

УДК 634.725:631.524.86:632.4

УСТОЙЧИВОСТЬ ГИБРИДНОГО ПОТОМСТВА КРЫЖОВНИКА РАЗЛИЧНОГО ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ К АМЕРИКАНСКОЙ МУЧНИСТОЙ РОСЕ

Т.М. Андрушкевич

РУП «Институт плодородства»,

ул. Ковалева 2, аг. Самохваловичи, Минский район, 223013, Беларусь,

e-mail: belhort@it.org.by

РЕЗЮМЕ

Изучен гибридный фонд крыжовника в количестве 665 растений, полученных от 23 комбинаций конвергентных скрещиваний американско-европейских сортов и гибридов. Проанализировано пять групп гибридов различного видового происхождения по устойчивости к американской мучнистой росе (возбудитель *Sphaeroteca mors-uvae* (Schw.) Berk et Curt.).

Получению гибридов, отличающихся высокой сферотекоустойчивостью вегетативных и генеративных органов, способствует включение в гибридизацию сортов и гибридов, производных двух видов – *Grossularia succirubra*, *Gr. reclinata*, а также сочетание в гибридном потомстве генетического материала трех видов – *Gr. robusta*, *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata* и *Gr. robusta*, *Gr. hirtella*, *Gr. reclinata*.

Основным типом наследования сферотекоустойчивости вегетативных органов в гибридном потомстве крыжовника является положительное доминирование устойчивости, отмечены также отрицательное доминирование и промежуточное наследование признака. Тип наследования устойчивости генеративных органов варьировал от депрессии до положительного сверхдоминирования, с преобладанием положительного доминирования.

Ключевые слова: селекция, генотип, исходные формы, видовое происхождение, сорт, гибрид, наследуемость, частота трансгрессий, Беларусь.

ВВЕДЕНИЕ

Селекция крыжовника на устойчивость к американской мучнистой росе начата в 30-х годах XX века, после опустошительных эпифитотий, прокатившихся по Европе и России и уничтоживших насаждения крыжовника, культивировавшегося в Европе с XVII века. Эпифитотии были вызваны возбудителем *Sphaeroteca mors-uvae* (Schw.) Berk et Curt., завезенным в Европу из Америки [1].

Основным методом селекции на сферотекоустойчивость стал метод *отдаленной межвидовой гибридизации* крупноплодных западно-европейских сортов крыжовника с иммунными американскими видами [2].

Источником иммунитета к мучнистой росе являются все дикие североамериканские виды крыжовника, прошедшие длительный путь сопряженной эволюции с возбудителем болезни *Sphaeroteca mors-uvae*. Западно-европейские сорта, полученные на основе европейского вида *Grossularia reclinata*, сформированные в отсутствие

возбудителя болезни и не прошедшие естественный отбор, сильно поражаются сферотекой. По той же причине не обладают иммунитетом азиатские виды крыжовника: алтайский *Gr. acicularis* (Smith.) Spach. и буреинский *Gr. burejensis* (Fr. Schm.) Berger.

Большая роль в установлении основных закономерностей наследования признака сферотекоустойчивости принадлежит известному российскому ученому, доктору с.-х. наук К.Д.Сергеевой [3, 4, 5], весомый вклад в разработку теоретических основ селекции крыжовника внесли также исследования И.В. Поповой [6, 7], В.С. Ильина [8, 9, 10] А.Г. Волузнева [11] и других. В процессе селекционной работы с крыжовником ими были выявлены особенности генотипа данной культуры, связанные со сцепленным наследованием положительного признака сферотекоустойчивости с рядом отрицательных хозяйственно полезных признаков – низкой урожайностью, мелкоплодностью, посредственным вкусом. Данный факт ограничил возможности последующих насыщающих скрещиваний, поскольку с каждым этапом возвратных скрещиваний при увеличении размера и массы плодов гибридного потомства одновременно снижалась устойчивость к мучнистой росе. Коэффициент корреляции между данными признаками, вычисленный на большом гибридном материале, составил $r = -0,93$. Лучшее сочетание обоих признаков было достигнуто во втором-третьем (F_2 и F_3) поколениях американо-европейских гибридов, к которым относится большинство современных сортов. Наиболее резкое снижение устойчивости гибридного потомства наблюдалось в F_4 . Была также установлена корреляция между поражением вегетативных частей и ягод ($r = 0,73-0,81$). Наследование признака устойчивости при возвратных скрещиваниях носило промежуточный характер, хотя наблюдались и положительные трансгрессии.

В настоящее время исследования по изучению характера наследования отдельных признаков при конвергентных (сближающих) скрещиваниях остаются весьма малочисленными.

Генетические исследования по крыжовнику также весьма ограничены. В Англии у видов *Gr. watsoniana* и *Gr. leptantha* идентифицирован ген Sph 1, контролирующей иммунитет к сферотеке. С участием этих видов получены новые зарубежные сорта, такие как шведский сорт Якоб (потомок *Gr. leptantha*), а также английские Инвикта и Гринвич, выведенные на основе гибридизации с *Gr. divaricata* через сорт Резистента [1].

Наблюдение за гибридными сеянцами крыжовника позволило выявить взаимосвязь между сферотекоустойчивостью и индивидуальными темпами роста и развития растений, обуславливающими так называемую возрастную устойчивость гибридов. По данным К.Д. Сергеевой, число непораженных сеянцев при их изучении в селекционном питомнике и на селекционном участке с каждым годом увеличивалось: в первые 5 лет роста среди сеянцев насчитывалось только 28,1 % непораженных, в последующее пятилетие их количество увеличивалось до 70,5 % [3]. Проведение анализа пораженности гибридного потомства в разные возрастные периоды объясняет противоречивые выводы некоторых ученых о характере наследования сферотекоустойчивости. К.Д. Сергеева считала, что данный признак является доминантным, по мнению А.И. Рилишкиса, наоборот, рецессивным [12].

Установленная закономерность полностью соответствует онтогенетической (возрастной) специализации гриба, его строгой приуроченности к молодым тканям растений. Изменение степени устойчивости растений с возрастом, по мнению М.И. Дементьевой [13], связано с прохождением ювенильного периода, когда развитие сеянцев замедлено. У сеянцев, устойчивых к мучнистой росе, ювенильный период короче, чем у восприимчивых, им свойственно более быстрое развитие, выражающееся в скорости

нарастания общей массы и раннем переходе (на 2-3-й год) от ювенильного к генеративному периоду. Обнаруженная взаимосвязь говорит о нецелесообразности строгой браковки растений на устойчивость к мучнистой росе в раннем возрасте (т.е. в питомнике), что создает дополнительные трудности в работе с данной культурой [1].

Вместе с тем такая особенность взаимоотношений хозяин-паразит определила новое направление в селекции крыжовника, сформулированное белорусским ученым А.Г. Волузневым: «... возможно выведение устойчивых к сферотеке сортов путем создания ультраскороспелых гибридных форм, старение тканей и развитие ягод у которых происходит быстрее, до наступления благоприятных условий для развития паразита» [14, 15].

