимальном фоне (индекс холодостойкости).

Комбинационную способность образцов томата оценивали по второму методу Гриффинга [6], генетические параметры наследования признаков определяли по методу Хеймана [7].

Результаты и их обсуждение. Использованные методы генетического анализа дают возможность отбирать перспективные формы и комбинации скрещивания томата на ранних этапах селекционного процесса.

Результаты анализа комбинационной способности образцов томата по признакам урожайности (табл. 1) позволяют говорить о сильной зависимости проявления эффектов от условий окружающей среды.

Т а б л и ц а 1. Комбинационная способность образцов томата по признакам урожайности

Признак	Генотип	Эффект ОКС			Варианса СКС		
		2003 г.	2004 г.	2005 г.	2003 г.	2004 г.	2005 г.
Ранняя урожайность, ц/га	Гарант	-14,56	-3,89	27,27	236,43	713,74	635,90
	Спринт	37,75	12,11	-39,35	215,19	872,48	2056,89
	Доходный	-8,69	4,20	9,27	201,43	510,66	1842,45
	Ляна	-13,47	4,02	36,15	184,09	1120,40	1675,08
	Дубок	-5,97	-8,02	12,15	287,98	546,81	3381,49
	Microtom	4,93	-8,42	-45,48	1129,33	2681,39	4152,57
	НСР ₀₅	9,12	10,91	14,03	–	–	–
Товарная урожайность, ц/га	Гарант	-26,28	45,24	23,18	2423,32	4290,35	1435,65
	Спринт	9,52	-46,54	-59,07	5501,67	10132,87	3704,13
	Доходный	20,11	67,43	13,30	1612,49	6277,85	5933,21
	Ляна	13,43	70,49	42,05	5698,87	9685,27	7098,94
	Дубок	1,36	10,78	8,80	4807,19	5590,32	8923,67
	Microtom	-17,95	-147,41	-28,27	18650,92	2561,99	16439,40
	НСР ₀₅	27,53	21,28	19,42	–	–	–
Общая урожайность, ц/га	Гарант	-7,30	60,38	39,90	1061,86	4694,73	4994,08
	Спринт	10,76	-66,21	-72,85	7498,30	11876,12	5416,68
	Доходный	10,01	81,88	33,03	2696,25	10011,63	8146,51
	Ляна	45,98	77,60	33,90	6061,33	12734,03	8500,53
	Дубок	17,35	32,60	5,53	8792,96	11528,60	9060,62
	Microtom	-76,79	-186,26	-39,52	23975,61	2236,74	19491,04
	НСР ₀₅	24,37	22,86	14,58	–	–	–
Масса товарного плода, г	Гарант	9,70	17,18	13,96	173,37	72,24	73,13
	Спринт	-7,99	-11,11	-5,67	187,79	65,11	116,71
	Доходный	9,38	13,08	7,71	120,27	58,26	9,03
	Ляна	7,57	3,46	1,71	84,18	168,94	7,18
	Дубок	9,10	14,52	5,21	144,65	136,45	132,33
	Microtom	-27,76	-37,13	-22,92	130,48	178,91	17,69
	НСР ₀₅	4,08	3,98	1,51	–	–	–

Пр и м е ч а н и е. ОКС – общая комбинационная способность, СКС – специфическая комбинационная способность.

Образцами, обладающими высокой ОКС, являются сорта Доходный, Ляна, Гарант, Дубок. По СКС можно выделить сорта Ляна, Дубок, Доходный, Microtom. Доноры крупноплодности у гибридов F₁ – родительские формы Гарант, Доходный и Дубок.

Проанализировав комбинационную способность родительских форм по холодостойкости проростков (табл. 2), можно отметить, что высокими значениями эффекта ОКС по всхожести характеризуются сорта Ляна и Microtom; образцами с максимальными значениями вариансы СКС по данному признаку являются сорта Гарант, Спринт, Дубок; по массе проростка наибольший эффект ОКС наблюдался у образца Microtom.

