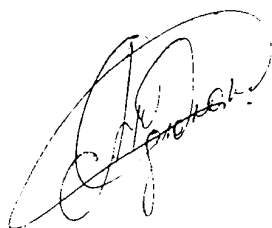


61.03-6/537-2

Российская академия сельскохозяйственных наук
ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ОВОЩЕВОДСТВА (ВНИИО)

На правах рукописи

УДК 635.11:635-153



СЕРДЮК МИХАИЛ АНАТОЛЬЕВИЧ

**НАСЛЕДОВАНИЕ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ
ИНЦУХТ-ЛИНИЙ ПОЗДНЕСПЕЛОЙ КАПУСТЫ
БЕЛОКОЧАННОЙ, ИСПОЛЗУЕМЫХ ПРИ СЕЛЕКЦИИ НА
ЖАРОСТОЙКОСТЬ**

Специальность 06.01.05 – селекция и семеноводство

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель:
кандидат сельскохозяйственных
наук Г.Ф. Монахос

Москва – 2003

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	
1.1. Использование гетерозисного эффекта в растениеводстве	6
1.2. Гетерозисный эффект у капустных культур	12
1.3. Методы получения гибридных семян капусты	16
1.4. Оценка комбинационной способности - как важный этап селекционной работы	26
Глава 2. ЦЕЛЬ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	
2.1. Цель и задачи исследований	32
2.2. Материал, условия и методика проведения исследований	33
Глава 3. НАСЛЕДОВАНИЕ ОСНОВНЫХ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ И КОМБИНАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ САМОНЕСОВМЕСТИМЫХ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ	
3.1. Продолжительность вегетационного периода F_1 гибридов, наследование признака и комбинационная способность самонесовместимых линий	39
3.2. Средняя масса кочана F_1 гибридов, наследование признака и комбинационная способность самонесовместимых линий	49
3.3. Длина наружной кочерыги F_1 гибридов, наследование признака и комбинационная способность самонесовместимых линий	59
3.4. Диаметр розетки листьев гибридов F_1 , наследование признака и комбинационная способность самонесовместимых линий	68
3.5. Жаростойкость F_1 гибридов, наследование признака и комбинационная способность самонесовместимых линий	75
3.6. Солеустойчивость F_1 гибридов, наследование признака и комбинационная способность самонесовместимых линий	81
3.7. Лежкость F_1 гибридов, комбинационная способность и характер наследования признака у самонесовместимых инбредных линий	84
3.8. Содержание основных биохимических компонентов в гибридах F_1 , комбинационная способность и характер наследования признаков у самонесовместимых инбредных линий	92
3.8.1. Содержание аскорбиновой кислоты F_1 гибридов, комбинационная способность и характер наследования признака у самонесовместимых инбредных линий	92
3.8.2. Содержание редуцирующих сахаров F_1 гибридов, комбинационная способность и характер наследования признака у самонесовместимых инбредных линий	95

3.8.3. Содержание растворимых сухих веществ F ₁ гибридов, комбинационная способность и характер наследования признака у самонесовместимых инбредных линий	98
3.9. Устойчивость гибридов F ₁ к основным патогенам, характер наследования признаков и комбинационная способность самонесовместимых линий	101
3.9.1. Устойчивость к фузариозному увяданию F ₁ гибридов, комбинационная способность и характер наследования признака у самонесовместимых инбредных линий	101
3.9.2. Устойчивость к слизистому бактериозу F ₁ гибридов, комбинационная способность и характер наследования признака у самонесовместимых инбредных линий	111
3.9.3. Устойчивость к серой гнили F ₁ гибридов, комбинационная способность и характер наследования признака у самонесовместимых инбредных линий	119
3.10. Характеристика самонесовместимых инцухт-линий по основным хозяйственно-ценным признакам	126
Глава 4. СОЧЕТАЕМОСТЬ САМОНЕСОВМЕСТИМЫХ РОДИТЕЛЬСКИХ ЛИНИЙ ПО БИОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ..	129
Глава 5. РЕЗУЛЬТАТЫ КОНКУРСНОГО СОРТОИСПЫТАНИЯ ПЕРСПЕКТИВНЫХ F₁ ГИБРИДОВ	132
ВЫВОДЫ.....	138
РЕКОМЕНДАЦИИ И ПРЕДЛОЖЕНИЯ	140
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	141
ПРИЛОЖЕНИЕ	174

ВВЕДЕНИЕ

Капуста белокочанная (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.) – ведущая овощная культура в России и вторая по значению в южном регионе. В настоящее время ее выращивают на площади 161 тыс.га, - это 21,6% всех площадей, занятых под овощными культурами. Особую ценность культуре придает возможность использования ее в свежем виде в течение круглого года, она широко используется в домашней кулинарии, в консервированном и квашеном виде.

Для каждого направления использования необходим свой специфический сортимент, а для юга России, кроме того, с адаптивностью к особым природно-климатическим условиям, не в полной мере отвечающим требованиям культуры.

Особый дефицит в Ростовской области и более южных регионах ощущается в отношении сортов лежкого типа. Растения капусты белокочанной лежких сортоотипов (Лангендейкер зимняя, Амагер) в таких условиях не в состоянии реализовать свои потенциальные возможности и их урожайность, как правило, составляет около 40-60% от урожайности этих же сортов в более северных районах (А.Ф. Гизатова, 1962; В.И. Зезекало, 1981; А.П. Ивакин, Л. А. Катаржина 1979;). Необходимыми критериями для успешного возделывания новых сортов, получения высоких урожаев, должны быть высокая засухо- и жароустойчивость, солевыносливость, групповая устойчивость к фузариозу и бактериозам. Первые шаги для решения подобной задачи были сделаны на селекционных станциях юга России еще в начале 80-х годов прошлого века (Э. Алиев, 1980; С.Г. Макарова, 1980; Л.Д. Бондаренко, 1980; В.И. Зезекало, 1983), однако положительные результаты достигнуты совсем недавно в Краснодарском крае, при создании гетерозисных гибридов F₁ белокочанной капусты (С.В. Королева, 1997; С.В. Королева, 1999).

Именно гетерозисным F₁ гибридам, как более технологичным, совмещающим в себе все положительные стороны родителей, обладающим

неоспоримым преимуществом по сравнению с сортами, отдается предпочтение в последнее время. Они отличаются большей скороспелостью, лежкостью, высокими вкусовыми качествами, другими адаптивно- и хозяйственно-ценными признаками (Г.В. Боос и др., 1990). Следует отметить, что в настоящее время работы по созданию жаростойких образцов капустных культур активно ведут в зарубежных селекционных центрах (H. Tokeda et al., 1999).

Одним из наиболее ответственных и важных этапов создания гибридов F_1 является изучение характера наследования хозяйственно-ценных признаков самонесовместимых инцухт-линий и оценка их комбинационной способности. Подобных исследований с жаростойкой белокочанной капустой ранее не проводилось. В связи с этим изучение данных вопросов является весьма актуальным.

На защиту выносятся следующие положения: 1. Особенности наследования основных хозяйственно-ценных признаков самонесовместимых инцухт-линий белокочанной капусты разных сортотипов, оценка общей и специфической комбинационной способности – как важный этап в селекции F_1 гибридов сочетающих высокую урожайность, лежкость и жаростойкость; 2. Результаты оценки самонесовместимых инцухт-линий на устойчивость к фузариозному увяданию (*Fusarium oxysporum* f. Sp. *conglutinans* (Wr.) Sn. et Nans), слизистому бактериозу (*Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* (Jones) Bergey, Harrison) и серой гнили (*Botrytis cinerea* Pers.), выделение доноров устойчивости, выяснение ее генетики и возможности создания линий с групповой устойчивостью.

В данной диссертационной работе рассмотрена возможность получения лежких гетерозисных гибридов с групповой устойчивостью к возбудителям болезней и комплексной устойчивостью к неблагоприятным факторам среды, свойственным региону Северного Кавказа. По большинству изучаемых вопросов в отечественной и зарубежной литературе публикаций не обнаружено.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Использование гетерозисного эффекта в растениеводстве.

Под гетерозисом в настоящее время понимается такое явление, когда гибриды первого поколения от скрещивания сортов и самоопыленных имбредных линий, по своим биологическим и хозяйственно-ценным признакам превосходят родительские формы (Д.Д. Брежнев, 1966, Ю.Л. Гужов, 1969; Г.В. Гуляев, 1977; Г.В. Гуляев, Ю.Л. Гужов, 1978), а также отличается большей жизнеспособностью, быстрым ростом и развитием, повышенной устойчивостью к болезням и неблагоприятным факторам среды (Х.С. Даскалов, 1981). О гетерозисном эффекте по отношению к конкретному признаку можно говорить, когда растения F_1 превосходят по этому признаку лучшего из родителей (Н.В. Турбин, 1982) причем следует добиваться гетерозисного эффекта у гибридов первого поколения по большинству хозяйственно-ценных признаков. Помимо повышения урожайности до 70% по сравнению с лучшим родителем (О.Н. Pearson, 1929), гибридам F_1 свойственны высокая однородность получаемой продукции, дружность созревания, фенотипическая устойчивость в стрессовых состояниях, возможно также получение форм с групповой устойчивостью к болезням (Г.В. Боос, А.М. Артемьева, 1984; Г.В. Боос, А.М. Симон, А.М. Артемьева, 1987; W. Vauch, 1977, 1988). Гетерозисный эффект способствует повышению адаптивного потенциала растений, одновременному улучшению признаков, связанных между собой отрицательной коррелятивной связью (например лежкость и масса кочана, лежкость и жаростойкость), что позволяет комбинировать в одном организме соразмерные признаки совершенно различных родителей (B. Griffing, I. Langridge, 1963).

Явление гетерозиса было впервые описано еще в XVIII веке ботаником Кельрейтером, проводившем опыты по гибридизации различных видов табака (И. Кельрейтер, 1940). Им был описан метод получения гибридных семян, сформулировано понятие «гибридная сила» и предложено практическое

использование эффекта гибридизации на растениях, у которых хозяйственную ценность представляют вегетативные органы. Этот момент можно считать началом научного изучения гетерозиса, поиска путей эффективного его использования.

Результаты изучения гибридной мощности растений, проведённые Мюллером, Найтом, Гербертом, Кернером, Гертнером, Лакстоном, и многими другими исследователями были обобщены Ч. Дарвином (1939). Он пришел к выводу о полезности перекрестного опыления и отрицательном влиянии самоопыления, а также указал на возможность использования гибридной мощности растений в практическом растениеводстве. Ч. Дарвин указал на то что, перекрестное опыление обеспечивает сохранение наибольшей гетерозиготности.

Изначально обозначение гибридной силы звучало как «гетерозиготизис», так как было подмечено, что именно сильная гетерозиготность растений может быть причиной способности к сильному росту (G.H. Shull, 1908)

Одновременно с изучением генетики инбридинга и перекрестного опыления на кукурузе Дж. Шеллом и другими исследователями (E.M. East, 1908; E.M. East, H.K. Hayes, 1912; D.F. Jones, 1917) были начаты, и довольно успешно, исследования вопросов гетерозиса на культуре томата (U.P. Hedrick, 1907), а немного позднее на огурцах, баклажанах и других овощных культурах (H.K. Hayes et al., 1916).

Существует большое разнообразие форм проявления гетерозисного эффекта, что вызывает необходимость их классификации. Различают три главных типа гетерозиса: соматический, отличающийся более мощным ростом и развитием вегетативных частей у F_1 ; репродуктивный, характеризующийся повышенной фертильностью, увеличением урожая семян и плодов, более мощным развитием репродуктивных органов; адаптивный, характеризующийся, повышенной жизнеспособностью и устойчивостью к неблагоприятным факторам среды, болезням (A. Gustafson, 1946). Естественно, очень важным и ценным является сочетание в первом гибридном поколении соматического и адаптивного

гетерозиса. Различают также позитивный и негативный гетерозис, лабильный и фиксированный. Селекционера, прежде всего, интересует позитивный гетерозис, однако увеличение по сравнению с родителями одних признаков у гибридов F₁ может сопровождаться ухудшением других – адаптивной способности, устойчивости, снижением хозяйственной ценности растений (Н.В. Турбин, 1968). В различных условиях использования гетерозисного эффекта важны разные формы его проявления. В культуре, прежде всего, важно проявление «гибридной силы», а в условиях естественных ценозов и популяций – адаптивность и пластичность (Н.В. Турбин, О.О. Кедров-Зихман, 1971). В сортовых популяциях и синтетических сортах особую ценность представляет фиксированный гетерозис (В.С. Кирпичников, 1974). В отличие от лабильного этот тип гетерозиса имеет более сложную природу и его закрепление в потомстве требует специальных методов и соблюдение ряда ограничивающих условий (Г.В. Гуляев, В.В. Мальченко, 1975; Г.А. Макарова, 2000).

Гетерозис – сложное биологическое явление, которое охватывает различные процессы организма. Он не поддается четкому определению и может быть рассмотрен с разных точек зрения: функциональной, генетической, эволюционной, биохимической и т.д.

В основе всех типов гетерозиса лежат межallelельные, межгенные и плазматические взаимодействия, которые в функциональном отношении могут быть представлены как процессы стимулирования работы генов, как эффект дозы гена и т.д. (В.Г. Конарев, 1974).

Единой теории объясняющей все явления наблюдаемые при гетерозисе современная генетика пока не дала. Гипотезы, объясняющие это сложное явление основываются на генетических, физиологических, биохимических, молекулярно-биологических, цитозэмбриологических, биофизических и других методах исследования, самые популярные из них – теория доминантности или теория о благоприятных факторах Джонса (D. Jones, 1917); теория сверхдоминирования или гетерозиготности Шелла (G.H. Shull, 1908), Иста и

Хейса (E.M. East, 1908; E.M. East, H.K. Hayes, 1912); теория генетического баланса, разработанная Лернером (J. Lerner, 1954), Мазером (K. Mather, 1953) и Н.В. Турбиным (Турбин, 1961; Н.В. Турбин, Л.В. Хотылева, 1967).

Впервые предположение о том, что мощь гибридов первого поколения вызвана комбинированным действием благоприятных доминантных или частично доминантных генетических факторов было выдвинуто Давенпортом и рядом других исследователей (C.V. Davenport, 1908; T. Keeble, C. Pellew, 1910; A.V. Bruse, 1910). Джонс развил эту идею, утверждая, что гетерозис проявляется в результате накопления во многих локусах благоприятных доминантных аллелей и подавления ими вредных рецессивов, аддитивным эффектом доминантных факторов (мультипликатным генным эффектом), а также неаллельным взаимодействием – эпистазом. Однако гипотеза доминирования, объясняя понижение жизнеспособности при инбридинге и восстановление нормальной жизнеспособности при скрещивании инбредных линий, не даёт ответа по большинству случаев проявления гетерозиса (Н.В. Турбин, 1971; Г.Е. Шмараев, 1974; I.F. Crow, 1948;).

Альтернативой предыдущей теории можно считать теорию сверхдоминирования Шелла, Иста и Хейса (G.H. Shull, 1910; E.M. East, H.K. Hayes, 1912; E.M. East, 1908), которая объясняет гетерозисный эффект аллельным взаимодействием генов в гетерозиготном состоянии. Она предполагает взаимодействие пары аллелей в гибриде, в результате которого гетерозигота всегда будет иметь большую мощь по сравнению с гомозиготами как по доминантным так и по рецессивным аллелям. По теории сверхдоминирования доминантный и рецессивный аллель в гетерозиготе выполняют несколько различные функции и могут взаимодополнять друг друга, поэтому гомозигота по мощи развития всегда будет уступать гетерозиготе. Проявление эффекта сверхдоминирования возможно также в случае взаимодействия доминантного аллеля с рецессивным, обладающим летальным действием в гомозиготном состоянии. В открытии и детальном изучении роли

явления сверхдоминирования в проявлении гетерозиса большое значение имели работы многих исследователей (L.J. Stadler, 1939; H.L. Stubbe, K.Pirschle, 1940; W.R. Singleton, 1943, A. Gustafson, 1947; H.L. Stubbe, 1953; J.F. Schuller, 1954).

Механизм стимулирующего действия гетерозиготности пытались объяснить с помощью различных биохимических моделей: 1 – взаимодополнение гомозигот различающихся по своей генетической функции и по функции ферментативных белков в метаболизме (комплементарное взаимодействие); 2 – наличие у гетерозигот альтернативных путей биосинтеза; 3 – возможность синтеза оптимального количества жизненно важного вещества (например, антигена), когда сочетание гиперморфного аллеля (чрезмерно активного) с гипоморфным (малоактивным), а также аморфным (неактивным) аллелем приводит к нормальной активности в гетерозиготе (А. Мютцинг, 1962; Н.В. Турбин, 1971). И тем не менее теория сверхдоминирования имеет ряд противоречий. У самоопылителей, например, гетерозиготность не является гарантией более мощного развития организма (С.И. Жегалов, 1926; А.Ф. Гизатова, 1981).

Обе гипотезы, доминантности и сверхдоминирования, имеют подтверждение экспериментальными данными и в настоящее время принято считать, что они, не исключая друг друга, являются элементами общей теории гетерозиса (D. Redei, 1982).

Основой теории генетического баланса, объединяющей большинство положений предыдущих гипотез, стала выдвинутая Лернером (J. Lerner, 1954) и Мазером (K. Mather, 1955) идея оптимума гетерозиготности и генетической устойчивости популяций.

По Мазеру, любая популяция находится в относительно генетическом равновесии, возникшем в результате отбора, а нарушение генетического баланса у гибрида, полученного скрещиванием не родственных линий, приводит к гетерозисному эффекту. В последующие годы эта теория была поддержана и развита Н.В. Турбиным (Н.В. Турбин, 1968). Концепция множественных

факторов опирается на два положения: 1) наследование количественных признаков происходит в соответствии с законами Менделя; 2) факторы, контролирующие количественные признаки, кумулятивно влияют на рассматриваемый признак, а вклад каждого из них по сравнению с вкладом наследственной компоненты в его изменчивость настолько мал, что дискретные генотипические группы становятся неразличимыми. В результате дискретной изменчивости генотипа может возникать сглаженная, непрерывная изменчивость фенотипа, а признак можно рассматривать как равнодействующую противоположных тенденций. Из выдвинутых предположений можно сделать вывод, что нормальное развитие признака достигается при противоположно направленном действии различных наследственных факторов (генетический баланс), и устранение, изменение или замена некоторых из этих действий создаёт преимущество для факторов с противоположным действием. В результате происходит изменение величины признака с нарушением генетического баланса.

Основная идея теории генетического баланса, по Н.В. Турбину, заключается в объединении всех возможных генетических причин гетерозиса, в том числе физиологических и биохимических механизмах наследственной регуляции процессов развития организмов. (Н.В. Турбин, 1982).

Таким образом, теория генетического баланса выражает свой подход к выявлению причинно следственных связей между наследственными факторами и контролируемыми признаками и служит в качестве общего подхода к объяснению причин гетерозиса, однако не объясняет ряд конкретных проявлений этого процесса и не определяет удельного веса тех или иных типов взаимодействия наследственных факторов, лежащих в его основе.