Степень поражения и развитие возбудителя находятся в тесной зависимости от метеорологических условий в течение вегетационного периода, от чего вредоносность болезни варьирует по годам. Годы с умеренными ($t=+18...+22$ °С) температурами при наличии рос, туманов и морозящих дождей в период интенсивного роста листьев, побегов и завязей являются наиболее благоприятными для развития патогена. Обильное выпадение осадков при сравнительно низких температурах, равно как и жаркая, но сухая погода ограничивают развитие сферотеки, но при изменении сочетания температуры и влажности в благоприятную сторону развитие болезни в течение сезона может вновь возобновляться [16].

В настоящее время в РУП «Институт плодоводства» продолжается селекционная работа по созданию сферотекоустойчивых сортов с хорошими товарными качествами плодов. Результаты изучения гибридного фонда крыжовника приведены в настоящей работе.

МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на селекционном участке отдела ягодных культур РУП «Институт плодоводства». Почва участка дерново-подзолистая среднесуглинистая, подстилаемая мощным лессовидным суглинком, обильно мульчированная торфом.

Изучен гибридный фонд крыжовника 1990-1991 гг. скрещивания, включающий 665 растений от 23 комбинаций межсортовых скрещиваний. В качестве исходных родительских форм привлекались гибридные сорта, полученные в результате отдаленной гибридизации следующих видов:

Gr. reclinata x *Gr. hirtella* – Белорусский, Белорусский красный, Белорусский сахарный, Генерал Доватор, Джозелин, Краснославянский, Машека, Салют;

Gr. reclinata x *Gr. robusta* – Африканец;

Gr. reclinata x *Gr. succirubra* – 10-45-Д, 10-52-Д, 15-13-у, 18-10-у (данные гибриды были получены в различных поколениях насыщающих скрещиваний сортов Черный Негус x Яровой: 10-45-Д, 10-52-Д – в F₂ поколении, *Gr. succirubra* 15-13-у, 18-10-у – в F₃ поколении).

Видовое происхождение гибридного материала представлено в таблице 1. Для исходных сортов указан также порядок гибридного поколения, в котором был выделен данный сорт.

Таблица 1 – Происхождение гибридного материала крыжовника

Комбинация скрещивания (с указанием порядка генерации родительских сортов от диких американских видов)	Количество изученных гибридов, шт.		Видовое происхождение гибридов
	по семьям	всего	
Машека (F ₂ <i>Gr. hirtella</i>) x Африканец (F ₂ <i>Gr. robusta</i>)	11	105	<i>Gr. robusta</i> , <i>Gr. hirtella</i> , <i>Gr. reclinata</i>
Африканец (F ₂ <i>Gr. robusta</i>) x Машека (F ₂ <i>Gr. hirtella</i>)	20		
Белорусский красный (F ₃ <i>Gr. hirtella</i>) x Африканец (F ₂ <i>Gr. robusta</i>)	15		
Африканец (F ₂ <i>Gr. robusta</i>) x Белорусский красный (F ₃ <i>Gr. hirtella</i>)	30		
Африканец (F ₂ <i>Gr. robusta</i>) x Белорусский сахарный (F ₄ <i>Gr. hirtella</i>)	29		
Африканец (F ₂ <i>Gr. robusta</i>) x 10-52-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>)	94	116	<i>Gr. robusta</i> , <i>Gr. succirubra</i> , <i>Gr. reclinata</i>
10-52-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>) x Африканец (F ₂ <i>Gr. robusta</i>)	22		
10-52-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>) x Машека (F ₂ <i>Gr. hirtella</i>)	30	110	<i>Gr. hirtella</i> , <i>Gr. succirubra</i> , <i>Gr. reclinata</i>
Белорусский красный (F ₃ <i>Gr. hirtella</i>) x 10-52-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>)	55		
Белорусский красный (F ₃ <i>Gr. hirtella</i>) x 10-45-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>)	12		
10-45-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>) x Белорусский сахарный (F ₄ <i>Gr. hirtella</i>)	13		
Белорусский красный (F ₃ <i>Gr. hirtella</i>) x Джозелин (Josselyn) (F ₂ <i>Gr. hirtella</i>)	21	203	<i>Gr. hirtella</i> , <i>Gr. reclinata</i>
Генерал Доватор (F ₄ <i>Gr. hirtella</i>) x Машека (F ₂ <i>Gr. hirtella</i>)	103		
Машека (F ₂ <i>Gr. hirtella</i>) x Генерал Доватор (F ₄ <i>Gr. hirtella</i>)	10		
Салют (F ₃ <i>Gr. hirtella</i>) x Белорусский (F ₃ <i>Gr. hirtella</i>)	12		
Краснославянский (F ₃ <i>Gr. hirtella</i>) x Белорусский сахарный (F ₄ <i>Gr. hirtella</i>)	57		
Яровой x 10-52-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>)	19	131	<i>Gr. succirubra</i> , <i>Gr. reclinata</i>
10-52-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>) x Яровой	21		
10-45-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>) x Яровой	20		
10-45-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>) x 15-13-у (F ₃ <i>Gr. succirubra</i>)	20		
10-52-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>) x 15-13-у (F ₃ <i>Gr. succirubra</i>)	7		
10-52-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>) x 18-10-у (F ₃ <i>Gr. succirubra</i>)	19		
18-10-у (F ₃ <i>Gr. succirubra</i>) x 10-52-Д (F ₂ <i>Gr. succirubra</i>)	25		

В годы исследований метеорологические условия в различные периоды роста и развития растений отличались разнообразием, но в целом оказались благоприятными для развития американской мучнистой росы, вследствие чего ежегодно наблюдалось эпифитотийное развитие заболевания (таблица 2).

Таблица 2 – Метеоусловия периодов роста и развития растений

Период роста и развития растений	Годы	Среднесуточная температура воздуха, °С	Максимальная температура воздуха, °С	Минимальная температура воздуха, °С	Сумма осадков за период, мм	Кол-во дней с осадками	Доля дней с осадками от общего количества дней за период	Средняя относительная влажность воздуха, %	Минимальная относительная влажность воздуха, %	ГТК
период «начало вегетации – начало цветения»	1995	4,3	9,2	-0,2	39,1	16	0,4	75,6	52,1	
	1996	11,7	16,4	6,9	17,2	4	0,6	79	55	
	норма	8,1								
период цветения	1995	10,8	15,9	5,7	33,3	13	0,4	66,6	47,2	1,1
	1996	16,9	22,7	11,1	26,3	7	0,4	70	47	0,9
	норма	11,4			27					1,6
период «конец цветения – начало созревания»	1995	18,6	24,3	13,1	125,8	17	0,5	72,9	47,8	2
	1996	14,8	20,1	9,6	72,3	15	0,4	71	35	1,4
	норма	15,1			106					1,6
период созревания	1995	18,2	23,6	12,9	57,8	14	0,4	68,7	48,5	0,8
	1996	16,2	21,1	11,2	150,6	21	0,5	75	43	2,2
	норма	17,7			99					1,3

Устойчивость гибридов к *Sph. mors-uvae* определяли по методике ВИР (1972) [17]. Учеты проводили в период максимального развития болезни (июль–начало августа) на естественном инфекционном фоне по шкале в баллах:

- 0 – поражение отсутствует;
- 0,1 – поражены отдельные точки роста и самые верхушки побегов;
- 1 – поражено до 10 % молодых побегов;
- 2 – поражено до 25 % молодых побегов;
- 3 – поражено до 50 % молодых побегов, деформация листьев;
- 4 – поражено более 50 % побегов, деформация листьев.