Т а б л и ц а 2. Комбинационная способность образцов томата по признакам холодостойкости проростков и гаметофита

Индекс холодостойкости по признаку	Генотип	Эффект ОКС			Варianza СКC		
		2003 г.	2004 г.	2005 г.	2003 г.	2004 г.	2005 г.
Всхожесть семян	Гарант	-0,07	-0,11	-0,05	0,01	0,08	0,02
	Спринт	-0,16	-0,08	0,02	0,05	0,04	0,05
	Доходный	0,07	0,04	-0,03	0	0,02	0,02
	Ляна	0,02	0,02	0,06	0,02	0,02	0,02
	Дубок	0,04	-0,01	-0,02	0	0,03	0,03
	Microtom	0,10	0,15	0,02	0,03	0,01	0,02
	НСР ₀₅	0,01	0,03	0,02	-	-	-
Масса проростка	Гарант	0,06	-0,06	0	0,08	0	0,01
	Спринт	-0,03	-0,03	0,03	0,04	0,01	0,01
	Доходный	0,05	-0,03	0,06	0,06	0	0,03
	Ляна	-0,07	-0,03	-0,01	0,05	0,01	0,01
	Дубок	-0,05	0,02	-0,05	0,04	0	0,01
	Microtom	0,05	0,13	-0,03	0,02	0	0,01
	НСР ₀₅	0,04	0,02	0,01	-	-	-
Длина корня проростка	Гарант	0	-0,01	-0,06	0,01	0	0,02
	Спринт	-0,06	-0,01	-0,06	0,01	0	0,01
	Доходный	-0,01	-0,01	-0,05	0,02	0	0,02
	Ляна	0,03	-0,02	0,12	0,03	0	0,11
	Дубок	-0,01	0,02	0,04	0,01	0	0,12
	Microtom	0,06	0,03	0,01	0,01	0,01	0,01
	НСР ₀₅	0,01	0,02	0,01	-	-	-
Длина пыльцевой трубки	Гарант	-	0,01	-0,06	-	0,09	0,28
	Спринт	-	0,02	0,06	-	0,14	0,31
	Доходный	-	0	-0,09	-	0,10	0,04
	Ляна	-	0	-0,01	-	0,21	0,06
	Дубок	-	0	0	-	0,24	0,04
	Microtom	-	0,04	0,10	-	0,09	0,05
	НСР ₀₅	-	0,12	0,13	-	-	-
Процент прорастания пыльцы	Гарант	-	0,06	0,09	-	0,42	0,01
	Спринт	-	-0,18	-0,07	-	0,42	0,05
	Доходный	-	-0,07	-0,13	-	0,11	0,03
	Ляна	-	0,20	0,02	-	0,84	0,05
	Дубок	-	-0,05	0,17	-	0,09	0,02
	Microtom	-	0,04	-0,09	-	0,68	0,14
	НСР ₀₅	-	0,15	0,11	-	-	-

По признаку длина корня можно выделить образцы Ляна, Дубок, Microtom, обладающие наибольшими значениями эффектов ОКС и варианты СКC.

Анализ комбинационной способности образцов по холодостойкости гаметофита показал, что высокими ее значениями по длине пыльцевой трубки обладают сорта Microtom и Спринт, по проценту прорастания – Гарант и Ляна.

Характер наследования (табл. 3) товарной и ранней урожайности, согласно значениям показателя $\sqrt{\frac{H_1}{D}}$, в 2003–2005 гг. имеет тип сверхдоминирования, и лишь в 2005 г. по раннему урожаю наблюдалось полное доминирование. Отрицательный знак корреляции r показывает, что доминантные гены увеличивают признаки ранняя и товарная урожайность. Произведение частот доминантных и рецессивных генов исследуемых признаков варьировало по годам от 0,16 до 0,25. На проявление признаков оказывают влияние 1–2 группы генов.