Гибриды F_1 по результатам многочисленных исследований, в сравнении с инбредными родительскими линиями, характеризуются большим разнообразием процессов обмена веществ (О.И. Ерина, В.П. Прокопенко, 1971; К.Д. Щупак, А.Ф. Серединская, 1908), большей внутриклеточной активностью (Г.Р. Кудоярова, М.И. Еркеев, 1980; L.M. Srivastava, V.K. Sawney, 1975), участием

большого числа различных метаболитов и ферментов (физиологически активных веществ группы В – биофакторов) (Ф.Ф. Мацков, С.Г. Манзюк, 1959; С.Ф. Молокеедова, 1963; М. Йорданов, М.Х. Даскалов, 1978), являющихся причиной проявления гетерозисного эффекта и контролируемых наследственными факторами (Е.И. Теплова, П.С. Федоров, 1974). По имеющимся к настоящему времени данным у разных гибридов F₁ гетерозис обусловлен различными физиологическими процессами (Н.В. Турбин, 1966; П.С. Федоров, И.Г. Хамматова, 1981).

Сведения о структуре и активности генома гетерозисных гибридов и родительских линий являются особенно ценными для решения проблем гетерозиса (В.Г. Конарев, 1974). По данным биометрико-генетических и других исследований последних лет можно предположить что, комплементарное и аллельное аддитивное взаимодействие генов, а не сверхдоминирование играют основную роль в проявлении гетерозиса (В.А. Струнников, 1974). Но однозначный ответ до сих пор не позволяют получить большие методические трудности. По Струнникову В.А. гетерозис возможен, если гибриды унаследуют от одного или обоих родителей достаточное число аддитивно действующих благоприятных генов с высокой экспрессивностью и скоординированностью действия. Теория гетерозиса выдвинутая В.А. Струнниковым с новой точки зрения трактует и развивает положения теории генетического баланса, она дополняет две классические теории гетерозиса и рассматривает его как адаптивный процесс, поддающийся управлению, что способствует созданию форм с высокой общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинированной способностью (В.А. Струнников, 1986).

Можно подвести итог – из-за сложности и многогранности явлений полностью объяснить все формы проявления гетерозиса в настоящее время не может ни одна из основных теорий и их следует рассматривать как составляющее общей генетической теории гетерозиса.

1.2. Гетерозисный эффект у капустных культур.

Культура различных разновидностей *Brassica oleracea* насчитывает много веков (Г.В. Лизгунова, 1959) и, возделываясь повсеместно, всегда была предметом пристального внимания со стороны селекционеров. Изучение гетерозисного эффекта у капусты началось почти одновременно с аналогичными исследованиями на томате, огурце, баклажане и др. (Е.Н. Синская, 1927; Р.Е. Химич, 1935; О.Н. Pearson, 1929, 1932;). В 50-х годах этой проблемой начали интенсивно заниматься во многих странах (США, Япония, Нидерланды, Великобритания, СССР) уделяя пристальное внимание теоретическим вопросам селекции на гетерозис (Н.В. Турбин, 1966), изучению и генетическому обоснованию самонесовместимости (Т. Haruta, 1962; К.Ф. Thompson, 1957; К.Ф. Thompson, Н.В. Novard, 1959), разработке методов получения и размножения гибридных семян (В.К. Тулевич, 1952; К.Ф. Thompson, 1964, 1965).

Многими исследователями установлено, что гибридные растения от межсортовой, межвидовой, и межлинейной гибридизации отличаются большим размером вегетативных органов (листьев, кочанов, стеблеплодов), высокой урожайностью, дружностью созревания, скороспелостью, устойчивостью к болезням. Первоначально гетерозисный эффект у капусты был изучен на межсортовых гибридах. Большую урожайность по сравнению с обоими родительскими сортами отмечали многие исследователи (Р.Е. Химич, 1935; Л.И. Колобердина, 1941; Л.Б. Никулина, 1954; А.П. Федулова, 1957; Е.М. Попова, 1958; 1963; А.А. Дорохов, 1960; Б.В. Квасников, 1961; З.Г. Аверченкова, 1962, 1974; Т.В. Лизгунова, 1963, 1984; А.Ф. Гизатова, 1965; И.Е. Китаева, 1968; С.Г. Макарова, 1969; Е.И. Малахова, 1973, 1977; Н.Г. Оруджалиев, 1976, 1978; И. Фотын, 1967; L.R. Detjen, C. Mc Cue, 1933; M.L. Odland, C.J Noll, 1950; V. Swarup, S.H. Gill, D. Sing, 1963; V. Swarup, B.R. Sharma, 1965; R.F. Murphy, 1973; J.K. Muchmer, B. Giller, 1980).

Установлено, что наибольший гетерозисный эффект по урожайности достигается при скрещивании морфологически и биологически различных и

географически отдаленных сортов. (Р.Е. Химич, 1935; З.И. Колобердина, 1941; Б.В. Квасников, 1961, 1964; Е.М. Попова, 1958, 1963; А.Ф. Гизатова, 1965; И.Е. Китаева, 1968, 1977; Т.В. Смолина, 1965; С.Г. Макарова, 1969, 1972; Т.В. Лизгунова, 1963, 1966; А.В. Крючков, 1980; Н.А. Свиридов, 1983; В.А. Твердохлебов, 1984).

При скрещивании близкородственных сортов гетерозис по урожайности (Л.Б. Никулина, 1954), скороспелости и другим хозяйственно-ценным признакам (Е.М. Попова, 1958, 1963; И.Е. Китаева, 1968; О.В. Студенцов, 1971) отмечали гораздо реже.

Ряд авторов помимо повышения урожайности отмечали у межсортовых F₁ гибридов гетерозис по скороспелости (А.Ф. Гизатова, 1968; Т.И. Джохадзе, 1975; Т.В. Лизгунова, 1963; О.В. Студенцов, 1971), повышение интенсивности роста и размера вегетативных органов, (Р.Е. Химич, 1935; А.М. Полянская, 1963), большую выровненность и товарность растений (А.А. Дорохов, 1961; М.Н. Odland, С. J. Noll, 1950; А. G. Johnson, 1966), улучшение лежкости (А.С. Артемов, 1965, 1968; О. Конвичка, 1958; А.Г. Сибилева, 1975, 1982; Е.И. Малахова, 1973, 1977; П.Ф. Сокол, Л.С. Несгерова, 1980; Н.А. Палилов, 1980), увеличение содержания сухих веществ и аскорбиновой кислоты (А.А. Дорохов, 1960, 1963; Т.И. Джохадзе, 1975; С.Г. Макарова, 1972; А.Ф. Гизатова, 1968) и устойчивости к патогенам (Б.В. Квасников, Т.А. Белик, Н.М. Корнацкая, 1966).

Перейти на качественно новый уровень гетерозисной селекции и семеноводства у капусты позволило создание межлинейных гибридов F₁ на основе самонесовместимости (А.В. Крючков, 1968; А.В. Крючков, 1972; Т.В. Лизгунова, 1975; M. Nieuwhof, 1963; L.E. Watts, 1965)

Использование в селекции гетерозисных гибридов белокочанной капусты инбредных самонесовместимых линий гомозиготных по большинству генов позволяет получить растения F₁ отличающиеся исключительной морфологической выровненностью, значительно превосходящие сорта по хозяйственно-ценным признакам (А.В. Крючков, 1980), что обеспечивает им

высокую конкурентоспособность на рынке товарной продукции и рынке семян (А.В. Крючков и др., 2002).

Использование методов гибридной селекции позволяет в короткие сроки и более результативно комбинировать хозяйственно-ценные признаки (Б.В. Квасников, 1968; W. Vauch, 1980), совмещать в одном генотипе свойства разных биотипов и отдаленных по географическому происхождению генисточников – нарушать сложившуюся между хозяйственными признаками нежелательную корреляционную зависимость (А.В. Крючков, Г.В. Монахос, Д.В. Пацуря, 1997).

Работы по созданию и внедрению в производство межлинейных гибридов F₁ капусты белокочанной ведутся интенсивно с конца 60-х годов прошлого века (А.В. Крючков, 1968, 1972, 1974, 1977; L.E. Watts, 1965).

Многими исследователями доказана возможность создания межлинейных гибридов F₁ превосходящих исходные сорта одновременно по скороспелости и урожайности (А.В. Крючков, Р.Д. Алискер-Заде, Ш.Б. Кулиев, 1980; А.В. Крючков, Фам Хонг Кук, 1986; Фам Хонг Кук, 1986; А.М. Артемьева, 1983, 1985), по урожайности и лежкости, а также устойчивости к болезням (А.В. Крючков, О.В. Авдеева, 1979; А.М. Артемьева, 1985; Г.А. Федченко, 1986; Ю.Д. Попков, 1991;) по урожайности и содержанию основных биохимических компонентов и сухих веществ (Г.Ф. Монахос, 1984; А.В. Крючков, Фам Хонг Кук, 1986; Нгуен Тхи Нгок Хуэ, 1988).

Создать у перекрестно-опыляемой культуры (например капусты) сорт отвечающий повышенным требованиям – совмещающий высокую урожайность, устойчивость к болезням, морфологическую и биологическую выравненность, более раннее созревание – практически невозможно вследствие высокой гетерозиготности по аллелям большинства генов, определяющих количественные признаки. Единственный способ – это создание гетерозисных гибридов F₁ на основе гомозиготных по количественным признакам линий. Известно, что гетерозис у капустных наиболее сильно проявляется при

скрещивании инбредных линий, и чем сильнее линии отличаются морфологически, биологически и по географическому происхождению, тем, как правило, выше гетерозисный эффект (Х. Даскалов, А. Михов, 1978). Использование гомозиготных инбредных линий в гетерозисной селекции капусты, таким образом, является самым прогрессивным и наиболее эффективным направлением и позволяет значительно повысить продуктивность, товарность и улучшить качество.

1.3 Методы получения гибридных семян капусты.

Существует более двадцати способов получения гибридных семян (W. Vauch, 1982). Самым простым, наиболее дешевым и легко осуществимым является свободное межсортовое переопыление, когда на одном участке в шахматном порядке или чередующимися рядами высаживают маточники двух родительских сортов. Доля гибридных семян при свободном переопылении 40-80 %, в зависимости от совместимости скрещиваемых сортов, а остальное – сортовые семена (Д.Д. Брежнев, 1967; Б.В. Квасников, 1964; М. Йорданов и др., 1978; О. Конвичка, 1958; С.Г. Макарова, 1969, 1972; Х. Даскалов, А. Михов, 1978; Н. Rundfeld, 1962; M. Nieuwhof, 1963). Межсортовые гибриды не получили широкого распространения из-за большой неоднородности растений, что объясняется получением их при скрещивании гетерозигот, которые различаются по способности давать гетерозисное потомство (И.Е. Китаева, 1968; Е.М. Попова, 1958; З.Г. Аверченкова, 1974, 1976). Получение семян при искусственном опылении из-за больших затрат ручного труда оказалось экономически невыгодно (Т.В. Лизгунова, 1984).

В качестве одного из способов повышения доли гибридных семян при получении межсортовых гибридов было предложено использовать формы с маркерно-сигнальными признаками, определяемыми рецессивными генами: отсутствие воскового налета на листьях (О. Конвичка, 1958; Е. Троничкова, 1960; И. Фотын, 1967; Б.В. Квасников, 1968; Т.В. Лизгунова и др., 1974; Т.И.

Джохадзе, Л.А. Кравец, 1983), язычковыми листьями, светло-зеленая окраска листьев, ярко-зеленый гипокотиль (D. Sampson, 1978), гладкая поверхность листьев (A.J. Redfern, C. North, 1977). Формы с маячными признаками использовали в качестве материнского компонента скрещивания, высаживая в 3-4 раза больше и собирая семена только с них. Сортовые семена отбраковывали по сигнальным признакам в фазе рассады. При такой технологии доля гибридных семян повышается до 90-95 % (О. Конвичка, 1958; Б.В. Квасников, 1968; Т.И. Джохадзе, 1975), а гетерозисный эффект по урожайности в некоторых комбинациях скрещивания достигал 80 % (О. Конвичка, 1958). К недостаткам этого метода можно отнести сложность и трудность разделения растений в фазе рассады и большие затраты ручного труда на этом этапе, низкую урожайность семян (W. Bauch, 1977), слабую жизнеспособность форм с маркерными признаками и редкую их встречаемость (И.Е. Малахова, 1979; Н. Rundfeld, 1960; К.Ф. Thompson, 1972; W. Bauch, 1980).

В качестве биологической основы для получения F_1 гибридных семян использовалась также мужская стерильность (С.Г. Макарова, 1969; О.В. Студенцов, 1966). Обнаруженная у капусты мужская стерильность имеет различную генетическую природу и как следствие возможность ее эффективного использования (З.Г. Аверченкова, 1968). Мужская стерильность, обусловленная генами ядра (ЯМС) определяется одним или несколькими рецессивными генами в гомозиготном состоянии (С.Г. Макарова, 1972; З.Г. Аверченкова, 1974; A.G. Johnson, 1958, 1960; M. Nieuwhof, 1963, 1968; Н. Rundfeld, 1962; D. Sampson, 1970). При моногенной ЯМС материнская линия размножается опылением гетерозиготой с генотипом Msm_s и содержит мужски стерильных и фертильных растений 1:1, поэтому для получения 100 % гибридных семян необходимо в начале цветения удалять все фертильные растения материнской линии, что приводит к большим затратам труда и низкому выходу семян (M. Nieuwhof, 1968). В качестве альтернативы предлагались различные способы клонального размножения мужски стерильных растений (О.Н. Pearson, 1972). Эффективен и

экономически оправдан отбор мужски стерильных растений из линий цветной капусты с моногенной ЯМС с помощью ПЦР-анализа в фазе семядолей, так как затраты окупаются за счет высокой стоимости семян (J. Barbeyron, S. Bougu, 1997). С увеличением количества рецессивных генов, определяющих ЯМС до пяти, доля мужски стерильных растений возрастает до 96,9 % (M. Nieuwhof, 1968). Но получение и поддержание таких линий является очень сложной и не всегда выполнимой задачей, так как требует большого количества возвратных скрещиваний с привлечением доноров стерильности различных видов капусты и контроля стерильности отдельно у растений стерильных по двум и одному ms-генам (R. Sampson, 1970). Ядерно-цитоплазматический тип мужской стерильности (ЯЦМС), определяемый взаимным действием рецессивных гомозиготных ms-генов и цитоплазмой содержащей фактор стерильности, также не удалось использовать. Хотя растения с ЯЦМС были найдены в капусте (З.Г. Аверченкова, 1971, 1974) и в межсортовом гибриде и в его бекроссе с капустой (*Br. nigra* x *Br. oleracea* var. *capitata*) x *Br. oleracea* var. *capitata* (О.Н. Pearson, 1972), но закрепители стерильности – с гомозиготными рецессивными ms-генами и нормальной цитоплазмой обнаружить не удалось (М. Йорданов и др., 1978; О.Н. Pearson, 1972). Тип ЯЦМС, по мнению А.В. Крючкова (1974) имеет еще ряд недостатков: 1) сложно поддерживать линию ЯЦМС в гомозиготном по большинству генов состоянии, так как закрепитель стерильности может быть с другим генотипом и как следствие гибриды F₁ окажутся невыровненными; 2) при семеноводстве линий и гибридов семена собираются только со стерильной линии и их выход значительно снижается.

Наиболее удобна в гибридной селекции на капусте цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС). При опылении линии с ЦМС фертильным аналогом все потомство остается стерильным. Доноров ЦМС у кочанной капусты пока не найдено. Один тип (ЦМС-ogura) передан капусте через редис от дайкона (Н. Ogura, 1968; L. Bouliard, 1974), еще два ЦМС-polima и ЦМС-napus обнаружены в рапсе (Т.Д. Фу, 1981).

В настоящее время в МСХА им. К.А. Тимирязева межвидовой гибридизацией создано более 20 линий кочанной капусты и брокколи с ЦМС, разработана и опубликована схема по созданию F_1 гибридов на базе ЦМС линий, однако, трудности в переводе линий на стерильную основу и в создании фертильных аналогов все еще существуют (Г.Ф. Монахос и др., 2003).

Наиболее распространенным и простым в выполнении способом создания гибридов F_1 у капусты является физиологическая самонесовместимость – неспособность перекрестноопыляющихся растений формировать семена при самоопылении. Это явление впервые обнаружил в 1774 году И. Кельрейтер (1940), а термин предложил в 1917 году А. Стоут (1917). У капусты самонесовместимость была обнаружена Ч. Дарвиным (1939) и ее наличие и широкое распространение среди большинства культивируемых видов капустных культур (кормовой, кочанной, брюссельской, кольраби, брокколи, пекинской) было подтверждено многими исследователями (L.R. Detjen, 1922, 1933; O.H. Pearson, 1929, 1932; N. Roemer, 1916; A.B. Stout, 1931). Гораздо реже самонесовместимость встречается у цветной капусты (A. Vogrow, P.W. Broin, V.E. Chester, 1955; J. Britgt, J. Ast, 1974). В пределах одного сорта величина проявления самонесовместимости может колебаться у разных растений от 0 % до 100 % (L.R. Detjen, 1933).

Исследования генетики этого явления были начаты в 1930 году (Y. Kakizaki, 1930). У высших растений в зависимости от времени действия генов, полиморфизма цветков, наличия множественных аллелей и количества локусов можно выделить 10 типов самонесовместимости. По генетическому контролю в пыльце и в рыльце различают самонесовместимость гаметофитную и спорофитную. Спорофитная система самонесовместимости у крестоцветных культур определяется серией множественных аллелей одного локуса с линейным порядком доминантности s-аллелей. Эти положения получили подтверждение и развитие в работах с листовой капустой (K.F. Thompson, 1957, 1964; K.F. Thompson, J.P. Taylor, 1965), кочанной (R. Adamson, 1965; T. Haruta, 1962),

брокколи (D.R. Sampson, 1957), брюссельской капустой (A. Johnson, 1972), редисом (E. Borhers, 1970; T. Tatebe, 1962, 1964; G. Bhatt, 1971), дикой редькой (D.R. Sampson, 1964), масличным рапсом (R.A. Richardson, N. Thurling, 1973), турнепсом (G.R. Mac Cay, 1977) и др.

У видов со спорофитной системой контроля реакция самонесовместимости осуществляется на поверхности рыльца пестика в момент контакта с ним пыльцевого зерна посредством выделения на сосочках рыльца каллозы, препятствующей проникновению пыльцевой трубки в ткани столбика (А.В. Крючков и др., 2002). Несовместимая пыльца либо не прорастает, либо прорастает, но пыльцевая трубка утолщается и остается на поверхности рыльца (Т. Kanno, К. Hinata, 1969; М. Kroch, 1964; D.J. Ockendon, 1982). Реакция пыльцы определяется взаимодействием S-аллелей в диплоидных клетках тапетума. Поэтому у гетерозиготного по S-аллелям растения все пыльцевые зерна имеют одинаковую реакцию несовместимости независимо от их генотипа и помимо доминирования одного аллеля над другим наблюдается независимое их действие и в пыльце и в рыльце (D. Sampson, 1957). По доминированию аллели находятся на разных уровнях, члены одного уровня доминируют над любым аллелем низшего уровня, но действуют независимо от членов своей группы (А. Bateman, 1955; D. Sampson, 1957). Между положением S-аллеля в доминантном ряду серии и степенью его активности существует положительная корреляция. Наиболее высокую самонесовместимость определяют аллели доминирующие, а рецессивные допускают завязывание того или иного количества семян (М.Н. Odland, 1962). Наблюдаются также случаи нелинейного доминирования (D. Sampson, 1964).