Для визуального определения степени пораженности ягод использовали следующую шкалу:

- 0 – поражение отсутствует;
- 0,1 – очень слабое поражение: поражено до 10 % ягод;
- 1 – слабое поражение: поражено до 25 % ягод;
- 2 – среднее поражение: поражено до 50 % ягод;
- 3 – сильное поражение: поражено до 75 % ягод;
- 4 – очень сильное поражение: поражено более 75 % ягод.

Селекционную ценность гибридных семей определяли на основании дисперсионного и гибридологического анализа. Характер наследования признаков определяли по таким показателям, как «степень фенотипического доминирования» и «частота трансгрессии».

Степень фенотипического доминирования вычисляли по формуле:

$H = F_1 - X_P / N_P - X_P$, где F_1 – среднее значение признака гибридного потомства, X_P – среднее значение признака у родителей, N_P – значение признака лучшего из родителей.

Для определения частоты трансгрессии использовали формулу $T_q = A/B * 100$ %, где A – число гибридов, превосходящих по признаку лучшего родителя, B – общее количество изученных гибридов. В наиболее малочисленной семье 10-52-Д x 15-13-у данные показатели не определялись.

Статистическую обработку результатов проводили с помощью программы Statistica 8.0. Достоверность различий между групповыми средними определяли методом дисперсионного анализа с использованием критерия Дункана.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Беларуси селекция на сферотекоустойчивость является основным направлением селекционной работы, поэтому при подборе исходного материала отдавалось предпочтение наиболее устойчивым сортам. Изучение полученных гибридов выявило во всех без исключения 5 генетических группах различного видового происхождения преобладание устойчивых (без признаков поражения) сеянцев, общий выход которых составил 61,4 %. В то же время среди неустойчивых сеянцев балл поражения вегетативных и генеративных органов варьировал от минимального (0,1 балла) до максимально возможного (4 балла).

При графическом отображении результатов дисперсионного анализа степени поражения вегетативных органов наглядно видно, что большинство генетических групп характеризовались устойчивостью гибридного потомства (средний балл поражения не превышал 0,26) и только группа гибридов с наследственностью *Gr. hirtella*, *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata* достоверно превысила все остальные (средний балл поражения 0,63) (рисунок 1).

График результатов дисперсионного анализа степени поражения ягод имел несколько иной характер. Наибольшей устойчивостью и самыми низкими баллами поражения ягод (0,19-0,39 балла) отличались 3 группы гибридов: двухгеномные *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata*, а также трехгеномные гибриды с участием вида *Gr. robusta*: *Gr. robusta*, *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata* и *Gr. robusta*, *Gr. hirtella*, *Gr. reclinata*. Последняя из перечисленных групп оказалась на одном уровне с группой *Gr. hirtella*, *Gr. reclinata*, которая в свою очередь достоверно не отличалась от группы трехвидовых гибридов, созданных на базе видов *Gr. hirtella*, *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata*. Данная группа характеризовалась достоверно самым высоким баллом поражения ягод (0,62 балла).

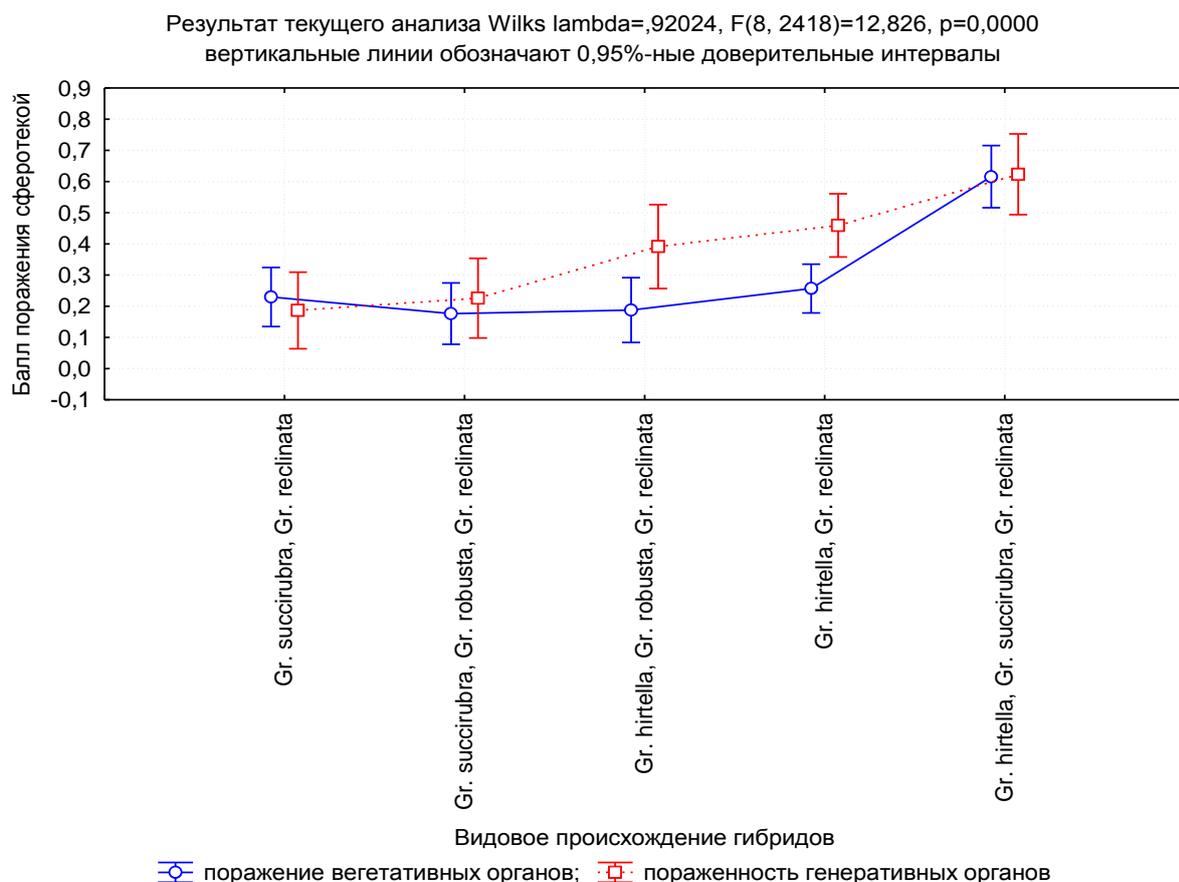


Рисунок 1 – Средний балл поражения сферотеккой гибридов крыжовника в зависимости от видового происхождения (1995-1996 гг.).

