

Генетические основы селекции

УДК 635.64:631.527.33

**РЕАЛИЗАЦИЯ ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
У ТОМАТА (*Lycopersicon esculentum* Mill.) В УСЛОВИЯХ
ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА В ПРОЦЕССЕ ПЕРИОДИЧЕСКОГО ОТБОРА**Л.А. ТАРУТИНА¹, Л.А. МИШИН², В.Н. КАВЦЕВИЧ³, Л.В. ХОТЫЛЕВА¹

Создание гетерозисных гибридов за счет необходимого объединения желательных аллелей в результате рекомбинации — одно из наиболее перспективных направлений адаптивной селекции. Особенно важно повышение частоты рекомбинации у томата как самоопылителя. В настоящей работе изучалась эффективность моделей внутри- и межпопуляционного периодического отбора в зависимости от степени генетической изменчивости у линий томата *Lycopersicon esculentum* Mill. для защищенного грунта. Исходным материалом служили индетерминантные гибриды Старт (24-Е × 12-В), Надежда (24-Е × 21-17) и их родительские линии. Родительские линии 24-Е и 21-17, полученные 2-летним инбридингом соответственно из местного сорта Вежа и голландского сорта Matra, имеют высокую комбинационную способность по основным компонентам продуктивности. Линия 12-В из коллекции ВИР (Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, г. Санкт-Петербург) обладала комплексной устойчивостью к кладоспориозу и ВТМ. Скрещивания с целью получения гибридов F₁ проводили вручную. Результаты, полученные на гибридах F₁ Старт и Надежда, показали, что используемые оптимальные схемы периодического отбора с минимальным инбридингом и систематической гибридизацией увеличивают вероятность сочетания желательных генов, влияющих на компоненты продуктивности и устойчивость к болезням, и могут быть использованы как для улучшения родительских линий, так и для повышения эффекта гетерозиса у гибридов. Улучшенные в двух циклах периодического отбора гибриды F₁ превосходили исходные гибриды по продуктивности на 6-10 % и сохраняли комплексную устойчивость к ВТМ и кладоспориозу, что свидетельствует об эффективности применения указанных моделей в селекции томата на гетерозис.

Ключевые слова: гетерозис, томат, защищенный грунт, периодический отбор.

Keywords: heterosis, tomato, green house, recurrent selection.

Создание гетерозисных гибридов широко распространено в адаптивной селекции различных сельскохозяйственных культур, в том числе томата, как одно из наиболее перспективных направлений (1). Обзор данных специальной литературы, касающихся механизмов гетерозиса, показал, что в генетической детерминации гетерозиса первостепенное значение имеют аддитивные эффекты генов и доминирование, хотя в ряде случаев присутствуют сверхдоминирование и эпистаз (2-5). В связи с этим создание внутригеномного баланса генетических систем и получение в конечном итоге форм с широкими приспособительными возможностями достигается в том случае, если в исходной популяции имеются желательные аллели и в результате рекомбинации в последующих поколениях происходит их необходимое объединение.

Особенно важно повышение частоты рекомбинации у томата как самоопылителя с низкой вероятностью перекрестного опыления. Частота рекомбинации может быть значительно повышена при повторной гибридизации отобранных генотипов. Такая схема селекции, которая носит циклический характер, получила название периодического отбора, причем каждый цикл включает отбор, оценку лучших особей и их последующую гибридизацию (6-8). Периодический отбор вызывает небольшие повторяющиеся изменения в частоте генов в популяции в результате создаваемого давления отбора и эффективен в том случае, если гибриды, полученные из улучшенных популяций, будут превосходить гибриды из исходных популяций. Методы периодического отбора можно разделить на внутри-

популяционные и межпопуляционные (9). Первые имеют в виду улучшение самих популяций, вторые акцентируются на улучшении популяционных гибридов.

На томатах первый цикл реципрокного периодического отбора был проведен на основе межсортового гибрида Талалихин 186 × Бизон 639 (10). Показана высокая эффективность разработанной модификации этого метода применительно к томату для открытого грунта и установлена возможность проведения второго цикла отбора в улучшенных родительских сортах популяциях, поскольку генетическая изменчивость в них не исчерпана.

Целью нашей работы было изучение эффективности моделей внутри- и межпопуляционного периодического отбора в зависимости от степени генетической изменчивости внутри популяций и поиск оптимальной модели улучшения исходного материала в селекции на гетерозис у томата, выращиваемого в условиях защищенного грунта.