Взаимоотношения между парой аллелей могут быть как одинаковыми, так и различными в пыльце и рыльце (К. Thomson, 1957). По взаимодействию S-аллелей в рыльце и в пыльце установлено наличие в популяциях пяти типов самонесовместимых растений: один S-аллель доминирует над другим в пыльце и в рыльце; доминирование в пыльце, независимое действие в рыльце;

независимое действие в пыльце, доминирование в рыльце; независимое действие в рыльце и пыльце; доминирование одного S-аллеля в пыльце, а другого в рыльце (К. Thomson, 1959; Т. Haruta, 1962; А.В. Крючков, 1972). Последний тип, встречающийся в популяциях редко, является самосовместимым, и его удаляют в самом начале селекционной работы.

Встречающиеся иногда у гетерозиготных растений явление псевдонесовместимости – когда при совместном скрещивании завязывается меньше ожидаемого количества семян, а при несовместимости они образуются – говорит о том, что в этом случае происходит изменение активности S-аллелей в результате их взаимного влияния (D. Sampson, 1957; К. Thomson, J. Taylor, 1966). Следовательно, у гетерозигот, в зависимости от сочетания, каждая аллель пары имеет специфическую активность в пыльце и в рыльце.

Виды и разновидности капусты значительно различаются между собой по количеству S-аллелей от 29 до 70 (К. Thomson, J. Taylor, 1966) и степени проявления самонесовместимости. Их количество и степень проявления в сорте и разновидности определяются, в основном, методами селекционной работы, использовавшимися продолжительное время (L.E. Watts, 1963, 1965). S-аллелями проявляющими высокую самонесовместимость наиболее насыщены сорта кормовой капусты, менее – сорта кочанной, затем кольраби и брюссельской, у цветной капусты они распространены значительно меньше (А. Borrow, P.W. Brain, V.V. Chester, 1955; J. Bregt, J. Ast, 1974; L.E. Watts, 1968). В каждом сорте по 6-10 S-аллелей (D. Ockendon, 1982), при этом, в слабо отселектированных сортах больше S-аллелей, в хорошо отселектированных – меньше (D. Ockendon, L. Currah, 1979). Доля самонесовместимых растений в сортовых популяциях кочанной капусты, например, варьирует от 30 до 75% (А.В. Крючков, 1968).

Вопросы физиологии и биохимии самонесовместимости у крестоцветных до конца не выяснены и находятся в состоянии интенсивного изучения. Известно, что самонесовместимость не проявляется в бутонах и начинает действовать в раскрывшихся цветах (О.Н. Pearson, 1932), снижаясь к концу

цветения (Т. Tatebe, 1955, 1959). Наиболее активно действие гена самонесовместимости наблюдается у самого крупного бутона и 1-2-дневных цветков, наибольшее количество семян при гейтеногамном опылении завязывается у 10-15-го бутонов от зоны цветения (А.В. Крючков, А.Г. Гутиэррес, 1986; Г.Ф. Монахос, А.Ю. Куленкамп, Абдул Хамид, 2000). Реакция самонесовместимости осуществляется на поверхности рыльца, пыльца не прорастает, если растение имеет тот же s-аллель гена самонесовместимости (А. Bateman, 1954, 1955).

Предположения о том что, барьером к проникновению пыльцевых трубок служит кутикулярный слой и восковой налет (В. Christ, 1959; М. Roggen, 1972), из которых состоят стенки сосочков рыльца, по данным последующих исследований являются неполными. Образованию каллозы, препятствующей проникновению пыльцевых трубок и активизации или ингибированию энзимов, необходимых для прорастания пыльцы способствуют – специфичные гликопротеины, содержащиеся в рыльцах (J.B. Nasrallah et al., 1967, 1968, 1972; V. Kucera, J. Polak, 1975; M. Sedgley, 1974).

Последующие исследования подтвердили: S-специфичные гликопротеины (SLC, SLR1) определяют реакцию самонесовместимости и содержатся только в зрелых рыльцах (Т. Nishio, К. Hinata, 1977; D.T. Luu et al., 1999; С.Р. Scutt, P.J. Cates, J.A. Catehouse, 1990; D. Charlsworth, P. Awodolla, 1998; Н. Shiba et al., 2000); наличие или отсутствие каллозы в сосочках не всегда влияет на проявление самонесовместимости (W. Sulaman et al., 1997; D.T. Luu, P. Heizmann, С. Dumas, 1997). Наличие белковых и ДНК-маркеров локуса несовместимости (J.B. Nasrallah, М.Е. Nasrallah, 1984; М.Е. Nasrallah, 1988; X. Wang et al., 1991) обеспечивает возможность быстрой и удобной системы идентификации генотипов капусты (Т. Nishio, 1997; В. J. Liu et al., 1998).

На проявление гена самонесовместимости оказывают модифицирующее действие присутствующие в генотипе кочанной капусты (А.Г. Гутиэррес, 1987) и

других капустных (R. Ayotter, P.M. Mamey, B.R. Christie, 1985) полигены ядра и цитоплазмы.

Помимо генов-модификаторов на самонесовместимость у кочанной (А.В. Крючков, Е.В. Мамонов, 1976), у цветной (S. Murugiah et al., 1987), брюссельской капусты оказывают влияние факторы внешней среды: температура, относительная влажность воздуха и др. Оптимальными условиями для проявления самонесовместимости являются температура 18-20^oС, низкая влажность воздуха и высокая освещенность. Кроме того, в условиях зимней теплицы активность аллелей S-локуса выше, чем в пленочной теплице или открытом грунте (А.В. Крючков, А.Г. Гутиэррес, 1986). Особенно сильно они влияют на S-аллели со слабой активностью. Для устранения отрицательного действия генов-модификаторов и факторов внешней среды оценку самонесовместимости и отбор необходимо проводить во всех поколениях инбридинга.

Принципиальная схема простого гибридного скрещивания с использованием двух самонесовместимых, но перекрестноскрещиваемых инбредных линий была предложена О.Х. Пирсоном в 1932 году (О.Н. Pearson, 1932). Но до изучения генетики самонесовместимости и разработки методик генетического анализа растений на гетеро- и гомозиготность по S-аллелям она не находила широкого применения. Первый F₁ гибрид белокочанной капусты был получен в Японии в 1942 г. Затем японские ученые опубликовали детально разработанные 2-хлинейную (Т. Ito, 1957) и 4-хлинейную (Т. Nishi, 1967) схемы получения F₁ гибридов. В нашей стране используется 4-хлинейная схема, разработанная А.В. Крючковым (1976) в МСХА им. К.А. Тимирязева. Эта схема исключает потерю гетерозигот по S-аллелю в процессе инбридинга и обеспечивает очень высокий коэффициент размножения (соотношение семян исходных размножаемых вручную линий и семян гибридов F₁ 1:2500). К недостаткам 4-хлинейных схем следует отнести значительную сложность селекционного процесса, недостаточную выравненность четырехлинейных

гибридов по морфологическим признакам и возможность получения семян F_2 . Наиболее простая в генетико-селекционной работе 2-х линейная схема из-за получения родительских линий вручную до последнего времени не давала возможность производства большого количества гибридных семян (J. Loquist, M.M. Lindsay, 1964; W. Bauch, 1982; S. Leijon, K. Olsson, 1999).

Для получения линий гомозиготных по аллелям S-локуса и по большинству хозяйственных признаков проводят в 5-6 поколениях гейтеногамное самоопыление (А.В. Крючков, 1972; A. Clauton, 1978; J. Jirik, 1985).

В результате скрещивания всех членов инбредного потомства друг с другом (диаллельные скрещивания) определяют гомо- и гетерозиготность по аллелям несовместимости каждого члена инбредного потомства, тип взаимодействия S-аллелей в пыльце и рыльце. Для получения достоверных данных необходимо включить в схему не менее тринадцати растений в потомстве инбредной линии (А.В. Крючков, 1990). Полученные 5-6-ти кратным инбридингом самонесовместимые, но перекрестносовместимые линии оценивают по комбинационной способности в различных схемах скрещивания (диаллельные, топ-кросс) и лучшие из них используют для получения коммерческих F_1 гибридов (О.Н. Pearson, 1932; T. Haruta, 1962; K. Borhers, 1970; C. Wrice, 1989).

Несмотря на явные преимущества 2-хлинейных F_1 гибридов по хозяйственным признакам, стоимость их семян в несколько раз выше из-за затрат на размножение родительских линий и более низкого коэффициента размножения (J. Loquist, M. Lindsay, 1964).

Для прерывания самонесовместимости с целью размножения инцухт-линий опылением насекомыми и вручную изучали различные методы (повреждение поверхности рыльца пестика, нагрев, обработка различными веществами и др.) (М. Алипиева, 1989; H.P. Roggen, J.P. Dijk, C. Dorsman, 1972; H.P. Roggen, J.P. Dijk, 1976; K. Okaraki, K. Hinata, 1987). Но явные преимущества по

завязываемости семян и затратам ручного труда выявлены при обработке растений повышенными концентрациями CO_2 (Г. Nakanishi, М. Hinata, 1973, 1975; Т. Nakanishi, М. Sawano, 1989; А. Pallaix, 1985) и раствором NaCl (0,5-1,5% за 10 минут до опыления) (А.А.Монтеиро, W.H.Gabelman, Р.Н.Williams, 1988; V.Kucera, 1990; А.М.Carofa, G.Carratu, 1997), снижающих образование каллозы на рыльцах. Исследования, проведенные во ВНИИССОКе показали, что обработка CO_2 действует на самонесовместимые линии избирательно, и кроме того метод сложен в выполнении (А.В.Крючков, Н.В.Крашенинник, Е.В.Осыко, 1988). Опыты по изучению оптимальной концентрации NaCl и экспозиции для преодоления самонесовместимости у инбредных линий различающихся по активности S-аллелей, позволили установить: 1) линии существенно различаются по чувствительности к обработке хлоридом натрия – наиболее чувствительны линии со слабыми S-аллелями; 2) оптимальное время обработки – 20-30 минут до начала опыления; 3) оптимальная концентрация - 3,0-3,5% (Г.Ф. Монахос, А.Ю. Куленкамп, Абдул Хамид, 2000; Абдул Хамид, 2000; Абдул Хамид, 2001).

В качестве насекомых-опылителей кроме пчел (S.Kubisova et al., 1987; Н. Haslbachova, 1986) можно использовать также падальных мух (S.A.Gowers, 2000).

Подводя итог вышеизложенному можно заключить, что неоспоримыми преимуществами при создании новых образцов овощных культур и капусты в частности являются методы гетерозисной селекции. Успехи в создании гибридов F_1 капусты до настоящего времени были связаны, в основном, с использованием явления физиологической самонесовместимости, однако не менее перспективными направлениями в селекции являются использование ЦМС (Г.Ф. Монахос и др., 2003; G.Wrice, 1989; S.Leijon, K.Olsson, 1999). Основная ценность инбредных линий (на основе самонесовместимости или ЦМС) определяется их комбинационной способностью – способностью к образованию высокогетерозисных гибридов F_1 при скрещивании.

1.4. Оценка комбинационной способности как важный этап селекционной работы.

Успех и продолжительность выведения новых сортов и гибридов F_1 во многом зависит от правильного подбора исходного материала, представляющего начальный этап селекционной работы. Особенно это относится к капусте, большинство культурных видов которой имеют двулетний цикл развития (Г.В.Боос, 1980).

Оценка комбинационной способности является одним из наиболее распространенных и эффективных методов генетического анализа исходного селекционного материала. Осуществляемая с помощью методов диаллельного анализа, она проводится на всех этапах селекционного процесса, начиная с гетерозигот - родоначальников инбредных линий.

Различают комбинационную способность общую (ОКС) и специфическую (СКС). Общая КС выражает среднюю ценность сорта (линии) в гибридных комбинациях и измеряется средней величиной отклонения признака у всех гибридов с участием этой родительской формы от общего среднего по всем гибридам, специфическая – характеризует отдельные гибридные комбинации и определяется отклонением величины признака для этой комбинации от средней ОКС для двух родительских форм (Н.В.Турбин, Л.В.Хотылева, Л.А.Тарутина, 1974; Г.В.Гуляев, В.В.Мальченко, 1975).

Основные теоретические положения и методы гетерозисной селекции с использованием анализа комбинационной способности были разработаны в начале 40-х годов (G.Sprage, L.Tatum, 1942), и нашли практическое применение при создании линий кукурузы с высокой КС. Достигнутые в создании гибридов F_1 кукурузы успехи подняли значение теории и методов селекции на комбинационную способность (Н.В.Турбин, 1968). По мнению многих исследователей оценка комбинационной способности изучаемых сортов (линий) дает возможность исключить ненужные затраты времени и средств на получение и испытание большого количества малоценных гибридов и сконцентрировать

внимание на перспективном материале (В.К. Савченко, 1966; М.А. Федин, Д.Я. Силис, А.В. Смиряев, 1980; В.Г. Вольф и др. 1980; В.И. Мусич, В.Ф. Герасименко, 1984).

Оценка ОКС и СКС, по мнению А.В.Крючкова (1980) является наиболее ответственным этапом селекционной работы с самонесовместимыми, инбредными линиями. Точность оценки, и ее пригодность для различных условий в значительной мере определяют возможность получения F_1 гибридов обеспечивающих высокие показатели хозяйственно-ценных признаков в разных районах и в разные годы (А.В.Крючков, Р.Д.Алискер-Заде, Ш.Б.Кулиев, 1980). Установлено, что СКС значительно сильнее чем ОКС подвержена действию модифицирующих факторов, поэтому для получения надежных данных о характере наследования признака у конкретных комбинаций скрещивания необходимы испытания в различных агроклиматических условиях и в течение более длительного времени чем при испытании на ОКС (Н.В.Турбин,1968; В.Д.Кобылянский, Н.С.Лапиков, 1976).

Высокий гетерозисный эффект можно получить от скрещивания линий с высоким значением ОКС по данному признаку, однако установлено, что для получения наибольшего гетерозиса необходимо вести подбор пар для скрещивания в первую очередь по специфической комбинационной способности (А.В.Крючков, Ш.Б.Кулиев, Р.Д.Алискер-Заде, 1979; А.В.Крючков, Г.Ф.Монахос, 1983; Г.Ф.Монахос, В.Баух, 1984; Г.Ф.Монахос,1984; Г.А.Федченко, 1986; Фам Хонг Кук, 1986; Д.М.Харламов, 2000). Максимальное значение гетерозисного эффекта по данному признаку достигается при сочетании высокой ОКС линий с высокой СКС при их скрещивании.

Очень важна для практической селекции возможность косвенной оценки ОКС селекционного материала (В.К.Андрющенко, 1987). Наличие высокой корреляционной зависимости между ОКС и фенотипическим проявлением признака (В.Г.Иващенко и др., 1983; Ю.Д.Попков, 1991; С.В.Бочкарев, 1993; Фам Хонг Кук, 1986; Д.М.Харламов, 2000) позволяет проводить предварительный

подбор компонентов скрещивания по фенотипу, без предварительной оценки ОКС.

Успех селекционной работы и эффективность использования исходного материала, таким образом, зависит от степени изученности вопросов комбинационной способности и наследования хозяйственных признаков (О.О.Кедров-Зихман, 1974; В.Griffing, 1956).

Для определения комбинационной способности используют различные виды скрещиваний: свободное опыление, поликросс, топкросс и диаллельные скрещивания.

Свободное опыление является самым простым приемом оценки общей комбинационной способности. Сравнение показателей растений, выращенных из оригинальных семян каждого образца и из семян, полученных при свободном переопылении дает информацию об общей комбинационной способности (Н.В.Турбин, 1967). Метод поликроссов отличается от свободного опыления тем, что для переопыления всех испытываемых образцов друг с другом их высевают (высаживают) в питомнике в определенном порядке, с большим количеством повторностей. По точности и надежности в оценке ОКС метод поликроссов мало отличается от топкросса и диаллельных скрещиваний (Л.В.Бондаренко, В.Г.Вольф, 1973), но наиболее подходит для культур у которых невозможно получение большого количества семян от контролируемого опыления (рожь, люцерна, тимофеевка) (Н.В.Турбин, О.О.Кедров-Зихман, 1971). При топкроссе изучаемые линии или сорта скрещивают с одной специально подобранной формой (тестером). Если тестер обладает широкой генетической основой (синтетический сорт), по данным топкросса оценивают ОКС, а когда в качестве тестера используется сорт (линия) в комбинацию, с которым необходимо подобрать лучшего компонента из имеющегося набора форм, то топкросс определяет СКС этих форм (Г.В.Гуляев, В.В.Мальченко, 1975). Достоверность оценки методом топкросса зависит от правильности выбора тестера (Л.В.Хотылева, 1965), а при оценке ОКС и от количества форм включенных в

тестер. Использование алгоритмов статистических расчетов для определения параметров комбинационной способности при скрещиваниях генетически разнокачественных наборов родительских форм (В.К.Савченко, 1973) существенно расширило возможности метода топкросса. Статистический анализ комбинационной способности в таких схемах позволяет оценить те же параметры, что и при диаллельных скрещиваниях, при значительном уменьшении объема работ.

Диаллельные скрещивания – это система, при которой испытываемые линии или сорта скрещиваются во всех возможных комбинациях (полные) или только в части комбинаций (неполные) (Г.В.Гуляев, В.В.Мальченко, 1975). Впервые система диаллельных скрещиваний и математические приемы оценки комбинационной способности были использованы при создании линий кукурузы. Было установлено что ОКС обусловлена аддитивными эффектами генов, а СКС – специфическими аллельными (сверхдоминирование) и неаллельными (эпистаз) взаимодействиями генов (G.Sprage, L.Tatum, 1942). Позднее статистические методы обработки данных диаллельных скрещиваний были расширены и детализированы, что позволило получить подробную информацию о характере эффектов генов, обуславливающих гетерозис по количественным признакам (F.Iates, 1949; C.Henderson, 1952; J.Jinks, B.Nayman, 1953; J.Jinks, 1954, 1955; B.Nayman, 1954). Помимо оценки ОКС и СКС стало возможно определять реципрокные эффекты, роль аддитивных и доминантных эффектов генов в проявлении признака, рассчитать наследуемость, предсказать дальнейшее направление работы с изучаемым материалом. Так, метод графического и дисперсионного анализа по Хейману (B.Nayman, 1954), базируясь на предположении, что количественный признак детерминируется полигенно, то есть К генов контролируют изучаемый признак у исходных форм и каждый ген в локусе представлен только двумя аллелями, может быть справедлив если экспериментальный материал соответствует ряду ограничивающих условий: 1) гомозиготность родительских форм; 2) отсутствие множественного аллелизма; 3)

отсутствие неаллельного взаимодействия; 4) независимое распределение генов у исходных форм; 5) диплоидное расщепление (нормальное прохождение мейоза); 6) отсутствие существенных различий между реципрокными гибридами. Тем не менее метод обладает определенной работоспособностью – устойчивостью к неполному удовлетворению вышеуказанных условий, а также большой информативностью, позволяет детализировать действие отдельных факторов, определяющих СКС и реципрокный эффект, и более точно их тестировать (Мазер, Джинкс, 1985; М.А.Федин, Д.Я.Силис, А.В.Смиряев, 1980; А.В.Смиряев и др., 1992).