Ввиду того, что все американские виды в равной степени являются донорами устойчивости, и только вид *Gr. reclinata* совсем не обладает иммунитетом к грибу *Sph. mors-uvae*, различия в устойчивости гибридного потомства обусловлены, в первую очередь, генотипическими различиями родительских сортов – американо-европейских гибридов, полученных в различных беккроссных поколениях. Известно, что в каждом последующем поколении насыщающих скрещиваний, приводящих к уменьшению в наследственном аппарате гибридного потомства доли генов иммунных американских видов, степень устойчивости потомства заметно снижается. По-видимому, такая же закономерность должна сохраняться и при конвергентных скрещиваниях. Результаты исследований частично подтвердили наши предположения. В приведенных данных в таблице 3 видно, что с уменьшением доли геноплазмы иммунных американских видов уменьшалась и устойчивость гибридных семян. Особенно хорошо такая зависимость прослеживалась в группе потомков *Gr. robusta*, *Gr. hirtella*, *Gr. reclinata*, в которой исходные родительские сорта, полученные в F₂-F₄ поколениях вида *Gr. hirtella*, скрещивались с одним и тем же сортом Африканец – потомком вида *Gr. robusta*.

Таблица 3 – Средний балл поражения гибридного потомства мучнистой росой в зависимости от происхождения (порядка гибридного поколения от диких видов) исходных сортов

Генотип родительских сортов (гибрид- ное поколение от дикого амери- канского вида)	Доля геноплазмы отдельных амери- канских видов в генотипе гибридного потомства	Доля гено- плазмы амери- канских видов	Количество гибридов, шт.	Средний балл поражения вегетативных органов	Статистический ранговый тест			Количество гибридов, шт.	Средний балл поражения генеративных органов	Статистический ранговый тест		
					1	2	3			1	2	3
Группа гибридов-потомков видов <i>Gr. robusta</i> , <i>Gr. hirtella</i> , <i>Gr. reclinata</i>												
F ₂ <i>Gr. hirtella</i> , F ₂ <i>Gr. robusta</i>	25 % <i>Gr. hirtella</i> + 25 % <i>Gr. robusta</i>	25 %	31	0,03	x			29	0	x		
F ₃ <i>Gr. hirtella</i> , F ₂ <i>Gr. robusta</i>	12,5 % <i>Gr. hirtella</i> + 25 % <i>Gr. robusta</i>	18,75 %	45	0,15	x	x		43	0,28	x		
F ₄ <i>Gr. hirtella</i> , F ₂ <i>Gr. robusta</i>	6,25 % <i>Gr. hirtella</i> + 25 % <i>Gr. robusta</i>	15,63 %	29	0,38		x		27	0,98		x	
Группа гибридов-потомков видов <i>Gr. hirtella</i> , <i>Gr. reclinata</i>												
F ₃ <i>Gr. hirtella</i> , F ₂ <i>Gr. hirtella</i>	18,75 % <i>Gr. hirtella</i>	18,75 %	21	0,03	x			15	0	x		
F ₄ <i>Gr. hirtella</i> , F ₂ <i>Gr. hirtella</i>	15,63 % <i>Gr. hirtella</i>	15,63 %	113	0,45		x		95	0,42		x	
F ₃ <i>Gr. hirtella</i> , F ₃ <i>Gr. hirtella</i>	12,5 % <i>Gr. hirtella</i>	12,50 %	12	0,63		x		11	1,00			x
F ₃ <i>Gr. hirtella</i> , F ₄ <i>Gr. hirtella</i>	9,38 % <i>Gr. hirtella</i>	9,38 %	57	0,1	x			53	0,55		x	
Группа гибридов-потомков видов <i>Gr. hirtella</i> , <i>Gr. succirubra</i> , <i>Gr. reclinata</i>												
F ₂ <i>Gr. hirtella</i> , F ₂ <i>Gr. succirubra</i>	25 % <i>Gr. hirtella</i> + 25 % <i>Gr. succirubra</i>	25 %	30	0,03	x			60	0,05	x		
F ₃ <i>Gr. hirtella</i> , F ₂ <i>Gr. succirubra</i>	12,5 % <i>Gr. hirtella</i> + 25 % <i>Gr. succirubra</i>	18,75 %	67	0,89		x		64	0,87		x	
F ₄ <i>Gr. hirtella</i> , F ₂ <i>Gr. succirubra</i>	6,25 % <i>Gr. hirtella</i> + 25 % <i>Gr. succirubra</i>	15,60 %	13	0,62			x	13	0,73		x	

В группе двухгеномных гибридов *Gr. hirtella*, *Gr. reclinata* и трехгеномных *Gr. hirtella*, *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata* стройная закономерность была нарушена в поколениях F₃ *Gr. hirtella* + F₄ *Gr. hirtella* и F₄ *Gr. hirtella* + F₂ *Gr. succirubra*, показавших большую устойчивость, чем ожидалось. Скорее всего, это связано со специфическим взаимодействием генотипов в отдельных комбинациях скрещиваний или даже сортовыми особенностями отдельной исходной формы в передаче признака, поскольку в обеих генетических группах в качестве родительского сорта привлекался один и тот же сорт – Белорусский сахарный.

Таким образом, у основной массы гибридов, полученных нами при конвергентных скрещиваниях, доля геноплазмы американских видов составляла от 12,5 до 25 %. Такая же доля генов американских видов присутствует в геноплазме гибридов F₂-F₃ поколений насыщающих скрещиваний, которые, как установлено К.Д. Сергеевой, характеризуются высокой устойчивостью. Суммарный выход устойчивых сеянцев в целом по потомству был достаточно высоким – 79,8-80,1 % (в зависимости от года исследований) с устойчивостью вегетативных органов, 75,7-77,5 % – с устойчивостью генеративных органов. Средний балл поражения вегетативных и генеративных органов составил 0,30-0,38 соот-

ветственно. Полученные нами результаты согласуются с результатами исследований других авторов: у К.Д. Сергеевой при работе с *Gr. robusta* и *Gr. hirtella* выход устойчивых сеянцев с непораженными вегетативными органами в F₂–F₃ поколениях в среднем по семьям составлял 45-37,3 % соответственно [3], у И.В. Поповой по результатам работы с видом *Gr. nivea* в F₂ было получено 90 %, в F₃ – 72,5 % устойчивых форм [6].

Подобные закономерности наследования признака в зависимости от гибридного поколения получены при определенной доле допущения, в то время как механизм наследования конечно же намного сложнее, что и определяет разницу в степени устойчивости потомства отдельных семей, а также различие в соотношении устойчивых и восприимчивых гибридных сеянцев.