Методика. Исходным материалом служили индетерминантные гибриды томата Старт (24-Е × 12-В), Надежда (24-Е × 21-17) и их родительские формы. Родительские формы 24-Е и 21-17, полученные 2-летним инбридингом соответственно из местного сорта Вежа и голландского сорта Матра, имеют высокую комбинационную способность по основным компонентам продуктивности. Форма 12-В из коллекции ВИР (Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, г. Санкт-Петербург) обладала комплексной устойчивостью к кладоспориозу и ВТМ.

Скрещивания с целью получения гибридов F_1 проводили вручную на 2-4 соцветиях. Для скрещивания брали первые 5 цветков на соцветии, остальные удаляли. Кастрацию и опыление выполняли в фазу желто-зеленого бутона с помощью ученического пера. Опыленные цветки изолировали ватой. Гибриды и родительские линии испытывали в остекленных необогреваемых теплицах в весенне-летних оборотах 1997-2006 годов. Рассадку в теплицу высаживали 10-16 мая. Площадь питания одного растения 60 см×40 см. Родительские формы и гибриды испытывали совместно в 3-кратной повторности при рендомизированном размещении.

В период вегетации учитывали основные количественные признаки, которые характеризуют раннюю и общую продуктивность, — массу и число плодов с растения, среднюю массу плода за первый месяц сбора (ранний сбор), те же показатели за все сборы (общий сбор).

Статистическую обработку экспериментального материала выполняли с помощью дисперсионного анализа по иерархической схеме (11).

Результаты. Гибрид F_1 Старт был получен в двух циклах периодического отбора на двух формах тепличного томата — 24-Е и 12-В, предварительно изученных в топкроссах и диаллельных скрещиваниях по комбинационной способности и другим генетическим свойствам. Было показано, что обе формы обладают высокой общей комбинационной способностью по массе и числу плодов с растения как в раннем, так и в общем сборе, а у 12-В установлено наличие неаллельного взаимодействия комплементарного типа по основным компонентам продуктивности. На 24-Е и 12-В отбирали лучшие растения по комплексу признаков (средняя масса плода, масса и число плодов с растения в раннем и общем сборах) и на основе этих растений в течение 2 лет закладывали новые линии. Одновременно проводили реципрокные скрещивания, при которых все материнские линии от формы 24-Е скрещивали с одной отцовской 12-В, а все отцовские растения от формы 12-В — с одной материнской 24-Е. Гибриды испытывали в теплицах в 3-кратной повторности.

Дисперсионный анализ показал достоверность различий между гибридами по урожайности (разница по общему урожаю — более 30 %). Лучшие гибриды превосходили исходный гибрид F₁ 24-Е × 12-В на 17 %. Родительские линии этих лучших гибридов включали для скрещивания во втором цикле, который был выполнен по схеме, аналогичной описанной выше. С указанной целью на родительских линиях лучших гибридных комбинаций отобрали три материнские линии (1008, 19/29, 19/30) и две отцовские (19/31 и 19/32) и провели скрещивания для получения шести гибридов F₁. Все пять линий и шесть гибридов высадили в теплице и среди родительских линий лучших гибридов отобрали по 2 растения, которые послужили родоначальниками шести новых материнских и четырех отцовских линий. Скрещивания проводили на этих растениях с целью получения улучшенных гибридов, которые испытывали в течение 2 лет (табл. 1). Улучшенные гибриды превосходили исходный 24-Е × 12-В в среднем на 4 %. Однако разница между самими гибридами достигала в среднем 27 %, а показатели у лучших гибридов превышали таковые у исходного 24-Е × 12-В на 17 %. Из шести гибридов два (19/30 × 19/32 и 19/29 × 19/32) стабильно превосходили исходный гибрид Старт по продуктивности в оба года испытания. Все это свидетельствует о перспективности использования рецiproчного периодического отбора в селекционных программах по томату для выращивания в защищенном грунте.

1. Продуктивность лучших простых гибридов томата *Lycopersicon esculentum* Mill., созданных на основе гибрида Старт при рецiproчном периодическом отборе, по годам наблюдений в условиях остекленной необогреваемой теплицы (Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, г. Минск)

Комбинация скрещивания	2001 год		2002 год		Среднее	
	кг/растение	к исходному, %	кг/растение	к исходному, %	кг/растение	к исходному, %
1008 × 19/31	3,05	91,0	2,74	93,8	2,90	92,4
1008 × 19/32	3,16	94,3	2,50	85,6	2,83	90,1
19/29 × 19/31	3,42	102,1	3,16*	108,2	3,29	104,8
19/29 × 19/32	3,65*	109,1	3,13*	107,2	3,39	108,0
19/30 × 19/31	4,03*	120,3	3,00	102,7	3,52	112,1
19/30 × 19/32	4,01*	119,7	3,35*	114,7	3,68	117,2
Среднее	3,55	106,0	2,98	102,1	3,27	104,1
24-Е × 12-В (исходный гибрид)	3,35	100,0	2,92	100,0	3,14	100,0
	(D = 0,29)		(D = 0,21)			

* Достоверно превосходит 24-Е × 12-В при P = 0,05.