Выполненные Б. Гриффингом систематизация и обобщение статистических методов анализа комбинационной способности существенно расширили возможности диаллельных скрещиваний, позволяя охарактеризовать изменчивость признака и взаимодействие со средой (B.Griffing, 1956). Им было предложено четыре варианта экспериментального метода различающихся по количеству включенного в статистический анализ материала и соответственно по информативности: 1) в исследование включают родительские формы, гибриды прямых и обратных скрещиваний, всего p^2 данных (p - количество анализируемых линий); 2) включает родительские формы и гибриды прямых скрещиваний, всего $p*(p+1)/2$ данных; 3) используют гибриды прямых и обратных скрещиваний, всего $p*(p-1)$ данных; 4) в изучение включаются гибриды прямого скрещивания, всего $p*(p-1)/2$.

При анализе экспериментального материала по четырем методам следует учитывать также математические модели I и II предложенные Эйзенхардом. Модель I применяют, когда родительские формы для исследования отбирают умышленно и необходимо оценить их комбинационную способность. Сами родительские формы используют как тестеры и выявляют наиболее урожайные комбинации скрещивания. Модель II используют, когда родительские формы отобраны случайно из популяции, параметры которой необходимо оценить на основании этих форм.

Исследования, проведенные в МСХА им. К.А. Тимирязева, во ВНИИССОКе и ряде зарубежных селекцентрах, и посвященные изучению комбинационной способности линий и генетике признаков в системах неполных (топкросс) и полных диаллельных скрещиваний позволили теоретически и практически доказать возможность создания F_1 гибридов, удачно сочетающих признаки между которыми, как правило, существует обратная корреляционная зависимость. Обобщение закономерностей в наследовании комплекса признаков позволило разработать принципы подбора родительских пар, позволяющие в десятки раз сократить объем селекционной работы (А.В. Крючков, Г.Ф. Монахос, Д.В. Пацурия, 1997).

По оценке комбинационной способности и характеру наследования хозяйственных признаков у различных подвидов *Brassica oleracea* проведено большое количество исследований. Изучены особенности наследования у самонесовместимых инбредных линий таких признаков как: продолжительность вегетационного периода, средней массы кочана, диаметр розетки листьев, высота растения, высота наружной кочерыги, содержание основных биохимических компонентов и нитратов, лежкость, устойчивость к наиболее вредоносным патогенам и др. (А.В. Крючков, В.И. Полегаев, 1977; А.В. Крючков, О.В. Авдеева, 1979; А.В. Крючков, Алискер-Заде, Ш.Б. Кулиев, 1979; А.В. Крючков, 1980; А.М. Артемьева, 1983, 1985; А.В. Крючков, Фам Хонг Кук, 1986; Фам Хонг Кук, 1986; Нген Тхи Нгок Хуэ, 1988; Ю.Д. Попков, 1991; Г.Ф. Монахос, Д.В. Пацурия, В.Г. Судденко, 2000; V. Swarup, M.S. Gill, D. Singh, 1963; V. Swarup, B.R. Sharma, 1965; T.A. More, D.H. Waliace, 1987). Однако сведений по оценке комбинационной способности линий жаростойкой белокочанной капусты, и характеру наследования признака жаростойкости у капусты нами не обнаружено.

Изучению комбинационной способности самонесовместимых линий белокочанной капусты и характера наследования хозяйственно-ценных

признаков, в системе полных диаллельных скрещиваний, при создании среднепоздних жаростойких, лежких F_1 гибридов, посвящены эти исследования.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Глава 2. ЦЕЛЬ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Цель и задачи исследований

Целью исследования являлось изучение особенностей наследования основных хозяйственно-ценных признаков у инцухт-линий кочанной капусты, оценка комбинационной способности и подбор пар для создания лежких, жаростойких F_1 гибридов.

Для выполнения поставленной цели в годы исследований предполагалось решить следующие задачи:

- 1) Изучить особенности наследования хозяйственно-ценных признаков инцухт-линий кочанной капусты разных сортотипов и характер действия генов при контроле признаков у гибридов F_1 ;
- 2) Провести оценку общей и специфической комбинационной способности родительских линий капусты трех сортотипов и подобрать пары для создания лежких, жаростойких гибридов;
- 3) Определить корреляции между признаками родительских линий и их комбинационной способностью и выявить возможность прогнозирования гетерозиса гибридов F_1 по фенотипическому проявлению признаков у родительских линий;
- 4) Изучить устойчивость родительских линий и F_1 гибридов к фузариозному увяданию, слизистому бактериозу и серой гнили. Выделить доноры устойчивости и изучить характер ее наследования;

- 5) Изучить биологические признаки семенных растений родительских линий и оценить сочетаемость линий при семеноводстве;
- 6) Выделить наиболее перспективные для южных регионов F_1 гибриды, сочетающие высокую урожайность с лежкостью, устойчивостью к жаре и фузариозному увяданию.

2.2. Материал, условия и методика проведения исследований

Материалом исследований служили межлинейные гибриды F_1 , полученные в 1999-2000 г.г. скрещиванием десяти самонесовместимых инбредных линий по полной диаллельной схеме. Линии белокочанной капусты четвертого и более поколений инцухта выведены из сортов и гибридов четырех сортотипов отечественной и зарубежной селекции, на Селекционной станции им. Н.Н. Тимофеева (МСХА им. К.А. Тимирязева) А.В.Крючковым и Г.Ф.Монахосом.

Линии Бю1, Бю2, Бю20 выделены из жаростойкого, засухоустойчивого сорта селекции Бирючуктской овощной селекционной опытной станции – Бирючуктская 138 (сортотип Заваловская) В.В. Огневым и Г.Ф. Монахосом; линии Б25 и Мег2 из сортов сортотипа Белорусская; линии Би10, Дрв1 и Амф1 из сортотипа Лангедейкер зимняя; линии Хт5 и Дес4 из сортотипа Амагер.

Стандартом служили лежкие гибриды Amtrak F_1 и Экстра F_1 , среднепоздний универсальный сорт Подарок 2500, позднеспелый универсальный сорт Харьковская зимняя и сорт местной селекции Бирючуктская 138.

Скрещивания по полной диаллельной схеме, проводили на Селекционной станции им. Н.Н. Тимофеева (МСХА). оценку образцов в поле и при хранении – на Бирючуктской овощной селекционной опытной станции ВНИИО (Ростовская область).

Почвы в опытах представлены обыкновенными тяжелосуглинистыми слабо и средне солонцеватым черноземом. Мощность гумусового горизонта

до 70 см, содержание гумуса в пахотном слое 3,11%. Реакция среды – слабощелочная. Глубина залегания грунтовых вод – более 2 м.

Климат зоны континентальный, засушливый, с частыми суховеями весной и летом, неустойчивой зимой. Безморозный период 220 суток. Период с температурой выше +15°C – 120 суток. Среднегодовая сумма осадков 464,9мм.

Погодные условия в целом соответствовали среднемноголетним значениям (табл. 1). В тоже время следует отметить в 2000 году отсутствие осадков в апреле, повышенное значение температуры воздуха в третьей декаде июня и 16,6% осадков от среднемноголетней нормы в этом месяце. аналогично высокие температуры воздуха в июле и периодически в августе – сентябре, сменявшиеся высокой влажностью воздуха и температурой воздуха +30...+35°C.

Сложившиеся условия способствовали вспышкам эпифитотий, быстрому распространению вредителей, общему угнетению растений.

В 2001 году погодные условия несколько отличались от среднемноголетних. Май и июнь необычно холодные, с превышением нормы осадков в несколько раз (310% от нормы). Основной летний период и начало осени жаркие (максимум температур в июле 40,3°C, в сентябре 32,9°C, с сильными суховеями в середине лета (июль – 8% осадков от нормы). Это способствовало более однородному и быстрому начальному росту капусты, хорошей приживаемости рассады во второй повторности полевого опыта. В дальнейшем, отклонений в характере развития растений и проявления хозяйственных признаков у них на естественном фоне не наблюдалось. Однако, сложившиеся в 2001 году жесткие условия летнего периода нивелировали (замаскировали) проявление болезней на жестком инфекционном фоне из-за сильного угнетения растений, вместе с тем позволив проявить себя, образцам с комплексной устойчивостью.

Таблица 1

Погодные условия периода вегетации (2001 – 2002 гг.)

Показатель	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
2001 год							
Температура воздуха, °С	12,4	13,0	23,7	27,8	22,5	16,5	10,7
Средне многолетняя норма	9,6	16,5	20,8	24,1	22,2	16,2	9,2
Количество осадков, мм	1,8	48,0	10,5	53,3	40,9	13,8	8,9
Средне многолетняя норма	30,1	38,2	60,2	54,8	42,9	36,0	16,2
Влажность воздуха, %	64	73	57	48	43	44	58
Средне многолетняя норма	67	61	63	60	59	64	62
2002 год							
Температура воздуха, °С	11,7	14,7	18,7	27,2	23,2	16,8	9
Средне многолетняя норма	9,6	16,5	20,8	24,1	22,2	16,2	9,2
Количество осадков, мм	69,0	75,2	95,1	3,3	62,5	85,9	8,8
Средне многолетняя норма	30,1	38,2	60,2	54,8	42,9	36,0	37,5
Влажность воздуха, %	79	79	78	57	61	79	76
Средне многолетняя норма	67	61	63	60	59	64	62

В 2000 году посев семенами в грунт проводили на естественном фоне 11 апреля, на искусственном инфекционном фоне 12 апреля.

В 2001 году в гибридном питомнике посев семенами в грунт 25 апреля (первая повторность), высадка рассады 10-15 мая (вторая повторность), на участке искусственного инфекционного фона посадка 10-11 мая. Размещение вариантов рендомизированное. Форма делянок прямоугольная, площадь делянок в гибридном питомнике 8,4м² (20 учетных растений) в двух повторностях, на участке инфекционного фона 5,2м² (15 учетных растений) без повторностей. Размещение стандарта через каждые 10 образцов.

Агротехника – принятая в хозяйствах области, с ручным посевом и посадкой. Схема посева (посадки) 70x50 см. Размещение маточников (линий и гибридов F_1) на изоучастках на территории станции.

Хранение товарных кочанов гибридов F_1 и маточников линий при оценке их лежкоспособности проводилось в наземном овощехранилище с естественной вентиляцией (в нерегулируемых условиях).

Оценку всех испытываемых образцов проводили по продолжительности вегетационного периода, урожайности, дружности созревания, товарности урожая, устойчивости к растрескиванию, болезням в поле (*Fusarium oxysporum* и *Erwinia carotovora*) и при хранении (*Botrytis cinerea*), вредителям, лежкости при длительном хранении. Учет урожая проводили методом прямого взвешивания с каждой делянки. Урожай делили на фракции: стандарт, мелкие, треснувшие, недогон.

Оценивали морфологические признаки: диаметр, окраска розетки листьев, наличие и интенсивность воскового налета, диаметр кочана (вертикальный и латеральный), плотность кочана, высота наружной и длина внутренней кочерыги (замеры проводили при наступлении технической спелости, перед уборкой каждого образца).

При фенологических наблюдениях отмечали даты посева и высадки маточников, начальных и массовых всходов, посадки, наступления хозяйственной годности, массовое созревание, начало и конец цветения семенников.

Учеты и анализы изучаемых инцухт-линий и гибридов F_1 включали также оценку жаростойкости и солеустойчивости, анализ биохимических показателей: сухого вещества, редуцирующих сахаров, витамина С.

Наблюдения, учеты, описание проводили согласно Методике опытного дела в овощеводстве и бахчеводстве под ред. Белика В.Ф. (М., 1992) и Методическим указаниям по изучению и поддержанию мировой коллекции капусты (Л.: ВИР, 1988). Оценку устойчивости к фузариозному увяданию

сортов и гибридов проводили, руководствуясь Методикой создания инфекционных фонов при изучении устойчивости капусты к сосудистому бактериозу и фузариозу (М., 1977), к слизистому бактериозу согласно Методическим указаниям по оценке капусты на устойчивость к слизистому бактериозу (М., 1989), и Методическим указаниям по ускоренной оценке и отбору капусты на устойчивость к слизистому бактериозу (М., 1989). Оценка морфологических признаков, биохимических показателей и фенологические наблюдения проводили с использованием Широкого унифицированного классификатора СЭВ кочанной капусты (Оломоуц. 1980). Анализ гибридов F_1 и линий на содержание редуцирующих сахаров проводили по Методике биохимического анализа под ред. В.В. Полевого и Г.Б. Максимовой (Л., 1978), на содержание витамина С и клетчатки, руководствуясь Биохимическими методами анализа растений, под ред. М.Н. Запрометова (М., 1984).

Оценку устойчивости к растрескиванию кочанов проводили в период массовой (75%) технической спелости и при переставании (2 недели после наступления 100% технической спелости).

Поражаемость растений в полевых условиях фузариозом учитывали в течение всего вегетационного периода еженедельно. Оценка образцов на устойчивость к слизистому бактериозу проводили в конце вегетационного периода и перед закладкой на хранение.

Все образцы лежкой капусты заложены на хранение в нерегулируемых условиях в 2-кратной повторности по 5 кочанов, для проверки их лежкоспособности и сохраняемости.

Оценку образцов на лежкость начинали в период уборки, по плотности кочанов и количеству кроющихся листьев. Хранение проводится с конца октября до третьей декады марта включительно. Оценка лежкоспособности проводили через 3 и 5 месяцев после закладки на хранение.

Определяли пораженность образцов серой гнилью (*Botrytis cinerea*) по 5-балльной шкале: 1-5, естественную убыль массы кочана, отходы при зачистке и общие потери при хранении в %. Пораженность точечным некрозом оценивали в конце хранения по 5-балльной шкале (по И.К. Машкевичу, 1963).

Определяли средневзвешенный балл развития болезни для основных источников поражения (*Fusarium oxysporum* и *Erwinia carotovora*, *Botrytis cinerea* и точечный некроз) по формуле: $M = [\sum (a \times b)] : N$; где: $\sum (a \times b)$ – сумма произведения числа пораженных растений (или органов) на соответствующий балл поражения; N – общее число учетных растений в образце, шт.

Для генетического анализа и оценки корреляционных отношений балл развития болезни преобразовали в обратно пропорциональный балл устойчивости (5-1).

Статистическую обработку данных опытов проводили методом дисперсионного анализа по Б.А. Доспехову (М., 1985).

Анализ общей и специфической комбинационной способности родительских линий выполнен по Гриффингу (Griffing B., 1956) метод 1 модель 1. Оценка эффектов взаимодействия генов проведена с использованием методов дисперсионного и графического анализа диаллельных таблиц по Хейману (Hauman B.I., 1954).

Коэффициенты корреляции и регрессии между признаками самонесовместимых родительских линий, а также диаллельный анализ выполнены на ПЭВМ IBM PC/AT.

Глава 3. НАСЛЕДОВАНИЕ ОСНОВНЫХ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ И КОМБИНАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ САМОНЕСОВМЕСТИМЫХ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ

3.1. Продолжительность вегетационного периода F_1 гибридов, комбинационная способность и наследование признака у самонесовместимых линий

Скороспелость по данным Т.В. Лизгуновой (1984) является наиболее широко варьирующим признаком. Этот показатель является одним из основных хозяйственных признаков кочанной капусты и характер его наследования изучался подробно и многими исследователями (Студенцов О.В., 1971; F. Fabig F., 1963; Nieuwhof M., 1963; M.N. Dickson, A.F. Carruth, 1967; V. Swarup, B.R. Sharma, 1965). Ряд авторов отмечали гетерозис по скороспелости (Лизгунова Т.В., 1966; Pearson O.H., 1931) проявляющийся, как правило, при скрещивании форм отличающихся по продолжительности вегетационного периода, морфологии и географическому происхождению. Однако большая часть гибридов F_1 показывает промежуточный характер наследования признака, часто с уклоном к материнскому сорту. Отмечался также гетерозис по позднеспелости (F. Fabig, 1963; M. Nieuwhof, 1963). Ряд более поздних исследований указывает на проявление скороспелости у гибридов F_1 наряду с гетерозисом по урожайности, что очень ценно в практической селекции (А.В.Крючков, Алискер-Заде. Ш.Б.Кулиев, 1979; А.М.Артемяева, 1983, 1985; А.В.Крючков, Фам Хонг Кук, 1986). Установлено что у скороспелой капусты главным в генетическом контроле продолжительности вегетационного периода является неполное доминирование (Фам Хонг Кук, 1986; А.В. Крючков и др., 1997), а у среднепоздней – неполное доминирование и незначительные эпистатические эффекты (Ю.Д. Попков, 1991).

При наследовании продолжительности вегетационного периода у цветной капусты отмечался сверхдоминантный и эпистатический эффекты генов, с превалированием дубликатного, а не комплементарного эпистаза (G.Lal, S.Chatterjee, V.Swarup, 1979). Гетерозис по скороспелости при скрещивании ранее и позднеспелого сортов белокочанной капусты, по данным Чанга, обусловлен доминированием с некоторыми аддитивными эффектами (M.S.Chang, 1969). При изучении наследования продолжительности вегетационного периода у брокколи. в контроле признака, в зависимости от года исследований, присутствует сверхдоминирование и комплементарный эпистаз (Д.М.Харламов, 2000).

В 2000 году по признаку продолжительности вегетационного периода у изучаемых генотипов белокочанной капусты выявлены значительные отличия: у родительских линий размах варьирования от 144,5 дней у Б25, до 190,0 у Амф1, у гибридов F_1 от 142,5 у Б25х Бю1 до 186,5 у Амф1хДес4. У длиннодневных линий сортотипов Лангендейкер зимняя и Амагер в изменившихся условиях – при коротком дне, происходит сокращение вегетационного периода, что также отражается на гибридных комбинациях. У стандартов Подарок 2500, Amtrak F_1 и Бирючукская 138 вегетационный период составил соответственно 140,5, 159,5 и 168,7 дней, самые урожайные гибридные комбинации в среднем по реципрокным скрещиваниям - Бю1хХт5; Бю1хАмф1; Бю1хДес4, были скороспелее самого урожайного стандарта Бирючукская 138 соответственно на 19,7, 10,5, и 1,0 дней (табл.2).

Дисперсионный анализ изучаемых образцов говорит о существенных различиях по общей и генотипической изменчивости (табл.1 приложения).