Большинство изученных семей характеризовалось очень низким средним баллом поражения побегов и листьев изученных гибридов (0-0,67 балла). Дисперсионный анализ не выявил между ними статистически значимой разницы (рисунок 2).

Результат текущего анализа Wilks lambda=,78823, F(44, 2346)=6,7368, p=0,0000
вертикальные линии обозначают 0,95%-ные доверительные интервалы

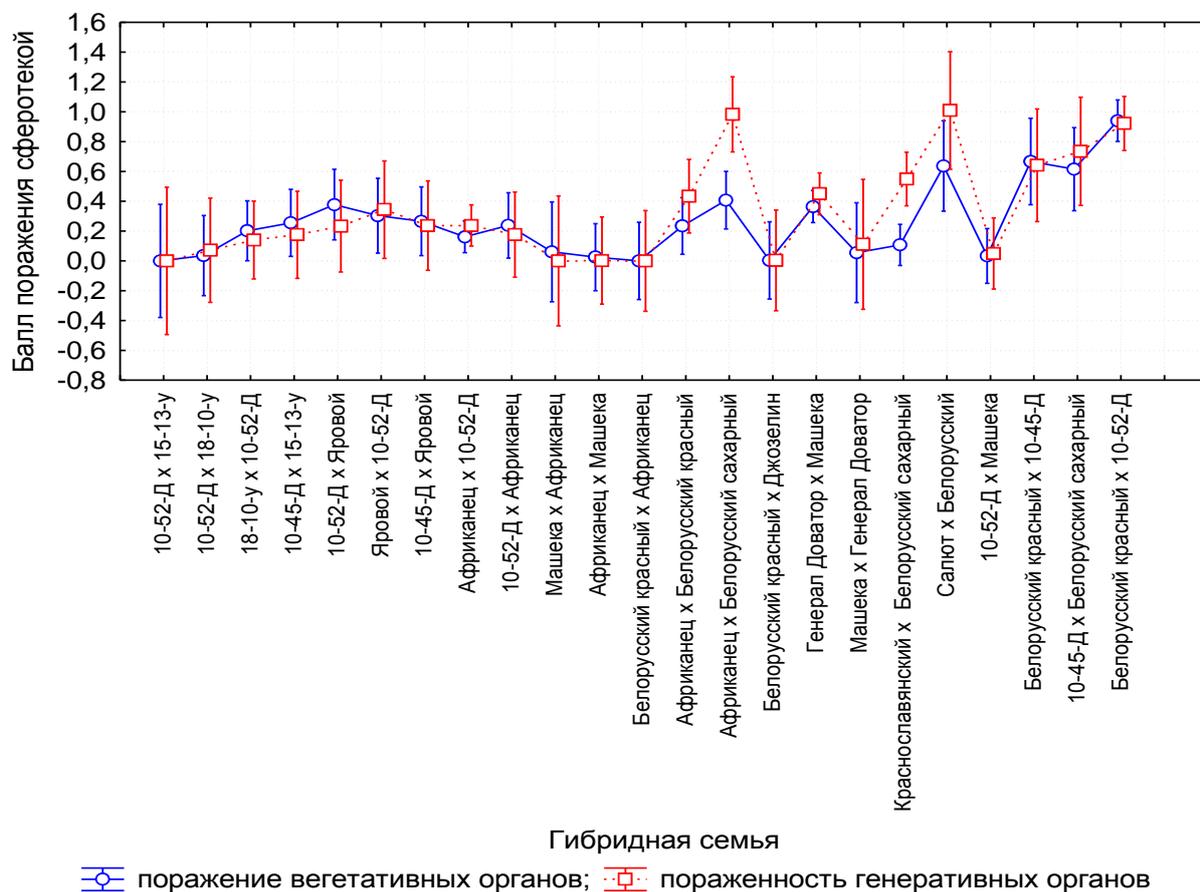


Рисунок 2 – Средний балл поражения сферотеккой гибридных семей крыжовника (1995-1996 гг.).

Достоверно самым высоким баллом поражения, не превышающим, тем не менее, 1 балл, характеризовалась семья Белорусский красный x 10-52-Д из генетической группы *Gr. hirtella*, *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata*. Кроме данной семьи все остальные изученные комбинации скрещиваний отличались преобладанием в потомстве устойчивых и относительно устойчивых форм (>50 %), что говорит об их высокой селекционной ценности (рисунок 3).