Первоначально предполагалось, что отцовская форма 12-В, обладающая устойчивостью к ВТМ и кладоспориозу, будет передавать ее своим гибридам F₁. Однако в процессе многолетних пересевов было отмечено расщепление по показателям устойчивости. Поэтому при отборах линий от 12-В главное внимание уделялось комплексной устойчивости к ВТМ и кладоспориозу, а не продуктивности.

Такое планирование эксперимента позволило оценить генотипическую изменчивость внутри материнских и отцовских форм в результате проведения двух циклов отбора с помощью дисперсионного анализа по иерархической схеме (табл. 2). Доля влияния I цикла отбора на генотипическую изменчивость между линиями от 24-Е была существенной (при P = 0,05) только для числа плодов с растения и средней массы плода в раннем урожае. Разница между линиями после II цикла отбора оказалась высоко значимой (при P = 0,01) по массе и числу плодов с растения как в раннем, так и в общем сборе. Например, линия 30_{p5} превосходила исходную 1008 в результате двух циклов отбора по массе плодов с растения в раннем сборе на 8 %, в общем сборе — на 10 % (при средней продук-

тивности линий от 24-Е $\approx 2,8$ кг), по числу плодов с растения — на 7 %.

2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (по иерархической схеме) показателей продуктивности у родительских линий гибрида Старт, улучшенного в результате двух циклов периодического отбора в условиях остекленной необогреваемой теплицы (Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, г. Минск)

Причина изменчивости	Число степеней свободы	Средние квадраты, отнесенные к показателю при индивидуальном наблюдении в опыте					
		ранний сбор			общий сбор		
		с растения		средняя масса плода, г	с растения		средняя масса плода, г
		масса плодов, кг	число плодов, шт.		масса плодов, кг	число плодов, шт.	
Линии от 24-Е							
Общая	59	$\approx 0,11^{**}$	$\approx 22,50^{**}$	$\approx 514,33^*$	$\approx 0,25^{**}$	$\approx 53,24^{**}$	$\approx 150,55$
I цикл отбора	2	0,98	361,27*	5243,58*	1,21	519,47	1091,07
II цикл отбора	3	0,57**	47,27**	245,39	1,51**	134,60**	136,52
Случайные отклонения	54	0,04	2,30	264,42	0,11	22,82	99,08
Доля влияния, %:							
I цикла отбора		18	70*	49*	0	36	32
II цикла отбора		46**	20**	0	57**	21**	2
Линии от 12-В							
Общая	59	$\approx 0,05^{**}$	$\approx 23,88^{**}$	$\approx 329,30^{**}$	$\approx 0,24^{**}$	$\approx 82,14^{**}$	$\approx 93,38^{**}$
I цикл отбора	2	0,17	398,47*	5395,80*	0,07	747,80	1333,23**
II цикл отбора	3	0,17**	18,20**	249,46**	0,76**	235,53**	4,20
Случайные отклонения	54	0,04	3,39	52,26	0,18	36,64	29,18
Доля влияния, %:							
I цикла отбора		0	80**	78**	0	31	69**
II цикла отбора		26**	6*	6*	24**	24**	0

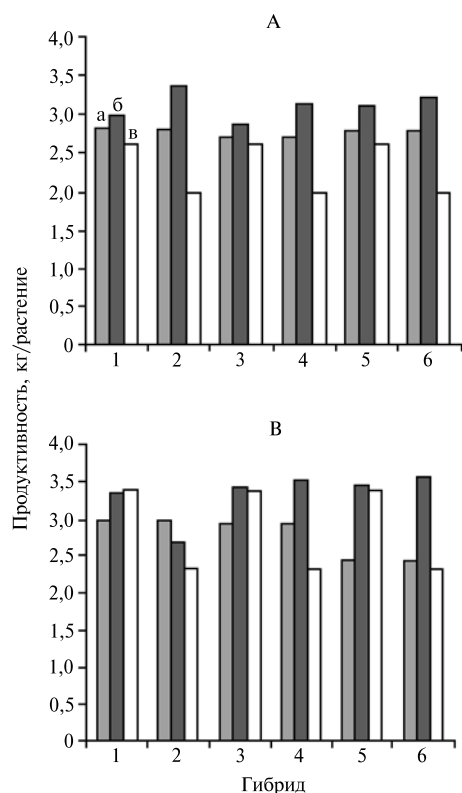
* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