В результате дисперсионного анализа комбинационной способности по Гриффингу (табл.3) выявлены существенные различия между линиями по общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способности, а также реципрокным эффектам (Рэ). Дисперсионный анализ диаллельной таблицы

по Хейману свидетельствует о существенных различиях между линиями по аддитивным и доминантным эффектам генов (существенность факторов а и в)(табл.4).

Таблица 2

Вегетационный период гибридов F_1 , эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий капусты, суток (2000г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	166,0	170,0	163,0	170,5	142,5	148,0	162,5	169,5	151,5	160,5
Бю12	157,5	171,0	162,0	176,5	145,5	156,5	171,0	172,5	158,0	165,0
Бю20	155,0	165,0	167,0	169,0	146,5	154,0	163,5	163,5	157,0	166,5
Би10	156,0	168,5	163,0	178,5	149,5	169,0	173,5	175,5	154,0	182,0
Б25	143,5	151,5	147,0	165,0	144,5	155,0	162,5	154,5	147,0	150,5
Хт5	150,0	155,5	149,0	171,0	148,0	158,0	169,5	160,0	159,0	163,0
Дрв1	165,5	168,0	173,0	178,5	157,0	169,0	176,0	176,0	172,0	181,5
Дес4	166,0	161,0	169,5	170,5	154,5	168,5	174,0	177,5	170,5	186,5
Мег2	158,5	155,0	161,0	169,5	156,0	166,0	173,0	174,5	152,0	163,5
Амф1	156,0	160,5	172,0	183,5	157,0	165,5	181,0	183,0	167,0	190,0
G	-4,89	-0,72	-2,12	6,31	-12,7	-4,17	7,36	6,46	-2,94	7,43
Мэ	-3,00	-0,95	1,95	6,30	-2,00	2,65	-1,00	0,80	-4,10	-0,65
F1-p	-7,89	-8,81	-5,92	-9,33	7,33	1,81	-5,39	-8,06	9,83	-20,86

Стандарт Брючекутская 138–168.7дней; Амтрак F_1 –159,5дней; Подарок 140,5 дней

$НСР_{05}(x)=6,46$; $НСР_{05}(ОКС)=1,87$; $НСР_{05}(Мэ)=2,86$.

Таблица 3

Дисперсионный анализ комбинационной способности самонесовместимых линий капусты по признаку "продолжительность вегетационного периода" (по Гриффингу, 1956), (2000г)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
ОКС	9	904,27	169,73	1,97
СКС	45	39,43	7,40	1,48
Рэ	45	21,70	4,07	1,48
Случайные факторы	99	5,33		

Эффекты доминантных генов в исследуемом материале разнонаправлены (несущественность показателя b_1), а гены, проявляющие доминирование распределены между линиями неравномерно (существенность b_2). Специфичные для комбинаций скрещивания аллельные (сверхдоминирование) и неаллельные (эпистаз) взаимодействия генов играют важную роль в контроле признака (существенность b_3). Различия между линиями по материнским и реципрокным эффектам также существенны (существенность c и d).

Таблица 4

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по признаку
"продолжительность вегетационного периода" (по Хейману, 1954) (2000г)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	1808.53	65.92	3.18
a1	9	371.27	60.26	3,18
b	45	78,85	8,70	1,60
b1	1	402,33	95.68	161.00
b2	9	86,53	15,31	3,18
b3	35	67,64	6,71	1,69
c	9	92,54	5,77	3,18
d	36	31,11	4,38	1,69
Общее	99	219.98	20.65	1,39

Результаты дисперсионного анализа позволяют охарактеризовать ОКС (G) и материнские эффекты (Mэ) линий (табл.2). Высокой ОКС по данному признаку обладают линии Би10, Дрв1, Дес4 и Амф1, минимальными эффектами ОКС обладают линии Б25, Хт5 и Бю1 – их следует использовать при селекции среднепоздних гибридов F_1 . Влияние плазмогенов линий в гибридных комбинациях существенно, что уменьшает селекционную ценность линий.

Эффекты СКС в комбинациях скрещиваний также варьировали в широких пределах от -8,08 до 7,07 дней (табл.5). Кроме того, отмечены существенные различия между линиями по вариансам СКС.

Различия между линиями по ОКС определяются доминантными и аддитивными эффектами генов с преобладанием последних, на что указывает соотношение $H_1/D=0,55$ (табл.6). различия по СКС – асимметричностью распределения доминантных генов между линиями и специфическими неаллельными взаимодействиями. представленными в основном комплементарным эпистазом, на что указывает анализ взаимосвязи дисперсий гибридов (V_g) и коварианс родитель-потомок (W_r). Коэффициент регрессии W_r/V_g существенно отличается от единицы ($b=0,76$) (линия регрессии справа от линии единичного наклона), что говорит о наличии в контроле признака комплементарного эпистаза.

Таблица 5

Эффекты и дисперсии СКС по признаку продолжительность вегетационного периода, суток (2000г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	5,57									
Бю12	2,22	2,54								
Бю20	-1,96	3,12	-1,98							
Би10	-3,21	-1,88	-2,23	-0,16						
Б25	-5,73	-2,91	-6,01	4,07	4,57					
Хт5	-2,26	-0,93	-0,78	-1,46	1,29	2,27				
Дрв1	2,39	-2,78	-1,63	-3,56	-3,06	-1,83	-2,61			
Дес4	-0,96	-3,63	0,27	-5,41	3,34	5,82	4,29	5,19		
Мег2	-8,08	-7,76	0,14	5,22	-4,78	-2,81	2,67	7,07	-3,03	
S	19,99	17,64	7,46	13,16	10,59	20,63	5,98	15,65	17,88	31,21

$$NSR_{05} = 0.90$$

Линия регрессии расположена выше точки начала координат, что говорит о преобладании в контроле признака неполного доминирования.

Средняя степень доминирования в каждом локусе также неполная $\sqrt{H_1/D}=0,74$. Уровень доминирования в разных локусах сильно варьирует -- компонента $\frac{1}{2} * F / \sqrt{D * (H_1 - H_2)}$ не равна единице.

Рисунок 1

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокочанной капусты по признаку "продолжительность вегетационного периода" (2000)

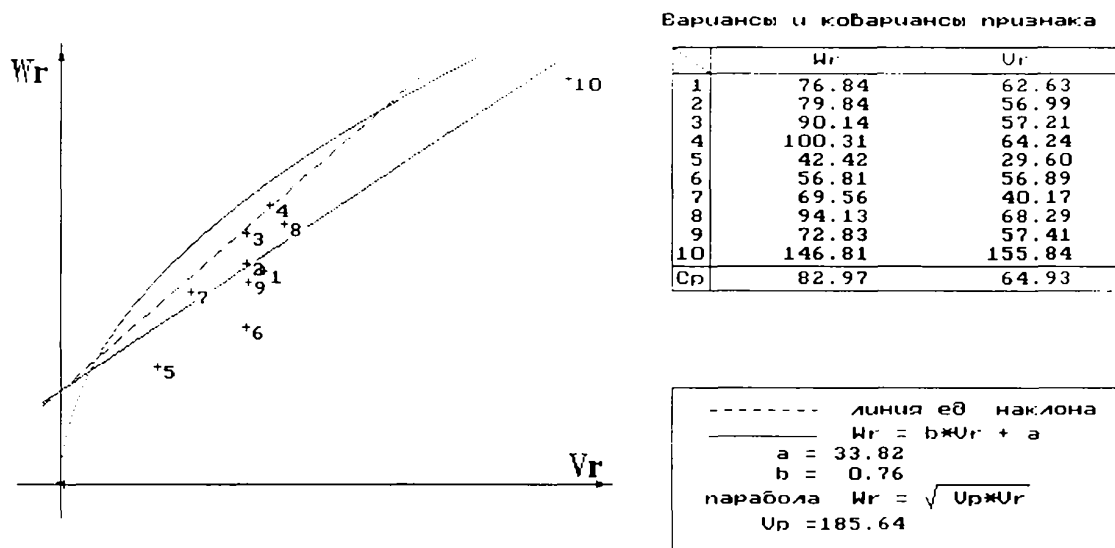


Таблица 6

Оценка генетических компонентов для признака "продолжительность вегетационного периода", (2000г)

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	5,33	H1/D	0,55
D	180,31	$\sqrt{(H1/D)}$	0,74
H1	98,54	$\frac{1}{2} * F / \sqrt{D * (H1 - H2)}$	0,21
H2	68,30	$1/4 H2 / H1$	0,17
F	30,87	h^2	87,49

Анализ парных коэффициентов корреляции свидетельствует о существенной связи между количеством рецессивных генов и продолжительностью вегетационного периода ($r=0,78 \pm 0,22$), т.е. чем больше доминантных генов, тем скороспелее образец. Связь между количеством рецессивных генов и ОКС менее существенна. Высокий коэффициент корреляции

между фенотипическим проявлением признака у линий (Хгг) и ОКС ($r=0,91\pm 0,15$) позволяет проводить подбор пар для скрещивания по проявлению признака.

Наличие неаллельных взаимодействий генов не позволяет с высокой точностью распределить линии по количеству доминантных и рецессивных генов. Можно сказать что доминантных генов больше у линий Б25 и Хт5, а рецессивных у линии Амф1; у линий Б25, Хт5 также, сильнее выражен комплементарный эпистаз.

Продолжительность вегетационного периода в 2001 году в среднем была немного меньше (табл.7). У линий она была в пределах от 133,0 дней у Б25 до 186,5, у Амф1, у гибридов F_1 от 137,0 дней до 181,0 дней. Вегетационный период у стандартов изменился в сторону сокращения незначительно (Экстра F_1 – 155,0 дней; Амтрак F_1 – 156,5 дней; Бирючукская 138 – 165,5 дней).

Таблица 7

Вегетационный период гибридов F_1 , эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий капусты, суток (2001г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	162,0	168,0	157,5	166,5	138,5	144,5	159,5	161,5	156,5	159,5
Бю12	154,5	170,0	159,5	168,5	139,5	151,5	164,5	167,0	161,5	163,5
Бю20	150,0	157,0	160,5	163,5	140,0	147,5	160,5	158,0	158,5	164,0
Би10	152,0	162,5	156,5	171,5	144,5	163,5	166,5	169,5	163,5	182,5
Б25	137,0	140,5	138,5	152,5	133,0	147,5	154,5	149,5	143,0	144,5
Хт5	143,0	150,5	146,5	162,5	142,5	158,0	164,5	156,5	156,0	165,5
Дрв1	162,5	161,5	164,0	170,0	151,5	164,0	172,0	172,5	163,5	175,5
Дес4	161,5	163,0	161,5	165,5	145,5	163,5	171,5	175,0	175,5	181,5
Мег2	153,0	159,5	157,0	163,5	144,5	155,0	166,5	170,0	151,5	162,5
Амф1	156,5	165,5	170,5	180,0	152,5	162,5	168,5	171,5	163,5	186,5
G	-4,03	0,57	-2,76	5,49	-15,7	-4,18	5,94	6,42	-0,53	8,82
Мэ	-4,20	-0,20	1,25	3,15	-0,85	1,20	-0,85	-1,30	1,00	0,80
F_1 -р	-7,44	-11,22	-4,36	-7,42	11,81	-3,17	-7,47	-10,28	8,11	-20,39

Стандарт Бирючукская 138–165,5дней; Амтрак F_1 –156,5дней; Подарок 132,5 дней

$HCP_{05}(x)=4,78$; $HCP_{05}(ОКС)=0,68$; $HCP_{05}(Мэ)=1,60$.

Лучшие по урожайности гибриды F_1 как и в предыдущем году, были скороспелее ст. Бирючукская 138 (табл.7) и на уровне стандарта Экстра F_1 .

Дисперсионный анализ общей и генотипической изменчивости, а также комбинационной способности линий выявил существенные отличия между образцами по этим параметрам (табл.2 приложения, табл.8).

Таблица 8

Дисперсионный анализ комбинационной способности самонесовместимых родительских линий по признаку "продолжительность вегетационного периода" (по Гриффингу, 1956), (2001г)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
ОКС	9	1051.34	361.16	1.97
СКС	45	32,74	11.25	1,48
Рэ	45	12,75	4,38	1,48
Случайные факторы	9	2,91		

Результаты дисперсионного анализа диаллельной таблицы существенно не отличаются от данных предыдущего года. (табл.9).

Таблица 9

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по признаку "продолжительность вегетационного периода" (по Хейману, 1954), (2001г)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	2102.68	577.84	3,18
a1	9	434,00	54,86	3,18
b	45	65,48	8,34	1,60
b1	1	483.60	65.82	161.00
b2	9	70,92	11,46	3,18
b3	35	52,14	6,29	1,69
c	9	39,31	7,83	3,18
d	36	22,04	5,47	1,69
Общее	99	232,51	39,94	1,39

Различия между линиями по аддитивным и доминантным эффектам существенны (существенность a и b). Эффекты доминантных генов, как и в 2000 году разнонаправлены (незначимость b_1), гены, проявляющие доминирование распределены между линиями неравномерно (существенность b_2). Эффекты неаллельного взаимодействия генов также имеют значение (существенность b_3). Как и в 2000 году различия между линиями по реципрокным и материнским эффектам существенны (значимость показателей d и c).

Эффекты ОКС и материнские эффекты по сравнению с предыдущим годом претерпели изменения. При этом влияние плазмогенов увеличилось только у линии Амф1, а у остальных уменьшилось. Общий характер величин эффектов ОКС остался прежним – ценными при селекции среднепоздних гибридов являются линии Б25, Хт5 и Бю1 при использовании Б25 и Бю1 в качестве материнской линии, а Хт5 в качестве отцовского компонента скрещивания.

Различия по эффектам и вариациям СКС также существенны (табл.10). Минимальное значение эффекта СКС отмечено в комбинации Хт5хБю1, а максимальное в Би10хАмф1.

Данные таблиц 8 и 9 свидетельствуют о том что, различия между линиями по эффектам ОКС определяются преимущественно аддитивными эффектами генов, на что указывает также величина генетического компонента $H_1/D=0,40$ (табл.11), в то время как различия по СКС обусловлены асимметричностью распределения доминантных генов, и специфичными действиями генов.

Результаты оценки генетических компонентов (табл.11) и графический анализ данных (рис.2) свидетельствуют об увеличении доли аддитивных эффектов генов и уменьшении комплементарного эпистаза по сравнению с 2000-м годом.

Уменьшение эффектов неаллельных взаимодействий генов ($b=0,87$) позволяет достовернее распределить линии по наличию доминантных генов (в порядке убывания): Б25; Дрв1; Хт5; Бю1; Мер2; Бю20; Бю12; Дес4; Би10; Амф1, хотя характер расположения линий на графике не изменился.

Таблица 10

Эффекты и вариации СКС по признаку "продолжительность вегетационного периода", суток (2001г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мер2	Амф1
Бю1										
Бю12	5,38									
Бю20	1,21	1,11								
Би10	-1,54	0,11	-2,07							
Б25	-1,84	-4,19	-1,62	-0,62						
Хт5	-7,37	-4,72	-5,39	2,36	5,56					
Дрв1	-0,24	-2,84	-0,27	-2,52	3,43	3,16				
Дес4	-0,22	-1,32	-3,24	-3,74	-2,54	-1,57	0,31			
Мер2	-0,02	1,13	1,71	-0,79	0,66	0,88	0,26	7,53		
Амф1	-6,12	-4,22	1,86	7,61	-3,94	0,03	-2,09	1,93	-4,62	
S	16,00	12,36	6,95	11,43	11,13	19,40	5,10	11,97	10,52	20,18
NSR(sp) = 0,84										

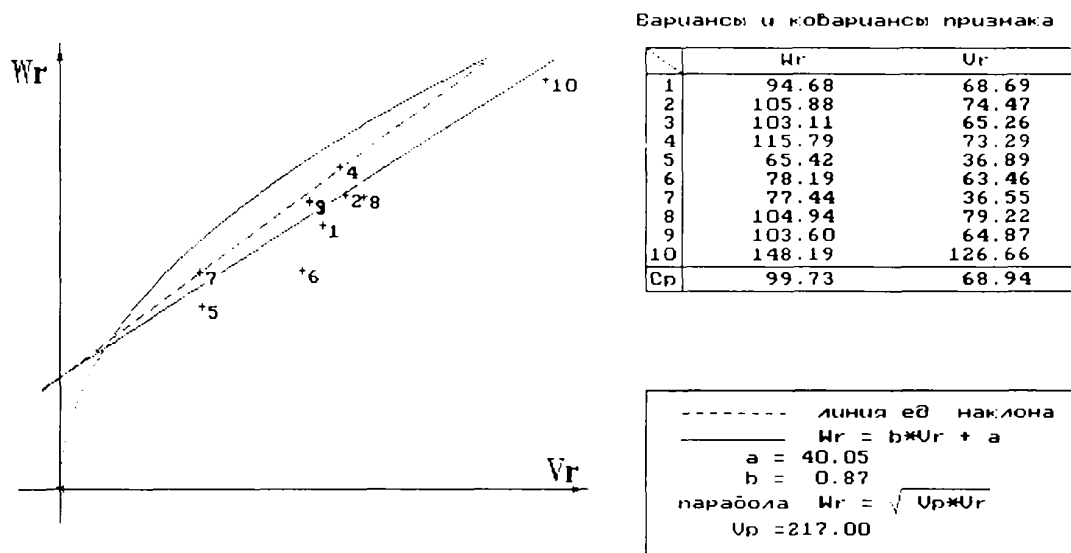
Средняя степень доминирования в каждом локусе $\sqrt{H_1/D}$ и уровень доминирования в разных локусах $\frac{1}{2} * F / \sqrt{D * (H_1 - H_2)}$ не изменились.

Таблица 11

Оценка генетических компонентов для признака "продолжительность вегетационного периода", (2001г)

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	2,91	H1/D	0,40
D	214,09	$\sqrt{H1/D}$	0,63
H1	85,70	$\frac{1}{2} * F / \sqrt{D * (H1 - H2)}$	0,20
H2	59,72	$1/4 H2/H1$	0,17
F	30,44	h2	106,42

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокочанной капусты по признаку "продолжительность вегетационного периода" (2001)



Значение парных коэффициентов корреляции по сравнению с 2000 годом почти не изменилось (в пределах ошибки опыта).