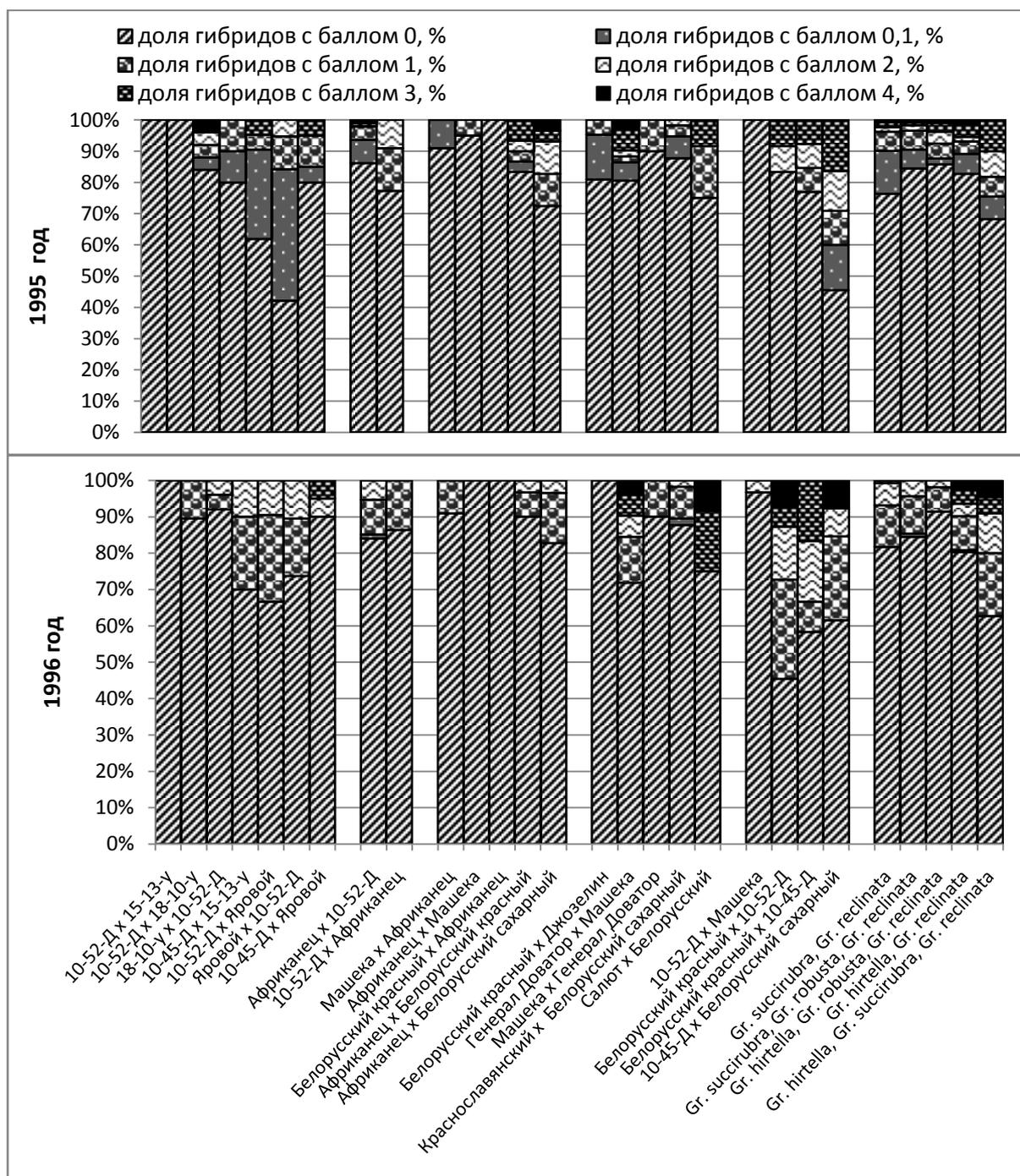


Рисунок 3 – Гибридологический анализ комбинаций скрещиваний по степени устойчивости вегетативных органов в годы исследований.

Степень поражения ягод коррелировала со степенью поражения вегетативных органов, а в отдельных семьях степень поражения ягод оказалась гораздо выше. Поэтому, кроме вышеназванной семьи, наименьшей устойчивостью характеризовались также семьи: Африканец x Белорусский сахарный (*Gr. hirtella*, *Gr. reclinata*), Краснославянский x Белорусский сахарный, Салют x Белорусский (*Gr. robusta*, *Gr. hirtella*, *Gr. reclinata*), а также Белорусский красный x 10-45-Д, Белорусский красный x 10-52-Д, 10-45-Д x Белорусский сахарный (*Gr. hirtella*, *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata*).

Гибридное потомство указанных семей, несмотря на более высокий средний балл поражения ягод по сравнению с другими семьями, тем не менее, характеризовалось высоким выходом устойчивых форм. Доля гибридов с баллом 0 и 0,1 в указанных семьях превышала 50 % и только в двух семьях (Белорусский красный х 10-45-Д, 10-45-Д х Белорусский сахарный) составляла 41,7-46,2 % (рисунок 4).

Остальные гибридные семьи характеризовались низким баллом поражения и высоким выходом устойчивых форм, однако, 100%-ной устойчивостью гибридов в годы исследований отличались лишь 2 семьи – Белорусский красный х Африканец, 10-52-Д х 15-13-у.

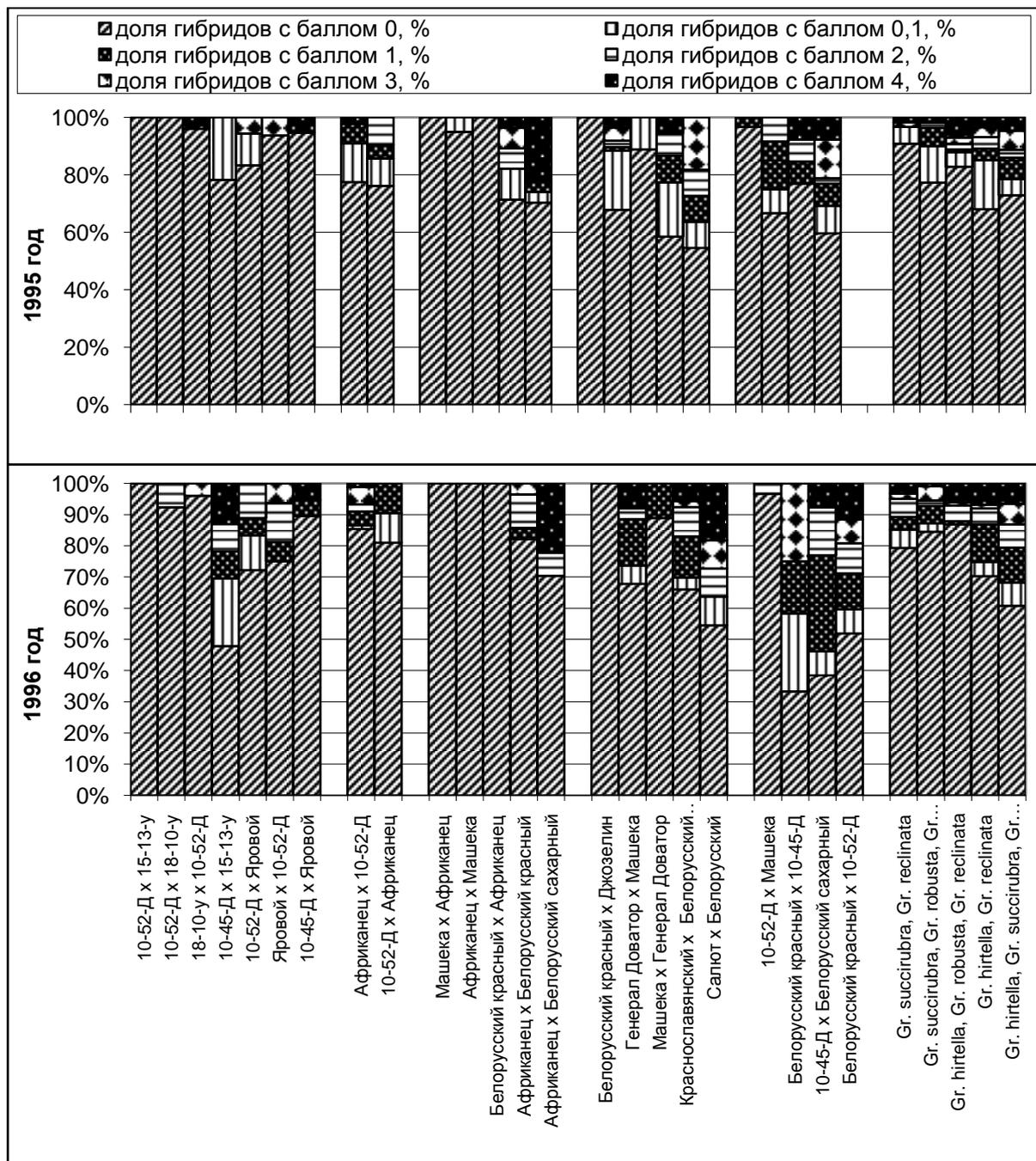


Рисунок 4 – Гибридологический анализ комбинаций скрещиваний по степени устойчивости генеративных органов в годы исследований.