Линии, отобранные из 12-В, в среднем были менее продуктивными ($\approx 2,1$ кг с растения). После двух циклов отбора существенные генотипические различия отмечались по всем проанализированным признакам, кроме средней массы плода в общем сборе. Тем не менее, улучшенные линии 31_{p7} и 32_{p8} достоверно отличались от исходной 12-В по продуктивности всего на 5 %, но они не поражались кладоспориозом до октября, то есть практически весь период вегетации, чего нельзя сказать об исходной форме 12-В, у которой частичное поражение растений наблюдалось уже при ранних сборах урожая. Поэтому форму 12-В в дальнейшем исключили из скрещиваний.

Гибриды F₁ Старт, полученные от линий, улучшенных в процессе двух циклов отбора, испытывали в течение последующих 3 лет. Результаты испытания лучших комбинаций (рис.) подтвердили, что все гибриды F₁ превосходили лучшую родительскую линию по общей продуктивности. В среднем истинный гетерозис колебался в зависимости от года испытания от 6,0 до 12,5 %. Исключение составили гибриды 8_{p2} \times 31_{p4} и 8_{p2} \times 32_{p8}, у которых в 2006 году отмечалось промежуточное наследование признака «масса плодов с растения» как в раннем, так и в общем сборе. Среди шести испытанных комбинаций выделился гибрид 30_{p5} \times 32_{p8}, который превосходил лучшую родительскую линию на 8-46 % (в зависимости от года испытания). Кроме того, по сравнению с исходным гибридом 24-Е \times 12-В у полученного гибрида урожайность плодов (в расчете на 1 м²) была на 10 % выше и комплексная устойчивость к ВТМ и кладоспориозу сохранялась до конца вегетации.

Потеря формой 12-В устойчивости к кладоспориозу привела к необходимости поиска дополнительных источников устойчивости к заболеваниям. Таким источником оказалась форма 21-17, отобранная после изу-

чения в диаллельных скрещиваниях 12 образцов томата различного эколого-географического происхождения. Все образцы изучили по комплексу



Продуктивность по годам наблюдений у гибридов F_1 Старт (б) по сравнению с родительскими линиями (а — P_1 , в — P_2), улучшенными в результате периодического отбора, в условиях оstedенной необогреваемой теплицы: А — 2004 год, Б — 2005 год, В — 2006 год; 1 — $8_{p2} \times 31_{p4}$; 2 — $8_{p2} \times 32_{p8}$; 3 — $29_{p6} \times 31_{p4}$; 4 — $29_{p6} \times 32_{p8}$; 5 — $30_{p5} \times 31_{p4}$; 6 — $30_{p5} \times 32_{p8}$ (Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, г. Минск).

количественных и качественных показателей. Форма 21-17 обладала высокой комбинационной способностью

по компонентам ранней и общей продуктивности и была сравнительно устойчива к кладоспориозу и ВТМ. Кроме того, один из лучших диаллельных гибридов F_1 24-Е \times 21-17, названный нами Надежда, показывал в течение ряда лет стабильный гетерозис (до 35 %) по массе и числу плодов с растения. На материнских и отцовских линиях лучших растений в комбинации 24-Е \times 21-17 был также проведен внутри- и межпопуляционный отбор по схеме, аналогичной описанной выше. В результате двух циклов отбора мы получили линии 17_{p1} и 17_{p3} . При скрещивании с лучшими линиями от 24-Е они давали гибриды F_1 , превосходящие исходный гибрид 24-Е \times 21-17 по продуктивности в среднем на 5 %. У улучшенного гибрида Надежда 1 ($29_{p2} \times 17_{p1}$) продуктивность оказалась на 6 % выше, чем у исходного гибрида, и сохранилась комплексная устойчивость к кладоспориозу и ВТМ.

Таким образом, полученные результаты показали, что используемые схемы периодического отбора с минимальным инбридингом и систематической гибридизацией увеличивают вероятность сочетания желательных генов, влияющих на компоненты урожайности и устойчивость к болезням, и могут быть использованы для улучшения родительских линий и повышения эффекта гетерозиса у гибридов F_1 тепличного томата.

ЛИТЕРАТУРА

1. Wehner T.C. Heterosis in vegetable crops. The genetics and exploitation of heterosis in crops. American Society of Agronomy Inc., Madison WI, 1999: 387-398.
2. Melchinger A.E., Geiger H.H., Utz H.F., Schnell F.G. Effect of recombination in the parent populations on the means and combining ability variances in hybrid populations of maize (*Zea mays* L.) Theor. Appl. Genet., 2003, 106: 332-340.