3.2. Средняя масса кочана F_1 гибридов, комбинационная способность и наследование признака у самонесовместимых родительских линий

Размер урожая у белокочанной капусты напрямую зависит от массы кочана, поэтому особенностям проявления гетерозиса по данному признаку, а также характеру наследования и комбинационной способности самонесовместимых линий уделено большое внимание (М.Л. Odland, С.И. Noll, 1950; О.Н. Pearson, 1934, V. Svarup, В.Р. Sharma, 1965, Е.М. Попова, 1963; Б.В. Квасников, 1968; И.Е. Китаева, 1968; Т.В. Лизгунова, 1966; С.И. Малахова, 1977; Т.И. Джохадзе, 1974; З.Г. Аверченкова, 1974, 1976). Было установлено, что средняя масса кочана – высоконаследуемый признак, с частым

проявлением гетерозиса и явления матроклинии, а в наследовании признака преобладают эффекты сверхдоминирования и эпистаза. Более поздние исследования подтвердили большую роль в контроле признака явления сверхдоминирования (Т.А. More, D.N. Wallace, 1986). Возможен также несколько иной характер взаимодействия генов при контроле средней массы кочана – у скороспелой кочанной капусты признак определяется полигенной системой с преобладанием неполного доминирования, сверхдоминирования и комплементарного эпистаза (А.В. Крючков, Фам Хонг Кук, 1986), у среднеспелой кочанной капусты главными в контроле признака являются эффекты сверхдоминирования и комплементарного эпистаза (А.В. Крючков, 1980; А.В. Крючков, Г.Ф. Монахос, Нгуен Тхи Нгок Хуэ, 1989), у среднепоздней капусты преобладают полное доминирование и комплементарный эпистаз (Ю.Д. Попков, 1991), у позднеспелой - неполное доминирование и комплементарный эпистаз (Г.Ф. Монахос, Д.В. Пацурия, В.Г. Судденко, 1999). Исследований по характеру наследования данного признака и комбинационной способности самонесовместимых линий, при селекции лежких, жаростойких гибридов F_1 белокочанной капусты нами не обнаружено.

В результате исследования выявлены значительные отличия между изучаемыми генотипами по признаку "средняя масса кочана" (табл.12). В 2000 году у родительских линий она варьировала от 0,65 кг у линий Би10 и Дес4 до 1,58 кг у линий Хт5. У гибридов F_1 средняя масса кочана была в среднем в 2 раза выше, чем у родительских линий, что объясняется гетерозисным эффектом. У гибридов F_1 средняя масса кочана варьировала от 0,89 кг у Би10х Амф1 до 3,37 кг в комбинации Хт5хБю1. у стандарта Бирючукская 138 – 3,4 кг. В сравнении с лежкими стандартами, гибридами Экстра F_1 (1,9кг) и Amtrak F_1 (1,7кг) имели более высокие показатели 59 гибридных комбинаций, в сравнении со стандартом Харьковская зимняя (2.3кг) 24 гибрида F_1 .

Данный анализ указывает на высокий генетический потенциал изученной коллекции самонесовместимых линий для повышения урожайности белокочанной капусты.

Дисперсионный анализ изученной коллекции гибридов F_1 и родительских линий показал на существенные генотипические отличия (табл.3 приложения).

Таблица 12

Средняя масса кочана гибридов F_1 , эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых родительских линий, кг (2000г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	1,32	2,70	1,97	1,92	1,65	3,37	1,64	2,78	2,71	3,03
Бю12	2,41	1,22	2,79	16,4	1,68	2,53	1,57	2,15	1,84	2,09
Бю20	2,12	2,16	1,52	2,20	2,20	2,87	2,60	1,85	1,94	2,59
Би10	1,70	2,33	2,60	0,65	2,15	1,64	1,86	2,08	2,14	2,10
Б25	2,19	2,49	1,90	0,91	0,68	2,20	2,22	1,61	1,91	2,17
Хт5	3,08	2,51	3,01	1,02	2,24	1,58	1,53	2,01	2,72	1,72
Дрв1	2,28	1,21	2,44	1,24	1,89	1,61	1,23	1,26	1,93	1,29
Дес4	2,99	1,26	2,13	1,08	1,43	2,03	1,28	0,65	1,45	1,23
Мег2	2,68	1,75	2,69	1,73	2,28	2,21	1,73	1,65	0,90	2,13
Амф1	3,34	2,29	3,24	0,89	2,27	1,66	2,25	1,50	2,25	1,00
G	0,40	0,03	0,35	-0,34	-0,13	0,19	-0,25	-0,31	0,01	0,04
Мэ	0,10	0,00	0,22	-0,60	0,02	0,03	0,15	0,20	0,00	-0,13
F1-p	1,15	0,86	0,88	1,09	1,29	0,64	0,54	1,12	1,19	1,11

Стандарт Бирючекутская 138–3,38 кг.; Амтрак F_1 -1,71 кг.; Подарок-2,04 кг.

$HSP_{05}(x)=0,68$; $HSP_{05}(OKC)=0,14$; $HSP_{05}(M\gamma)=0,34$.

Дисперсионный анализ комбинационной способности родительских линий свидетельствует о значимых различиях по общей и специфической комбинационной способности, а также по реципрокным эффектам (табл.13)

Эффекты ОКС в 2000 году варьировали в широких пределах (табл.12). от – 0,34 кг у Би10 до 0,40 кг у Бю1. По ОКС родительские линии можно разделить на четыре группы: линии Бю1, Бю20 с высокими положительными эффектами ОКС – наиболее ценны в селекции на урожайность; линия Хт5 со средним по значению эффектом ОКС: линии Бю12. Мег2, Амф1 с низкими положительными эффектами ОКС – менее ценны; линии Би10, Б25, Дрв1 и Дес4 с отрицательными эффектами ОКС – использование этих линий в селекции на урожайность неперспективно.

Таблица 13

Дисперсионный анализ комбинационной способности родительских инцухт– линий по признаку "средняя масса кочана" (по Гриффингу,1956),
(2000г)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
ОКС	9	1,35	22,89	1,97
СКС	45	0,44	7,43	1,48
Рэ	45	0,13	2,18	1,48
Случайные факторы	99	0,06		

Родительские линии существенно различались по материнским эффектам. Наибольшее влияние на наследование средней массы кочана плазмогенов наблюдалось у линий Бю20, Би10, Дрв1 и Дес4. Причем линии Бю20, Дрв1 и Дес4 следует использовать в качестве материнского компонента скрещивания.

Анализ эффектов специфической комбинационной способности показал, что они варьировали в широких пределах, от – 0,67 в комбинации Бю1хБю20 до 0,83 в комбинации Бю1хДес4 (табл.14). Вариансы СКС линий также существенно отличались друг от друга.

Высокие варианты СКС у линий Бю1, Бю20, Хт5, Амф1 и Дес4, что указывает на то что, при использовании этих линий возможно получение комбинаций с показателями, намного превышающими среднюю массу ожидаемую на основе ОКС. Кроме того следует отметить что у линий Хт5, Би1, Бю20 высокие варианты СКС удачно сочетаются с высокой ОКС, что делает их наиболее ценными в селекции на высокую урожайность.

Таблица 14

Анализ эффектов специфической комбинационной способности
самонесовместимых линий по признаку "средняя масса кочана" (2000г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1										
Бю12	0,17									
Бю20	-0,67	0,13								
Би10	-0,21	0,33	0,42							
Б25	-0,31	0,22	-0,14	0,03						
Хт5	0,67	0,34	0,43	-0,49	0,19					
Дрв1	-0,15	-0,35	0,45	0,17	0,46	-0,34				
Дес4	0,83	0,03	-0,01	0,26	-0,01	0,18	-0,14			
Мег2	0,32	-0,21	-0,02	0,30	0,24	0,29	0,10	-0,12		
Амф1	0,79	0,16	0,56	-0,17	0,35	-0,51	0,02	0,33	0,18	
S	0,31	0,06	0,17	0,10	0,07	0,19	0,09	0,12	0,05	0,19

$$NSR(sp) = 0,09$$

У лучших гибридов высокая средняя масса кочана обусловлена удачным сочетанием высокой СКС обеих или одной из родительских линий с высокой СКС. Например, Бю20хАмф1: $x_{ij}=3,24$; $g_i=0,35$; $g_j=0,04$; $s_{ij}=0,56$;

$$Хт5хБю1: x_{ij}=3,37; g_i=0,19; g_j=0,40; s_{ij}=0,67;$$

$$Амф1хБю1: x_{ij}=3,03; g_i=0,04; g_j=0,40; s_{ij}=0,79;$$

Дисперсионный анализ генетических факторов по Хейману (табл.15) показал, что линии существенно отличаются по аддитивным и доминантным эффектам генов (существенность a и b). Доминантные эффекты генов однонаправлены (существенность b_1). Гены, проявляющие доминирование распределены между линиями неравномерно (существенность b_2). Наблюдается специфическое аллельное и неаллельное взаимодействие генов (существенность b_3). Различия между линиями по реципрокным эффектам существенны, а по материнским – несущественны.

Таблица 15

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по генетическим факторам по признаку "средняя масса кочана" (по Хейману, 1954) (2000г)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера, теор.
a	9	2.70	16.53	3,18
a1	9	0,25	242,56	3,18
b	45	0,88	10,09	1,60
b1	1	17.52	296.09	161.00
b2	9	0.28	6.09	3.18
b3	35	0,56	5.66	1.69
c	9	0.56	2.43	3,18
d	36	0.18	1.54	1,69
Общее	99	0.76	6.45	1.39

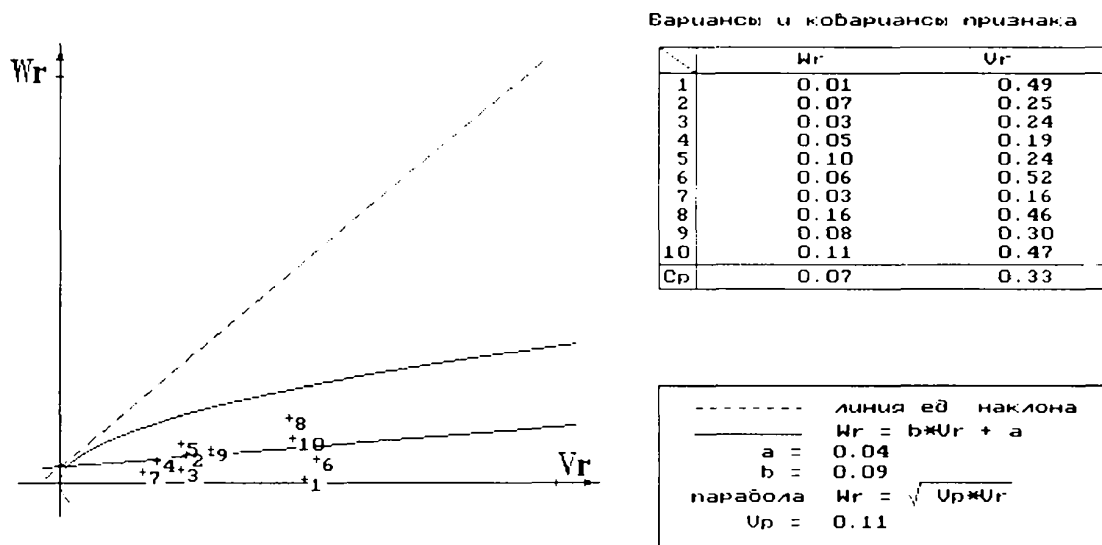
Из таблиц 14, 15 видно, что различия между линиями по ОКС обусловлены аддитивными и доминантными эффектами генов с преобладанием аддитивных (т.е. неполного доминирования), что подтверждается положением линии регрессии относительно начала координат (рис.3). Различия по специфической комбинационной способности обусловлены неравномерным распределением доминантных генов, а также значительными специфичными для комбинаций скрещивания неаллельными взаимодействиями доминантных генов, представленных в виде комплементарного эпистаза, на что указывает графический анализ данных –

коэффициент регрессии между ковариансами родитель-потомок (W_r) и вариансами гибридов (V_r) значительно отличается от единицы ($b=0,09$).

Значительная роль в контроле признака эффектов неаллельного взаимодействия генов не позволяет нам интерпретировать полученные данные в рамках простой аддитивно-доминантной модели генетического контроля признака. Это значит, что оценка генетических компонентов и распределение линий по количеству у них доминантных и рецессивных генов сильно затруднены. Можно отметить, что комплементарный эпистаз наиболее выражен у линий Бю20, Бю1 и Дрв1, а наибольшее количество рецессивных генов сосредоточено у линии Амф1.

Рисунок 3

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) самонесовместимых линий белокочанной капусты по средней массе кочана. (2000г)



Анализ парных коэффициентов корреляции показывает на высокую положительную связь ОКС линий с фенотипическим проявлением признака ($r=0,78 \pm 0,22$), что позволяет проводить подбор пар для скрещивания по средней массе кочана линий. Не выявлено существенной взаимосвязи между эффектами ОКС и количеством доминантных генов у линий, а также между

количеством рецессивных генов и фенотипическим проявлением признака, что объясняется очень сильным неаллельным взаимодействием генов.

Варьирование признака у линий и гибридов в годы исследований было незначительным. В 2001 году минимальное значение у линий отмечено у Би10 (0,41 кг), максимальное у Хт5 (1,60 кг). средняя масса кочана в гибридных комбинациях колебалась от 0,89 кг у Би10хДрв1 до 3,42 кг у Хт5хБю1 (табл.16). На уровне стандарта Бирючукская 138 (3 кг и более). отмечено 6 гибридных комбинаций. Масса кочана стандартов ЭкстраF₁ и AmtrakF₁ составила в 2001 году соответственно 1,94 и 1,66 кг.

Таблица 16

Средняя масса кочана гибридов F₁, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых родительских линий, кг (2001 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	0,93	2,29	2,20	2,06	1,65	3,42	1,61	2,77	3,02	3,01
Бю12	2,60	0,98	2,42	1,66	1,61	2,15	1,51	2,33	2,37	1,86
Бю20	1,94	2,29	1,55	2,14	2,14	2,68	2,47	1,74	1,69	2,78
Би10	2,33	3,01	3,01	0,41	1,78	1,75	1,00	2,19	1,70	2,31
Б25	2,36	2,15	2,22	0,93	1,34	2,94	2,18	1,60	1,42	2,35
Хт5	3,28	1,50	2,75	1,53	1,98	1,60	1,57	1,49	2,30	2,82
Дрв1	2,36	0,89	2,32	1,59	1,49	1,55	0,91	1,36	2,13	2,29
Дес4	2,73	0,94	2,75	1,14	1,37	2,10	1,30	0,43	2,02	2,51
Мег2	2,77	2,49	2,88	1,75	2,28	2,23	1,69	1,60	0,98	1,67
Амф1	3,38	2,87	3,00	1,19	2,26	2,03	1,73	2,65	2,57	1,02
G	0,37	-0,06	0,32	-0,31	-0,14	0,15	-0,37	-0,24	0,02	0,26
Мэ	0,17	-0,01	0,37	-0,51	-0,16	0,16	-0,09	0,09	-0,01	-0,01
F1-p	1,61	1,06	0,86	1,43	0,59	0,63	0,81	1,49	1,16	1,39

Стандарт Бирючукская 138–3,18 кг.; AmtrakF₁-1,66 кг.; Подарок-1,97 кг.

$HCP_{05}(x)=0,57$; $HCP_{05}(OKC)=0,13$; $HCP_{05}(Mэ)=0,24$

Результаты дисперсионного анализа изученных генотипов показали существенные различия по общей и генотипической изменчивости (табл.4 приложения). Различия между линиями по эффектам ОКС, СКС и

реципрокным эффектам в 2001 году также существенны (табл.5 приложения).

Уровень ОКС значительно изменился только у нескольких линий: у Бю12 и Дрв1 он уменьшился, у линии Амф1 из средних (в 2000 году), эффекты ОКС стали высокими (табл.16). Наиболее ценными в селекции на высокую урожайность являются линии Бю1, Бю20 и Хт5, которые в оба года обладают стабильно высокой ОКС. Уровень влияния на проявление признака плазмогенов возрос у линий Бю1, Бю20, Б25, Хт5 и уменьшился у линий Дес4 и Амф1. Высокий гетерозисный эффект линий (F_1 -р) не всегда сочетается с высокой ОКС, что объясняется проявлением специфической комбинационной способности.

Эффекты СКС варьировали в 2001 году в широких пределах (табл. 17). У линий с низкой ОКС и значительным гетерозисным эффектом отмечены высокие и средние варианты СКС. Максимальное проявление эффекта гетерозиса отмечено в гибридных комбинациях при сочетании высокой ОКС одного или обоих родителей с высокой СКС.

Таблица 17

Эффекты и варианты СКС по средней массе кочана, кг (2001г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1										
Бю12	0,13									
Бю20	-0,63	0,09								
Би10	0,12	0,71	0,56							
Б25	-0,24	0,07	-0,01	-0,20						
Хт5	0,81	-0,28	0,24	-0,21	0,44					
Дрв1	-0,03	-0,38	0,43	-0,04	0,33	-0,24				
Дес4	0,61	-0,07	0,16	0,21	-0,15	-0,13	-0,08			
Мег2	0,50	0,47	-0,06	0,01	-0,04	0,08	0,25	0,02		
Амф1	0,56	0,16	0,31	-0,20	0,18	0,01	0,11	0,55	-0,16	
S	0,26	0,12	0,14	0,12	0,06	0,14	0,07	0,10	0,07	0,11

$$NSR(sp) = 0,09$$

Результаты дисперсионного анализа диаллельной таблицы (табл. 18), показали, что в отличие от 2000 года эффекты доминантных генов разнонаправлены (несущественность b_1), а различия между линиями по средним материнским и реципроктным эффектам существенны (значимость c и d).

Таблица 18

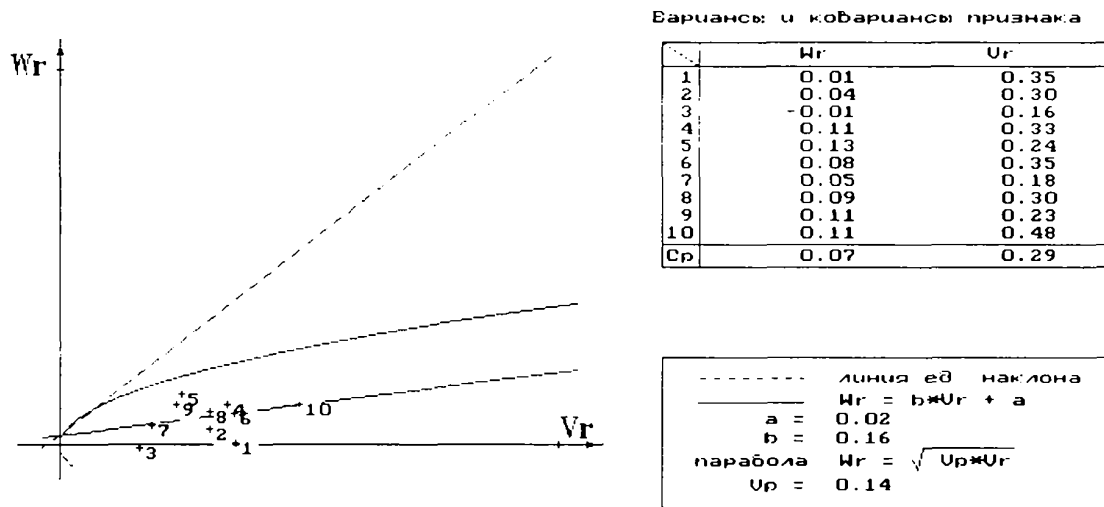
Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по генетическим факторам по признаку "средняя масса кочана" (по Хейману, 1954) (2001г)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	2,86	21,07	3,18
a1	9	0,32	3,13	3,18
b	45	0,94	9,58	1,60
b1	1	21,90	27,19	161,00
b2	9	0,51	5,99	3,18
b3	35	0,45	5,58	1,69
c	9	0,55	5,02	3,18
d	36	0,39	8,61	1,69
Общее	99	0,88	10,55	1,39

Анализ взаимосвязи коварианс родитель-потомок (W_r) и вариантс потомков (V_r) существенно не отличался от 2000 года (рис. 4). Влияние эффектов неаллельного взаимодействия на проявление признака также велико ($b=0,16$).