Дисперсионный анализ не выявил значимого влияния на развитие болезни погодных условий в разные годы исследований. Между реципрокными семьями также не было найдено статистически подтвержденных различий, поэтому для дальнейшего анализа они были объединены.

В таблице 4 представлены показатели степени наследования и частоты трансгрессии изученных семей. Поскольку в скрещивания привлекались сорта и гибриды, наиболее устойчивые к сферотеке, то в большинстве семей родительские формы по степени устойчивости вегетативных органов оказались в равной степени устойчивыми к сферотеке с минимальным баллом поражения 0. В такой ситуации ни один сеянец не смог превзойти родительские формы по устойчивости, поэтому трансгрессий не наблюдалось.

Коэффициент фенотипического доминирования, определение которого основывается на различии исходных форм, стало возможным рассчитать только в 8 семьях из 17. В шести семьях наблюдалось положительное доминирование сферотекоустойчивости вегетативных органов гибридного потомства крыжовника. В семье 10-52-Д x Яровой наследование носило промежуточный характер и лишь только в семье Белорусский красный x 10-52-Д отмечено отклонение в сторону худшего родителя.

Как уже отмечалось, степень поражения ягод обычно выше, чем побегов и листьев. Несмотря на высокую степень устойчивости вегетативных органов, у некоторых исходных сортов отмечалось очень слабое и слабое поражение генеративных органов, поэтому по данному признаку в 4 семьях отмечены трансгрессии, частота которых составляла 50-96,7 %.

Согласно степени фенотипического доминирования наряду с промежуточным типом наследования и доминированием устойчивости генеративных органов в двух семьях – 10-45-Д x Яровой, Африканец x 10-52-Д – отмечены положительное сверхдоминирование устойчивости, а в трех семьях – Африканец x Белорусский красный, Салют x Белорусский, Белорусский красный x 10-45-Д – отрицательное сверхдоминирование.

По результатам исследований был проведен окончательный отбор гибридов с комплексной устойчивостью побегов и ягод к американской мучнистой росе, средний балл поражения которых за годы исследований не превышал 0,1 балла. Комбинации скрещиваний с наибольшим выходом перспективных гибридов (88,6-100 %), такие как 10-52-Д x 15-13-у, 10-52-Д x 18-10-у, Африканец x Машека, Африканец x Белорусский красный, Белорусский красный x Джозелин, 10-52-Д x Машека, были выделены как наиболее ценные для селекции на сферотекоустойчивость.

Таблица 4 – Наследование признака устойчивости к мучнистой росе в гибридном потомстве крыжовника

Комбинация скрещиваний	Кол-во гибридов, шт.	Показатель наследования												
		вегетативных органов			генеративных органов				выход гибридов, устойчивых по вегетативным и генеративным органам					
		балл поражения побегов и листьев	Нр	балл поражения ягод	Нр	Тч	с баллом поражения 0		с баллом 0,05-0,1		всего с баллом 0-0,1			
							♀	♂	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Группа гибридов-потомков видов <i>Gr. succirubra</i> , <i>Gr. reclinata</i>														
10-52-Д x 15-13-у	7	не анализировали							7	100	0	0,0	7	100,0
10-52-Д x 18-10-у	44	1	0	0,73	0,1	0,0	-0,15		38	86,4	1	2,3	39	88,6
10-45-Д x 15-13-у	20	0	0		0,0	0,0			6	30,0	5	25,0	11	55,0
10-52-Д x Яровой	40	1	0	0,37	0,1	0,1		67,6	16	40,0	10	25,0	26	65,0
10-45-Д x Яровой	20	0	0		0,0	0,1	2,37		15	75,0	1	5,0	16	80,0
по группе	131								82	62,6	17	13,0	99	75,6
Группа гибридов-потомков видов <i>Gr. robusta</i> , <i>Gr. succirubra</i> , <i>Gr. reclinata</i>														
Африканец x 10-52-Д	116	0	1	0,65		0,0	2,26		82	70,7	10	8,6	92	79,3
	116								82	70,7	10	8,6	92	79,3
Группа гибридов-потомков видов <i>Gr. robusta</i> , <i>Gr. hirtella</i> , <i>Gr. reclinata</i>														
Африканец x Машека	31	0	0		0,0	0,1	0,97		28	90,3	1	3,2	29	93,5
Африканец x Белорусский красный	45	0	0		0,0	0,1	-4,65		37	82,2	3	6,7	40	88,9
Африканец x Белорусский сахарный	29	0	0		0,0	0,0			19	65,5	0	0,0	19	65,5
по группе	105								84	80,0	4	3,8	88	83,8
Группа гибридов-потомков видов <i>Gr. hirtella</i> , <i>Gr. reclinata</i>														
Белорусский красный x Джозелин	21	0	0		0,1	0,0	0,93		16	76,2	4	19,0	20	95,2
Генерал Доватор x Машека	113	2	0	0,55	2,0	0,1	0,67	60,4	52	46,0	14	12,4	66	58,4
Краснославянский x Белорусский сахарный	57	1	0	0,80	1,0	0,0	-0,10		34	59,6	4	7,0	38	66,7
Салют x Белорусский	12	0	0		0,0	1,0	-1,02		5	41,7	2	16,7	7	58,3
по группе	203								107	52,7	24	11,8	131	64,5
Группа гибридов-потомков видов <i>Gr. succirubra</i> , <i>Gr. hirtella</i> , <i>Gr. reclinata</i>														
10-52-Д x Машека	30	1	0	0,93	0,1	0,1		96,7	29	96,7	0	0,0	29	96,7
Белорусский красный x 10-52-Д	55	0	1	-0,89	0,1	0,1		50,0	15	27,3	7	12,7	22	40,0
Белорусский красный x 10-45-Д	12	0	0		0,1	0,0	-11,83		4	33,3	1	8,3	5	41,7
10-45-Д x Белорусский сахарный	13	0	0		0,0	0,0			5	38,5	1	7,7	6	46,2
по группе	110								53	48,2	9	8,2	62	56,4

ВЫВОДЫ

1. При конвергентных скрещиваниях основным типом наследования сферотекоустойчивости вегетативных органов в гибридном потомстве крыжовника является положительное доминирование устойчивости. Отмечены также отрицательное доминирование и промежуточное наследование признака.

Наследование сферотекоустойчивости ягод наряду с доминированием устойчивости и промежуточным наследованием характеризовалось также сверхдоминированием признака, как положительным, так и отрицательным.

2. Получению гибридов с высокой сферотекоустойчивостью вегетативных и генеративных органов способствует включение в гибридизацию сортов и гибридов, производных двух видов – *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata*, а также с сочетанием генетической основы трех видов – *Gr. robusta*, *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata* и *Gr. robusta*, *Gr. hirtella*, *Gr. reclinata*.

3. Привлечение в целенаправленные конвергентные скрещивания устойчивых исходных форм обеспечило выход устойчивых гибридов (0 и 0,1 балла поражения) по семьям в пределах 40-100 %, в целом по потомству – 71 %.