3. Logi L.H., Lamkey K.R. Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. *Crop Sci.*, 2003, 43: 46-56.
4. Тарутина Л.А., Кавцевич В.Н., Посканная С.И., Хотылева Л.В., Капуста И.Б. Влияние маркерных генов на генетические параметры полигенной изменчивости у гибридов тепличных томатов. Доклады НАН Беларуси, 2000, 44(1): 72-75.
5. Хотылева Л.В., Тарутина Л.А., Капуста И.Б., Мишин Л.А. Эпистаз и гетерозис у гибридов тепличного томата. *Агрэкологія. Сб. науч. тр. «Экологічныя асновы плодoоvошeвoдствa»*. Горкі, 2005: 143-146.
6. Каминская Л.Н. Рекуррентная селекция. Минск, 1985.
7. Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Генотип и среда в селекции растений. Минск, 1989: 172-175.
8. Vignani S.S. Heterosis and hybrid rice breeding. Berlin, 1994.
9. Спрэг Дж.Ф. Гетерозис у кукурузы: теория и практика. Гетерозис. М., 1987: 71-97.
10. Кильчевский А.В. Эффективность первого цикла периодического отбора у томатов. Автореф. канд. дис. Минск, 1982.
11. Роклицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск, 1978: 292-301.

¹ГНУ Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,
220072 Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, 27,
e-mail: L.Tarutina@igc.bas-net.by, L.Khotyleva@igc.bas-net.by;

²РУП Институт овощеводства НАН Беларуси,
220000 Республика Беларусь, г. Минск, ул. Маяковского, 127,
e-mail: LEO123@tut.by;

³УО Белорусский государственный педагогический
университет им. М. Танка,
220000 Республика Беларусь, г. Минск, просп. Независимости, 1

Поступила в редакцию
21 декабря 2010 года

REALIZATION OF GENOTYPIC VARIABILITY IN TOMATO (*Lycopersicon esculentum* Mill.) IN THE GREENHOUSE CONDITIONS DURING PERIODIC SELECTION

L.A. Tarutina¹, L.A. Mishin², V.N. Kavtsevich³, L.V. Khotyleva¹

S u m m a r y

The creation of heterotic hybrids by means of conjunction of necessary alleles as result of recombination — is one of the most promising ways of adaptive selection. The raising of frequency of recombination in tomato as self-pollinator, therefore, has large value. In the present article the authors study a model efficiency of intra- and interpopulation breeding in connection with degree of genetic variability in *Lycopersicon esculentum* Mill. tomato lines for protected soil. The Start (24-E × 12-B) and Nadezhda (24-E × 21-17) indeterminate hybrids and their parents forms were used as initial material. The 24-E and 21-17 parental forms, obtained by 2-year inbreeding from the Vezha local variety and the Matra Holland variety, respectively, have high combination ability on main components of productivity. The 12-B form from collection of N.I. Vavilov All-Russian Scientific Research Institute of Plant Growing, St. Petersburg has complex resistance to cladosporium and TMV. The crossing during obtaining F₁ hybrids were made by hand. The results, obtained on F₁ hybrids of Start and Nadezhda forms, were shown that used optimal schemes for periodical breeding with minimal inbreeding and regular hybridization increase the practical frequency of combination of necessary genes, influenced on productivity and resistance to diseases, and may be used for improvement of parental forms and rising of heterosis effect in hybrids. The isolated in two cycles periodical selection the F₁ hybrids excelled the initial hybrids in productivity of 6-10 % and kept the complex resistance to TMV and cladosporium, that suggests about an efficiency of present models in tomato breeding for heterosis.

Новые книги

Уилсон К., Уолкер Дж. **Принципы и методы биохимии и молекулярной биологии**. М.: изд-во «Бином», 2013, 848 с.

В учебном издании, написанном авторами из Великобритании, изложены основы теоретических концепций биохимии и молекулярной биологии в приложении к современным методам исследований, среди которых культивирование клеток, микроскопия, центрифугирование, иммунохимический ана-

лиз, методы биоинформатики и геномной инженерии, методы выделения и очистки белков, хроматография, масс-спектрометрия, электрофорез, оптические методы и радиоизотопный анализ. Для студентов вузов, преподавателей и аспирантов медико-биологического профиля, а также специалистов биохимиков, молекулярных биологов, химиков, биофизиков, фармакологов и медиков, работающих в области фундаментальных исследований.