В оба года исследований наиболее сильное проявление комплементарного эпистаза наблюдается у линий Бю1 и Бю20.

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокачанной капусты по средней массе кочана (2001г)



Анализ парных коэффициентов корреляции имеет отличия от результатов предыдущего года. Взаимосвязь между ОКС линий и генотипическим проявлением признака уменьшилось ($r=0,57 \pm 0,29$), что не позволяет результативно проводить подбор пар для скрещивания по фенотипу. Зависимость между количеством доминантных генов и генотипическим проявлением признака существенно возросла ($r=0,68 \pm 0,26$).

3.3. Длина наружной кочерыги F_1 гибридов, комбинационная способность и наследование признака у самонесовместимых родительских линий

Размер наружной кочерыги растения белокачанной капусты имеет большое значение при организации системы агротехнических мероприятий, устойчивости к ряду патогенов (Г.Ф. Монахос, Ф.С. Джалилов, В.Г. Судденко, 1996), устойчивости к полеганию. Образцы, имевшие наиболее высокие показатели по урожайности отличались средней высотой наружной

кочерги и ближе к короткой (20-10 см). По данным ряда авторов величина признака в большинстве случаев определяется сверхдоминантным или эпистатическим характером наследования, с преобладанием дубликатного эпистаза (V. Swarup, M.S. Gill, D. Singh. 1963; V. Swarup, B.R. Sharma, 1965).

Высота наружной кочерыги – признак, в котором важен не высокий гетерозисный эффект, а более ожидаемое и более планируемое проявление признака, которое встречается чаще при преобладании аддитивных эффектов генов.

В 2000 году изменчивость признака по генотипам была средней (табл.19). Высота наружной кочерыги лучших по продуктивности гибридных комбинаций была ближе к стандартам Бирючукская 138 (17,2см) и Харьковская зимняя (16,0см). Отмечена тенденция удлинения кочерыги у линий и стандартов с понижением жаростойкости образца. Исключение составляет линия Би10 (12,9см).

Результаты дисперсионного анализа изученных генотипов показали существенные различия между изучаемыми генотипами по общей и генотипической изменчивости (табл.6 приложения). Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по Хейману выявил существенные различия между линиями по ОКС, СКС и Рэ (табл.20).

По эффектам ОКС родительские линии можно разделить на четыре группы: линии с высоким значением ОКС Мер2, Хт5 (5,88см), линия Амф1 (3,56см) со средним эффектом; линии с низкими положительными эффектами ОКС Дрв1 (1,36см) и Дес4 (1,40см); линии с низкими отрицательными значениями ОКС Бю12 (-0,86см) и Хт5 (-1,55см); линии с высокими и средними отрицательными эффектами ОКС Бю1 (-3,09см), Бю20 (-2,29см), Би10 (-2,02см), Б25(-2,39см). Существенное влияние генов цитоплазмы отмечено у линий Бю12, Би10, Б25 и Амф1.

Высота наружной кочерги F₁ гибридов, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых родительских линий, см (2000г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	8,00	24,40	12,00	12,00	10,82	8,80	11,20	12,45	13,90	13,80
Бю12	11,00	12,15	10,20	8,60	13,90	13,40	15,40	14,10	16,35	15,30
Бю20	10,10	14,00	14,45	14,20	8,60	13,20	14,70	17,60	17,20	16,40
Би10	10,60	15,80	16,95	12,90	10,45	13,60	15,80	14,30	21,30	21,40
Б25	12,60	14,00	10,95	10,80	11,60	12,05	13,90	14,00	22,50	18,70
Хт5	10,00	15,00	10,50	11,60	8,80	14,30	15,20	16,20	21,60	18,70
Дрв1	12,50	18,40	9,20	10,75	11,00	14,70	24,30	15,40	21,90	28,85
Дес4	20,00	19,30	15,70	10,40	12,40	16,90	19,65	18,70	24,25	20,65
Мег2	18,60	24,00	18,00	18,30	23,35	22,80	23,00	24,75	23,65	25,80
Амф1	14,20	12,05	12,45	13,70	16,90	14,15	23,70	19,20	29,40	26,30
G	-3,09	-0,86	-2,29	-2,02	-2,39	-1,55	1,36	1,40	5,88	3,56
Мэ	0,02	3,87	-1,01	-2,99	-1,33	0,20	0,98	-1,12	-1,02	2,38
F1-p	5,28	3,14	-1,01	1,02	2,05	-0,01	-7,90	-1,63	-2,15	-7,67

Стандарт Бирючукская 17,2 см.; АмtrakF₁-22,7 см.; Подарок 29,4 см.

НСР₀₅(x)=3,15; НСР₀₅(ОКС)=0,71; НСР₀₅(Мэ)=1,20.

Таблица 20

Дисперсионный анализ комбинационной способности родительских линий по признаку "высота наружной кочерги" (по Гриффингу, 1956) (2000г)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
ОКС	9	175,00	138,22	1,97
СКС	45	11,23	8,87	1,48
Рэ	45	8,20	6,47	1,48
Случайные факторы	99	1,27		

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы (табл.21) выявил существенные различия между линиями по аддитивным и доминантным эффектам генов (существенность a и b). Доминантные эффекты генов преимущественно разнонаправлены, гены, проявляющие доминирование распределены между линиями неравномерно (несущественность b_1 и существенность b_2). Важную роль в контроле признака играют специфические для комбинаций скрещивания аллельные и неаллельные взаимодействия генов (существенность b_3). Различия между линиями по материнским и реципрокным эффектам существенны.

Таблица 21

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по генетическим факторам по высоте наружной кочерыги (по Хейману, 1954) (2000)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
a	9	350,00	87,06	3,18
a_1	9	77,74	238,44	3,18
b	45	22,46	7,81	1,60
b_1	1	14,20	43,90	161,00
b_2	9	20,61	16,46	3,18
b_3	35	23,17	6,88	1,69
c	9	39,63	14,05	3,18
d	36	10,59	6,38	1,69
Общее	99	49,48	19,54	1,39

Различия между линиями по ОКС обусловлены аддитивными и доминантными эффектами генов, с преобладанием аддитивных, что подтверждается величиной генетических компонентов D и H_1 (табл.23). Различия по СКС обусловлены эпистазом и асимметрией в распределении доминантных генов.

Величины эффектов СКС варьировали в пределах от $-4,86$ до $5,81$ (табл.22). Различия между линиями по вариансам СКС существенны, что можно объяснить асимметричностью распределения доминантных генов между линиями и разнонаправленностью действия эффектов доминантных

генов. Отмечены высокие значения варiances СКС у линий с низкими эффектами ОКС.

Таблица 23

Эффекты и варiances СКС по высоте наружной кочерыги, см (2000)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1										
Бю12	5,81									
Бю20	0,59	-0,58								
Би10	0,57	-0,76	4,05							
Б25	1,35	1,36	-1,38	-0,80						
Хт5	-1,80	0,77	-0,15	0,33	-1,48					
Дрв1	-2,26	0,57	-2,95	-1,90	-2,35	-0,70				
Дес4	2,08	0,33	1,71	-2,86	-1,64	0,86	-1,06			
Мег2	-2,38	-0,68	-1,82	0,10	3,60	2,03	-0,62	1,39		
Амф1	-2,31	-4,86	-2,68	0,17	0,79	-1,43	5,52	-0,87	2,32	
S	7,49	7,71	5,14	3,74	3,78	1,69	6,97	2,85	4,28	9,43

$$NSR(sp) = 0,51$$

Эффекты неаллельного взаимодействия генов незначительны. На это указывает анализ взаимодействия коварианс (W_r) и варiances (V_r) признака (рис.5). коэффициент регрессии существенно не отличается от единицы ($b=1,03$), что позволяет более точно оценить генетические компоненты и распределить линии по количеству у них доминантных и рецессивных генов.

По количеству доминантных генов в порядке убывания линии располагаются следующим образом: Бю12; Бю20; Бю1; Би10; Дес4; Мег2; Хт5; Б25; Дрв1; Амф1.

Средняя степень доминирования в экспериментальном материале и в каждом локусе преимущественно неполная, ($H_1/D=0,72$ и $\sqrt{(H_1/D)}=0,85$)

уровень доминирования в разных локусах значительно варьирует $\frac{1}{2} * F / \sqrt{D * (H_1 - H_2)} = 0,31$ (табл. 23).

Рисунок 5

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокочанной капусты по высоте наружной кочерыги (2000)

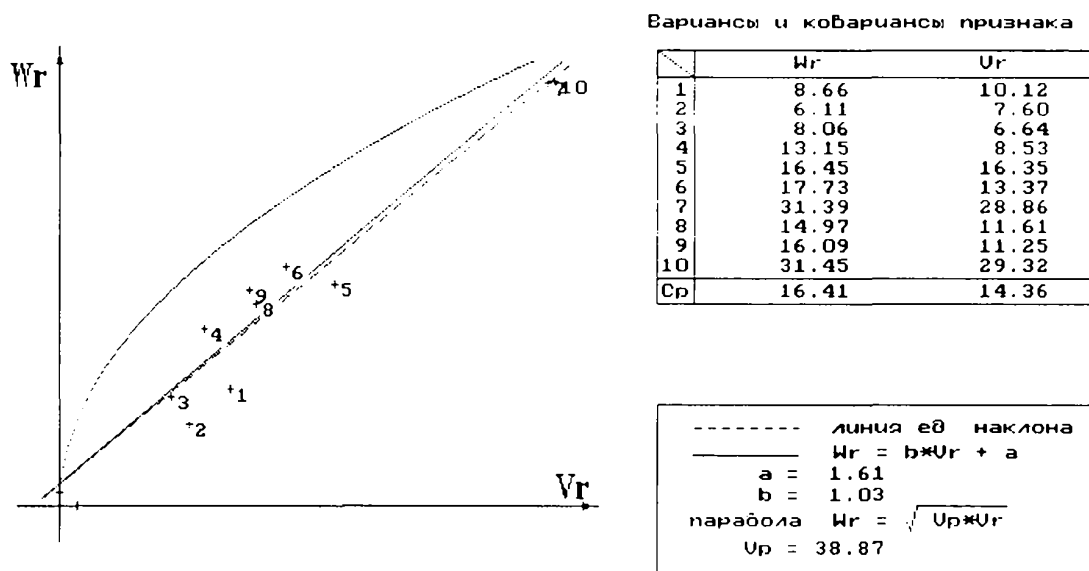


Таблица 23

Оценка генетических компонентов по признаку "высота наружной кочерыги" (2000г)

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	1,27	H1/D	0.72
D	37,61	$\sqrt{(H1/D)}$	0.85
H1	27,16	$\frac{1}{2} * F / \sqrt{D * (H1 - H2)}$	0,31
H2	19,95	$1/4 H2 / H1$	0,18
F	10,09	h^2	2,70

Анализ парных коэффициентов корреляции выявил существенную связь между ОКС и фенотипическим проявлением признака ($r=0,89 \pm 0,16$), а также между фенотипическим проявлением признака у генотипов и

количеством рецессивных генов ($r=0,76\pm 0,23$). Чем больше рецессивных генов сосредоточено в генотипе, тем длиннее кочерыга.

По сравнению с 2000 годом, в 2001 отмечена общая тенденция увеличения высоты наружной кочерыги (табл. 24), что является реакцией растений на изменение условий выращивания. Норма реакции сильно зависит от генотипа, и ее величина у линий разного эколого-географического происхождения в годы исследований была различной.

Таблица 24

Высота наружной кочерыги F_1 гибридов, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых родительских линий, см
(2001г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	9,30	25,60	14,65	13,00	16,25	11,15	15,20	19,20	22,60	22,80
Бю12	12,40	15,70	17,20	15,40	12,00	16,75	16,75	13,55	23,40	22,43
Бю20	7,05	17,80	18,20	13,20	12,55	15,55	19,85	17,55	21,90	25,90
Би10	14,05	19,60	15,30	16,00	14,70	17,60	22,35	18,70	22,20	26,20
Б25	15,65	18,40	11,80	11,85	18,75	17,45	15,75	19,25	24,10	22,20
Хт5	12,70	17,90	15,45	14,75	10,20	15,50	19,15	19,65	24,65	24,30
Дрв1	14,15	22,30	11,80	13,40	13,90	12,85	21,60	20,45	24,30	24,80
Дес4	17,65	21,35	19,55	12,40	15,40	17,65	23,15	23,80	26,95	27,05
Мег2	21,10	24,30	25,45	22,00	23,15	19,55	25,25	27,55	28,25	28,00
Амф1	24,05	25,70	27,70	26,65	29,75	22,60	28,80	28,90	31,40	29,55
G	-3,56	-0,75	-2,11	-2,18	-2,35	-2,41	-0,08	1,22	5,27	6,96
Мэ	-2,17	4,30	0,77	-2,80	-0,87	-0,76	2,83	0,38	0,52	-2,19
F1-p	7,33	3,34	-0,96	1,41	-1,84	1,72	-2,48	-3,48	-3,92	-3,48

Стандарт Бирючукская 18,2 см.; Amtrak F_1 -27,8 см.; Подарок 32,2 см.

$НСР_{05}(x)=3,41$; $НСР_{05}(ОКС)=0,46$; $НСР_{05}(Мэ)=1,72$.

У стандартов Бирючукская 138 и Харьковская зимняя величина наружной кочерыги увеличилась незначительно. У остальных стандартов изменение более существенно: 32,2 см., 24,1 см. и 27,8 см. соответственно у "Подарка", Экстра F_1 и Amtrak F_1 .

Среди родительских линий наибольшие изменения отмечены у Б25(18,8 см.), Дрв1(21,6 см.), Дес4(23,8 см.) и Мег2(28,3 см.), У гибридов F₁ этот показатель варьировал от 7,05 см. до 31,4 см.

Изучаемые образцы существенно различались по общей и генотипической изменчивости (табл.7 приложения), а родительские линии по ОКС, СКС и реципроктным эффектам (табл.8 приложения).

Значение эффектов ОКС у линий и их ранжирование существенно не изменилось, а плазмогены, способствующие увеличению длины кочерыги, в отличие от 2000 года, отмечены только у Бю12 и Дрв1.

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы (табл. 25) свидетельствует об увеличении роли аддитивных эффектов генов, других существенных различий по генетическим факторам с 2000 годом не обнаружено.

Таблица 25

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по высоте наружной кочерыги (по Хейману, 1954) (2001 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
a	9	495.70	301.68	3.18
a1	9	77.59	471.06	3.18
b	45	12.50	4.59	1.60
b1	1	1.01	4.00	161.00
b2	9	18.62	23.92	3.18
b3	35	11.25	3.42	1.69
c	9	51.25	8.85	3.18
d	36	11.40	3.95	1.69
Общее	99	59.55	20.10	1.39

Различия между линиями по ОКС обусловлены главным образом аддитивными эффектами генов ($a > b$), различия по СКС – неравномерным распределением доминантных генов между линиями и эпистазом.

Эффекты СКС варьировали в пределах от $-2,94$ до $3,85$ (табл.26), что значительно ниже 2000 года. Родительские линии существенно различались по вариансам СКС. Высокие эффекты ОКС и варианты СКС у линий, как и в 2000 году не совпадают.

Таблица 26

Эффекты и варианты СКС по высоте наружной кочерыги, см. (2001г.)

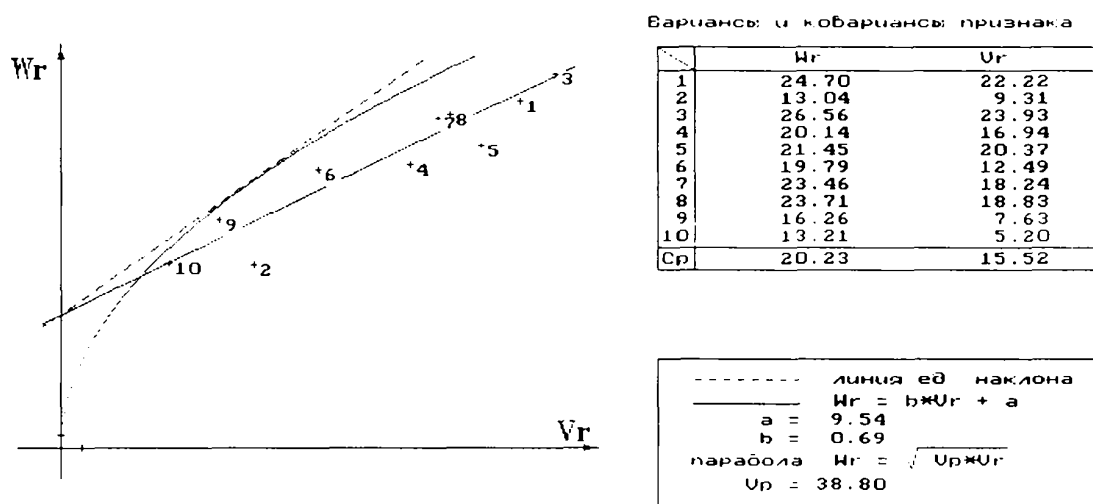
	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1										
Бю12	3,85									
Бю20	-2,93	0,91								
Би10	-0,18	0,98	-0,90							
Б25	2,41	-1,15	-2,76	-1,64						
Хт5	-1,56	1,03	0,57	1,31	-0,87					
Дрв1	-1,14	0,90	-1,43	0,69	-2,19	-0,96				
Дес4	1,31	-2,53	-0,01	-2,94	-0,99	0,38	1,21			
Мег2	0,69	-0,12	1,07	-0,43	1,26	-0,21	0,14	1,31		
Амф1	0,57	-1,61	2,50	2,19	1,91	-0,56	0,47	0,34	-1,98	
S	4,44	3,60	3,45	2,54	3,65	0,97	1,51	2,65	1,14	2,77

$$NSR(sp) = 0,49$$

Коэффициент регрессии существенно отличается от единицы ($b = 0,69$). Эффекты неаллельного взаимодействия генов в отличие от 2000 года значимы и представлены комплементарным эпистазом (рис. 6).

Расположение линий на графике регрессии значительно отличается от 2000 года. Наибольшее количество доминантных генов сосредоточено у линий Амф1, Бю12 и Мег2. В контроле признака преобладает неполное доминирование (линия регрессии значительно выше точки начала координат).

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокочанной капусты по высоте наружной кочерыги (2000)



Связь между фенотипом и ОКС также как в 2000 году высокая ($r = 0,92 \pm 0,14$), и кроме того, фенотипическое проявление признака зависит от количества доминантных генов ($r = -0,70 \pm 0,25$), а связь между ОКС линий и количеством доминантных генов менее существенна ($r = 0,51 \pm 0,30$).