4. Лучшими комбинациями скрещиваний по выходу сферотекоустойчивых гибридов (88,6-100 %) являлись следующие: 10-52-Д x 15-13-у, 10-52-Д x 18-10-у, Африканец x Машека, Африканец x Белорусский красный, Белорусский красный x Джозелин, 10-52-Д x Машека.

Литература

1. Сергеева, К.Д. Крыжовник / К.Д. Сергеева. – Москва: Агропромиздат, 1989. – 208 с.
2. Сборник научных работ / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т садоводства им. И.В. Мичурина; редкол.: С.Н. Степанов (гл. ред.) [и др.]. – Мичуринск, 1975. – Вып. 21. – 256 с.
3. Сергеева, К.Д. Наследование сферотекоустойчивости и крупноплодности в гибридных поколениях крыжовника / К.Д. Сергеева // Сборник научных работ / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т садоводства им. И.В. Мичурина; редкол.: С.Н. Степанов (гл. ред.) [и др.]. – Мичуринск, 1969. – Вып. 13. – С. 148-154.
4. Сергеева, К.Д. Отдаленная гибридизация смородины и крыжовника / К.Д. Сергеева // Проблемы повышения эффективности современного садоводства: кр. тез. докл. всесоюз. науч. конф. молод. учен. (1982, окт.) / ВНИИС; редкол.: В.А. Грязев (гл. ред.) [и др.]. – Мичуринск, 1982. – С. 172-175.
5. Сергеева, К.Д. Значение конвергентных скрещиваний в селекции крыжовника на устойчивость к американской мучнистой росе / К.Д. Сергеева // Селекция и сортоизучение плодовых и ягодных культур: сб. науч. работ / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т садоводства им. И.В. Мичурина; редкол.: В.А. Грязев (гл. ред.) [и др.]. – Мичуринск, 1983. – Вып. 39. – С. 61-65.
6. Попова, И.В. Система выведения сортов бесшипного крыжовника / И.В. Попова // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. тр. / Всерос. селекц.-технол. ин-т садоводства и питомниководства; редкол.: В.И. Кашин [и др.]. – Москва, 1994. – С. 41-49.

7. Попова, И.В. Селекция крыжовника в Подмоскowie / И.В. Попова // Современное состояние культур смородины и крыжовника: сб. науч. тр. / Всерос. науч.-исслед. ин-т садоводства им. И.В. Мичурина; редкол.: Ю.В. Трунов (гл. ред.) [и др.]. – Мичуринск, 2007. – С. 132-141.

8. Ильин, В.С. Результаты селекции крыжовника в России / В.С. Ильин // Селекция. Биология. Агротехника плод.-ягод. культур и картофеля: науч. тр. / Южно-Урал. науч.-исслед. ин-т плодоовощеводства и картофелеводства; сост. В.С. Ильин. – Челябинск: ЧГАУ, 2001. – Т. V. – С. 43-56.

9. Ильин, В.С. Результаты многолетних исследований по селекции смородины и крыжовника на Южном Урале / В.С. Ильин // Современное состояние культур смородины и крыжовника: сб. науч. тр. / Всерос. науч.-исслед. ин-т садоводства им. И.В. Мичурина; редкол.: Ю.В. Трунов (гл. ред.) [и др.]. – Мичуринск, 2007. – С. 66-80.

10. Ильин, В.С. Отдаленная гибридизация в роде *Grossularia Berg.* / В.С. Ильин // Проблемы и перспективы межвидовой гибридизации плодовых, ягодных культур и картофеля (метод. рекомендации по селекции и семеноводству): сб. науч. тр. / Южно-Урал. науч.-исслед. ин-т плодоовощеводства и картофелеводства; сост. В.С. Ильин. – Челябинск, 2000. – Т. 4. – С. 3-25.

11. Волузнев, А.Г. Биологические особенности и селекция черной и красной смородины, крыжовника и земляники в условиях Белоруссии: докл. на соиск. учен. степ. доктора биол. наук по совок. работ / А.Г. Волузнев; Акад.наук Белор. ССР, Ин-т эксперим. ботаники. – Минск, 1970. – 110 с.

12. Рилишкис, А.И. Генетико-селекционные исследования крыжовника: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 103 – генетика / А.И. Рилишкис; Вильнюсский гос. ун-т им. В. Капсукаса. – Вильнюс, 1968. – 19 с.

13. Дементьева, М.И. Мучнистая роса крыжовника / М.И. Дементьева. – Москва: Сельхозгиз, 1958. – 44 с.

14. Волузнев, А.Г. Итоги селекции крыжовника в Белоруссии / А.Г. Волузнев // Сборник научных работ / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т садоводства им. И.В. Мичурина; редкол.: С.Н. Степанов (гл. ред.) [и др.]. – Мичуринск, 1975. – Вып. 21. – С. 94-101.

15. Волузнев, А.Г. Селекция крыжовника / А.Г. Волузнев, Н.А. Зазулина // Плодоводство: науч. тр. / Белорус. науч.-исслед. ин-т плододводства; редкол.: А.В. Кругляков [и др.]. – Минск, 1986. – Вып. 6. – С. 62-66.

16. Ванин, И.И. Мучнистая роса крыжовника и меры борьбы с ней / И.И. Ванин, К.Д. Сергеева. – Мичуринск, 1958. – 63 с.

17. Изучение устойчивости плодовых, ягодных и декоративных культур к заболеваниям: метод. указ. / ВИР; сост. Т.М. Хохрякова [и др.]. – Л., 1972. – С. 70-75.

**RESISTANCE OF GOOSEBERRY HYBRID DESCENDANTS
OF VARIOUS GENETIC ORIGIN TO AMERICAN POWDERY MILDEW**

T.M. Andrushkevich

ABSTRACT

A gooseberry hybrid fund in the quantity of 665 plants received from 23 combinations of the convergent crossings of the American and European cultivars and hybrids was studied. There were analysed five groups of hybrids of a various specific origin on the resistance to the American powdery mildew (pathogen *Sphaerotheca mors-uvae* (Schw.) Berk et Curt.).

Inclusion in hybridization of cultivars and hybrids of two derivative kinds *Grossularia succirubra* and *Gr. reclinata*, and also a combination in hybrid descendants of a genetic material of three species *Gr. robusta*, *Gr. succirubra*, *Gr. reclinata* and *Gr. robusta*, *Gr. hirtella*, *Gr. reclinata* promotes hybrids receiving differed by high resistance to spherotech of vegetative and generative plants organs.

The basic inheritance type of spherotech resistance of vegetative organs in hybrid gooseberry descendants is a positive domination of resistance. There have been also marked a negative domination and intermediate inheritance. The type of a resistance inheritance of generative organs varied from depression to positive overdominance with prevalence of positive domination.

Key words: breeding, genotype, initial forms, specific origin, cultivar, hybrid, inheritance, frequency of transgressions, Belarus.

Дата поступления статьи в редакцию 02.05.2013