Т а б л и ц а 3. Параметры Хеймана по признакам урожайности томата

Признак	Год	$\sqrt{\frac{H_1}{D}}$	$\frac{H_2}{4H_1}$	$\frac{\sqrt{4DH_1 + F_1}}{\sqrt{4DH_1 - F_1}}$	r	D_{\max}	R_{\max}	$\frac{h^2}{H_2}$
Ранняя урожайность	2003	1,26	0,16	1,21	-0,62	89,33	-35,03	0,89
	2004	2,28	0,21	2,16	-0,85	89,36	11,17	2,09
	2005	1,00	0,25	1,28	-0,93	203,27	23,27	2,74
Товарная урожайность	2003	1,94	0,18	2,91	-0,88	230,22	-14,16	2,02
	2004	1,07	0,24	0,76	-0,52	441,20	102,6	2,09
	2005	1,94	0,21	1,70	-0,86	264,92	-18,53	2,20
Общая урожайность	2003	1,29	0,17	3,29	-0,98	425,37	-2,99	1,38
	2004	0,93	0,22	0,83	-0,56	527,00	72,90	1,88
	2005	1,99	0,22	1,35	-0,80	304,90	3,03	2,63
Массатоварного плода	2003	0,90	0,22	0,79	0,40	36,65	74,96	0,24
	2004	0,72	0,16	0,60	0,84	9,45	92,50	0,004
	2005	0,77	0,18	0,71	0,82	-1,55	81,37	0,003

Средняя степень доминирования по признаку «общая урожайность» изменяется по годам от неполного доминирования до сверхдоминирования. Доминирование по общей урожайности было направлено в сторону увеличения признака. Произведение частот доминантных и рецессивных генов по данному признаку составляло 0,17–0,22, различия в его наследовании у изучаемых генотипов обуславливались 1–2 группами генов.

Наследование признака масса товарного плода проявлялось по типу неполного доминирования, которое было направлено в сторону уменьшения признака. Произведение частот доминантных и рецессивных генов составило 0,16–0,22 (отклонение от равновесия в популяции). Параметр $\frac{h^2}{H_2}$ не дает достоверной информации об особенностях наследования массы товарного плода.

Анализ параметров Хеймана по холодостойкости признаков проростков (всхожесть, масса проростка, длина корня) и гаметофита (длина пыльцевой трубки, процент прорастания пыльцы) (табл. 4) подтверждает, что преобладающим типом наследования у большинства образцов является сверхдоминирование (показатель $\sqrt{\frac{H_1}{D}}$ варьирует от 1,08 до 3,36).

Т а б л и ц а 4. Параметры Хеймана по признакам холодостойкости проростков и гаметофита томата

Индекс холодостойкости по признаку	Год	$\sqrt{\frac{H_1}{D}}$	$\frac{H_2}{4H_1}$	$\frac{\sqrt{4DH_1 + F_1}}{\sqrt{4DH_1 - F_1}}$	r	D_{\max}	R_{\max}	$\frac{h^2}{H_2}$
Всхожесть семян	2003	1,21	0,16	2,65	-0,84	0,99	0,13	0,50
	2004	1,72	0,22	1,56	-0,14	0,92	0,73	0,02
	2005	1,47	0,17	3,45	-0,83	1,15	0,22	0,56
Масса проростка	2003	2,49	0,17	2,97	0,07	0,46	0,39	0,04
	2004	0,94	0,19	2,60	0,92	0,29	0,93	–
	2005	1,64	0,21	2,30	0,82	0,55	0,98	0,11
Длина корня проростка	2003	1,72	0,15	3,44	0,14	0,31	0,44	–
	2004	3,36	0,19	1,88	0,77	0,07	0,26	0,04
	2005	2,11	0,20	1,97	0,96	0,35	0,55	0,59
Длина пыльцевой трубки	2004	1,08	0,22	0,38	-0,60	0,82	0,57	7,80
	2005	1,30	0,23	1,89	-0,70	0,94	0,80	1,30
Процент прорастания пыльцы	2004	1,79	0,24	0,79	-0,31	0,77	0,53	0,13
	2005	1,59	0,16	2,43	-0,81	1,89	0,14	0,31

Исключение составляет лишь признак масса проростка, тип наследования у которого в 2004 г. – неполное доминирование. Отрицательный знак коэффициента корреляции по показателю холодостойкости признака всхожесть показывает, что доминантные гены работают на увеличение его значения. Положительные значения коэффициента корреляции по индексам хо-

лодостойкости длины корня и массы проростка в 2003–2005 гг. говорят о рецессивном характере их наследования. Отношение общего числа доминантных генов к общему числу рецессивных генов колебалось от 1,56 до 3,44, что свидетельствует о преобладании доминантных генов в проявлении исследуемых признаков.

Холодостойкость пыльцы наследуется по типу сверхдоминирования (средняя степень доминирования равна 1,08–1,79).

Коэффициенты корреляции имеют отрицательные значения, что говорит о доминировании в сторону увеличения значения признака. Параметр $\frac{h^2}{H_2}$ в большинстве случаев меньше единицы, что не дает достоверной информации о различиях в числе локусов между генотипами в детерминации признаков.

Выводы

1. Основной тип наследования ранней, товарной и общей урожайности томата – сверхдоминирование и доминирование в сторону увеличения признака.

2. Донорами высокой ранней урожайности томата являются сорта Ляна, Дубок, товарной – Ляна, Доходный, общей – Гарант, Дубок, Доходный.

3. Холодоустойчивость спорофита наследуется по типу сверхдоминирования в сторону увеличения признака по всхожести, в сторону уменьшения – по массе проростка и длине корня.

4. Устойчивость пыльцы к пониженным температурам наследуется по типу сверхдоминирования в сторону увеличения признака.

5. Отдельные признаки холодостойкости гаметофита (процент прорастания пыльцы, длина пыльцевой трубки) и спорофита томата (всхожесть, масса, длина корня и стебля проростка) отличаются по генетической детерминации, что необходимо учитывать при подборе генотипов для гибридизации с целью создания высокопродуктивных сортов и гибридов, устойчивых к пониженным температурам.

Литература

1. Кравченко А. Н., Лях В. А., Тодераш Л. Г. и др. // Методы гаметной и зиготной селекции томатов. Кишинев: Штиинца, 1988.
2. Полесская В. Н. // Генетика. 1993. № 2. С. 342–347.
3. Тюркина М. М. // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1976. С. 171–183.
4. Fernandez–Munoz R., Gonzalez–Fernandez J. J., Cuartero J. // Euphytica. 1995. Vol. 84. N 2. P. 139–144.
5. Forster B. P., Phillips M. S., Miller T. E. et al. // Heredity. 1990. Vol. 65. N 1.
6. Griffing B. // Anstr. J. Biol. Sci. 1956. Vol. 9. N 4. P. 463–493.
7. Hayman B. Y. // Genetics. 1954. Vol. 39. N 3. P. 789–809.
8. Limin A. E., Fowler D. B. // Univ. of Saskatchewan Crop Dev. Center Rep. 1991–1992. Saskatoon, 1993. P. 24–25.
9. Marshall H. G. Breeding plants for less favourable environments. New York, 1982.
10. Morishima H. // Annu. Rept. Nat. Inst. Genet. Jap. 1991. N. 2. P. 103–104.

A. V. KILCHEVSKY, N. Yu. ANTROPENKO, I. G. PUHACHOVA

STUDY OF THE PRODUCTIVITY AND COLD RESISTANCE INHERITANCE IN TOMATO (*LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL)

Summary

The study of productivity and cold resistance inheritance was carried out at the sporophyte and gametophyte level in tomato diallel crosses. Leana, Dubok and Microtom species in seedlings cold resistance have the highest level of general combinational ability effects, whereas Leana, Dubok and Garant species – the highest level of specific combinational ability variances. The analysis of gametophyte cold resistance combinational ability has shown that its greatest values belong to Microtom, Sprint, Garant and Leana. Parental forms – donors of high productivity were selected (on general combinational ability – Dohodny, Leana, Garant, Dubok; on specific combinational ability – Leana, Dubok, Dohodny, Microtom). It is established that the characteristics of the yield are inherited according to the type of overdominance and dominance towards the higher characteristic. The cold resistance of sprouts is inherited according to the overdominance type in the seed germination towards the higher characteristic, in sprout mass and root length – towards the lower characteristic. The inheritance of pollen resistance to low temperatures proceeds by the overdominance type towards the higher characteristic.