3.4. Диаметр розетки листьев гибридов F_1 , характер наследования признака и комбинационная способность самонесовместимых родительских линий

Диаметр розетки листьев у растений белокочанной капусты определяет не только систему агротехнических мероприятий при товарном производстве. Сорто типы восточного подвида характеризуются широкой розеткой листьев, обеспечивающей высокую интенсивность процесса транспирации и большую жаростойкость растений (О.В. Зауралов, 1959; О.В. Студенцов, 1971). В наших исследованиях урожайные гибридные комбинации характеризовались крупной розеткой листьев.

В 2000 году у родительских линий показатель варьировал от 55,1 см. у Би10 до 86,7 см. у Бю1, у гибридов F_1 от 58,2 см. у Амф1хДрв1 до 94,7 см. у Дес4хБю1. У лежких стандартов Экстра F_1 и Amtrak F_1 розетка листьев составила соответственно 58,4 и 54,1 см., у жаростойкого сорта Бирючукская 138 – 97,2 см. Среди гибридных комбинаций крупная розетка листьев не всегда коррелирует с урожайностью (табл. 27).

Дисперсионный анализ данных изучаемых образцов выявил существенные различия между ними по общей и генотипической изменчивости, а также по повторностям (табл. 9 приложения). Дисперсионный анализ комбинационной способности (табл. 10 приложения) свидетельствует о существенности различий между линиями по ОКС, СКС и реципроктным эффектам.

Таблица 27

Диаметр розетки листьев F_1 гибридов, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых родительских линий, см.
(2000г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	86,65	88,05	80,25	82,90	68,30	74,40	76,80	94,65	91,30	85,20
Бю12	73,75	84,95	84,35	74,85	76,60	75,05	68,50	61,75	76,45	67,35
Бю20	83,40	85,45	69,15	71,70	79,30	75,75	65,20	84,00	68,55	72,15
Би10	93,55	79,05	89,20	55,05	78,30	86,50	78,50	85,05	85,00	67,65
Б25	90,05	80,55	75,00	69,25	56,05	73,75	71,20	82,75	76,00	74,60
Хт5	87,85	82,15	87,90	69,55	86,30	63,90	62,95	64,05	60,85	77,00
Дрв1	87,75	82,25	83,80	73,95	76,85	71,37	68,65	61,10	71,90	58,15
Дес4	85,30	76,20	85,50	70,95	78,60	72,65	72,30	57,00	72,95	57,00
Мег2	83,40	72,90	73,15	74,70	72,00	71,95	74,15	75,80	60,65	69,55
Амф1	87,35	83,45	88,70	72,85	77,05	68,50	73,85	80,80	70,85	56,50
G	8,69	2,24	2,90	-0,01	-0,76	-1,87	-3,30	-1,92	-2,55	-3,43
Мэ	3,06	7,14	6,24	-8,21	0,02	-0,87	-2,36	1,85	0,63	-7,48
F1-р	-2,52	-7,80	10,48	22,92	20,98	11,01	4,16	18,63	13,88	17,50

Стандарт Бирючукская 18,2 см.; Amtrak F_1 -27,8 см.; Подарок 32,2 см.

$HSP_{05}(x)=5,92$; $HSP_{05}(ОКС)=1,59$; $HSP_{05}(Мэ)=1,99$.

Дисперсионный анализ по генетическим факторам (по Хейману), указывает на существенность различий между линиями по аддитивным и доминантным эффектам генов (табл. 28). Эффекты доминантных генов в исследуемом материале разнонаправлены (несущественность b1), гены проявляющие доминирование распределены между линиями неравномерно (существенность b2). Специфичные для комбинаций скрещивания аллельные (сверхдоминирование) и неаллельные (эпистаз) взаимодействия генов играют значимую роль в контроле признака (существенность b3). Различия между линиями по средним материнским и реципрокным эффектам также существенны (существенность с и d).

Таблица 31

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по диаметру розетки
листьев (по Хейману, 1954) (2000г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	559,43	28,14	3,18
a1	9	272,32	10,41	3,18
b	45	136,08	14,35	1,60
b1	1	2147,75	100,22	161,00
b2	9	149,77	8,41	3,18
b3	35	75,08	10,72	1,69
c	9	258,46	33,36	3,18
d	36	84,53	14,59	1,69
Общее	99	166,94	18,70	1,39

Дисперсионный анализ данных свидетельствует о том, что различия между линиями по ОКС обусловлены аддитивными и доминантными эффектами генов, по СКС – асимметрией в распределении доминантных генов и эпистатическими эффектами генов. Максимальное значение эффекта ОКС отмечено у Бю1, также высокой ОКС обладают линии Бю12 и Бю20, которые имели положительные эффекты ОКС, остальные линии характеризуются почти нулевыми (Би10, Б25) или средними (Хт5, Дес4) и высокими (Дрв1, Мер2,

Амф1) отрицательными значениями ОКС. Существенное влияние на проявление признака оказывают плазмогены линий Бю12, Бю20, Би10 и Амф1.

Различия между вариансами СКС были существенны (табл. 29), а эффекты специфической комбинационной способности варьировали в широких пределах: от -7,04 см. в комбинации Бю12хДес4 до 7,66 см. в комбинации Б25хДес4. Можно предположить что, гетерозисный эффект в комбинациях скрещивания в большей степени обусловлен специфической комбинационной способностью, нежели ОКС линий.

Таблица 29

Эффекты и варианты СКС по высоте наружной кочерыги, см.(2000г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хг5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1										
Бю12	-5,72									
Бю20	-5,45	4,07								
Би10	3,85	-0,97	1,87							
Б25	-4,44	1,40	-0,67	-1,15						
Хг5	-1,38	2,54	5,12	4,22	6,97					
Дрв1	1,19	0,74	-0,79	3,84	2,39	-3,39				
Дес4	7,51	-7,04	8,08	4,24	7,66	-3,55	-3,77			
Мег2	5,52	-0,71	-5,18	6,72	1,62	-4,86	3,18	3,15		
Амф1	5,33	0,90	5,28	-2,00	4,33	2,37	-2,96	-1,44	0,50	
S	26,96	13,77	24,64	15,03	19,74	19,29	8,46	35,86	18,70	12,06

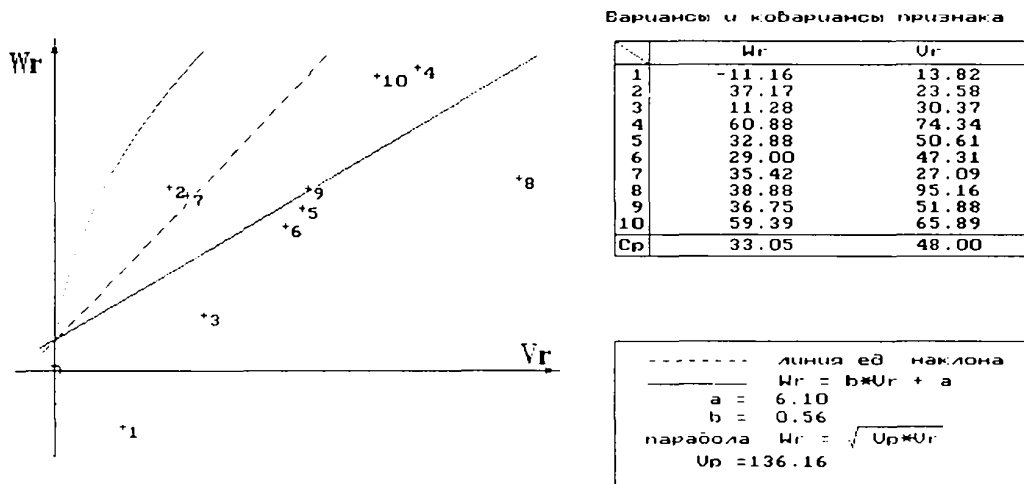
$$NSR(sp) = 0,92$$

Это подтверждает анализ взаимосвязи вариантов гибридов (W_g) и коварианс родитель-потомок (V_g) (рис. 7). Линия регрессии расположена выше точки начала координат и коэффициент регрессии существенно ниже единицы ($b = 0,56$), что указывает на преобладание в контроле признака аддитивных эффектов генов (неполное доминирование) и явления комплементарного эпистаза. Наиболее выражены эффекты комплементарного взаимодействия генов у линий

Бю1, Бю20 и Дес4, а дубликатного – у линий Бю12 и Дрв1. Линии на графике регрессии можно распределить по количеству доминантных генов следующим образом: Бю1, Бю20, Бю12, Дрв1, Хт5, Б25, Мег2, Дес4, Амф1, Би10. Из за значительных эпистатических эффектов данные диаллельной таблицы нельзя рассматривать в рамках простой аддитивно-доминантной теории. Вместе с тем линии с высокой ОКС Бю1, Бю20 и Бю12 обладают максимальным числом доминантных генов.

Рисунок 7

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокочанной капусты по диаметру розетки листьев (2000)



Анализ парных коэффициентов корреляции свидетельствует о существенной взаимосвязи между ОКС линий и фенотипическим проявлением признака ($r = 0,76 \pm 0,23$). Средний диаметр розетки и ОКС линий по этому признаку зависят от количества доминантных генов ($r = -0,83 \pm 0,19$ и $r = -0,73 \pm 0,24$ соответственно).

Таким образом, согласно графического анализа данных и анализа парных коэффициентов корреляции, наибольшее количество генов обуславливающих крупную розетку листьев сосредоточено у линий Бю1, Бю20 а небольшую, компактную – у линий Би10, Амф1 и Дес4.

В 2001 году значительных изменений по показателю диаметр розетки листьев не произошло. Различия между изучаемыми генотипами по общей и генотипической

изменчивости были существенны (табл. 11 приложения). Дисперсионный анализ диаллельной таблицы выявил существенные различия между линиями по ОКС, СКС и Рэ (табл. 12 приложения). Эффекты ОКС по сравнению с прошлым годом снизились у линий Хт5, Мег2 и Амф1 до низких отрицательных, у остальных изменились не значительно. Линии Бю1, Бю12 и Бю20 стабильно проявляют высокую ОКС в оба года исследований. Влияние плазмогенов на проявление признака также незначительно снизилось (табл. 30).

Таблица 30

Диаметр розетки листьев F_1 гибридов, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых родительских линий, см.
(2001г)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	85,15	85,35	75,80	81,20	79,60	79,15	73,55	88,35	90,40	80,05
Бю12	78,10	81,70	77,65	75,25	78,30	79,60	71,70	66,60	76,60	74,15
Бю20	91,35	87,90	68,15	78,15	79,65	79,40	74,55	77,80	68,70	78,90
Би10	88,00	78,15	86,35	60,20	80,60	85,35	79,80	74,80	85,35	70,95
Б25	85,70	76,90	75,65	67,65	56,60	74,10	73,35	79,90	73,05	76,70
Хт5	84,70	80,10	86,20	71,10	84,15	69,60	63,45	68,20	70,65	75,65
Дрв1	81,15	81,05	76,95	76,05	77,30	72,25	62,05	64,55	78,80	65,95
Дес4	79,70	71,15	82,80	66,85	80,05	79,05	74,70	60,60	76,60	62,20
Мег2	75,70	81,65	83,05	76,90	76,25	77,20	78,80	69,70	61,15	75,25
Амф1	90,65	88,40	85,80	71,45	82,65	71,60	77,70	78,40	73,35	60,10
G	6,43	2,09	2,63	-0,80	-0,78	-0,46	-3,23	-3,38	-1,00	-1,51
Мэ	2,16	5,27	1,38	-6,47	3,55	1,35	-0,65	-0,48	-1,05	-6,02
F1-p	-2,46	-3,44	12,22	17,24	21,26	7,17	12,49	13,92	15,96	16,56

Стандарт Бирючукская 97,2 см.; Amtrak F_1 54,1 см.; Подарок 64,6 см.

$НСР_{05}(x)=4,55$; $НСР_{05}(ОКС)=0,97$; $НСР_{05}(Мэ)=2,10$.

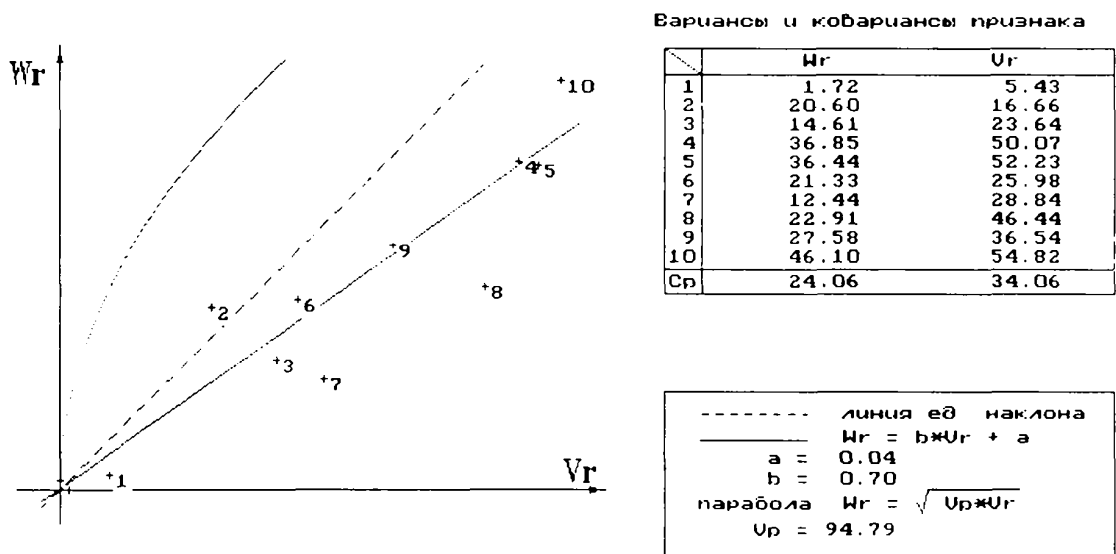
В отличие от 2000 года различия между линиями по СКС обусловлены только асимметричностью распределения доминантных генов и специфичными взаимодействиями. Других значительных изменений, влияющих на проявление признака, по дисперсионному анализу по

генетическим факторам, по эффектам и вариансам СКС, а так же по компонентам генетической вариации в 2001 году отмечено не было.

Графический анализ данных свидетельствует об увеличении эффектов доминирования (на графике полное доминирование) и уменьшении комплиментарного эпистаза ($b = 0,70$) (рис. 8). Тенденция распределения линий по количеству доминантных генов почти не изменилась. Как и в 2000 году линии с высокой ОКС обладают и максимальным числом доминантных генов.

Рисунок 8

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокачанной капусты по диаметру розетки листьев (2001)



Благодаря уменьшению роли неаллельных взаимодействий генов в проявлении признака можно проанализировать компоненты генетической вариации признака (табл. 31) с большей достоверностью. Значение компонентов D , H_1 , H_2 , H_1/D и $\sqrt{(H_1/D)}$ подтверждает предположение о преобладании полного доминирования в наследовании признака. Уровень доминирования в разных локусах незначительно, но варьирует ($1/2 \cdot F / \sqrt{(D \cdot (H_1 - H_2))} < 1$). Доминантные и рецессивные аллели распределены между

исходными локусами неравномерно ($1/4H_2/H_1 \neq 0,25$), что может оказывать влияние на проявление признака у гибридов F_1 .

Таблица 34

Оценка генетических компонентов по признаку диаметр розетки листьев
(2001г)

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	2,64	H1/D	1,38
D	92,14	$\sqrt{H1/D}$	1,18
H1	127,41	$1/2 * F / \sqrt{D * (H1 - H2)}$	0,83
H2	95,83	$1/4 H2 / H1$	0,19
F	89,11	h^2	491,20

Результаты анализа парных коэффициентов корреляции от данных 2000 года существенно не отличаются (в пределах ошибки опыта).

3.5. Жаростойкость F_1 гибридов, характер наследования признака и комбинационная способность самонесовместимых инбредных линий

Жаростойкость является очень важным показателем при селекции белокочанной капусты в условиях Ростовской области (В.И. Зезекало, 1981). В комплексе неблагоприятных факторов среды по продолжительности действия в период вегетации, площади распространения в районах земледелия, частоте повторения, разнообразию и величине последствий повышенные температуры воздуха и засуха занимают ведущее место, являясь основным лимитирующим фактором формирования урожая культурных растений (В.Ф. Альтергот, 1981; Э. Алиев, 1980).

Способность белокочанной капусты противостоять высоким положительным температурам рассматривалась исследователями с точки зрения физиологии, морфологии, биохимии, генетики. Известно что основную

роль при защите от перегрева играет высокий транспирационный эффект жаростойких растений (К.А. Тимирязев, 1937; Ф.Ф. Мацков, 1976; П.А. Генкель, 1982; В.В. Кузнецов, Н.В. Старостенко, 1993). Жаростойкие сортообразцы белокочанной капусты имеют более мощный листовой аппарат (О.А. Зауралов, 1959), обладают повышенной вязкостью цитоплазмы и количеством коллоидно-связанной воды (А.П. Ивакин, 1981; В.И. Зезекало, 1983), что обуславливает повышенную активность процессов транспирации и устойчивость тканей к перегреву. Воздействие высоких температур активизирует у капусты систему белков теплового шока (Н. Tokeda et al., 1999; V. Yajima, T. Nagashi, 1999), хотя их роль и значение до конца не изучены.

Среди кочанной капусты наибольшей жаростойкостью отличаются сорта восточного подвида, в том числе сортотипа Завадовская (Завадовская 257/263, Луганская 7, Шахтерка, Южанка 31, Багаевская, Бирючукская 138 и др.) (Т.В. Лизгунова, 1984; Э.А. Барашкова и др., 1989).

Сведений о характере наследования устойчивости кочанной капусты к высоким температурам крайне мало. При гибридизации жаростойких и не жаростойких сортов на Бирючукской ОСОС было отмечено промежуточное наследование признака, часто с уклоном в сторону материнского сорта (В.И. Зезекало, 1983). Исследования, проведенные с самонесовместимыми линиями пекинской капусты выявили в основном промежуточный характер наследования признака жаростойкости, с незначительными доминантными и эпистатическими эффектами (W.G.W. Yongjian, J. Yiwei, Z.Lirong, 1997)

Величина показателя жаростойкости у родительских линий варьировала от 0,9 балла у Би10 до 8,5 балла у Бю1, а у гибридов F_1 – от 0,6 балла у Би10хМег2 до 9,1 балла у Амф1хБю1 и 9,4 балла у Бю1хБю20. Большинство гибридных комбинаций уступало стандарту Харьковская зимняя (5,4 балла) на уровне стандарта Бирючукская 138 (8,5 балла) оказалось 15% гибридов F_1 – у всех одним из родителей были линии

созданные из этого сорта Бю1, Бю12, Бю20 (табл. 32). Следует отметить, что у лучших по комплексу хозяйственно ценных признаков гибридных комбинаций показатель жаростойкости был на уровне или не значительно ниже стандарта Бирючукская 138.

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов показал существенные различия по общей и генотипической изменчивости (табл. 13 приложения). По результатам дисперсионного анализа по Гриффингу выявлены существенные различия между изучаемыми генотипами по ОКС, СКС и реципрокным эффектам (Рэ) (табл. 14 приложения).

Таблица 32

Жаростойкость F_1 гибридов, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий, балл (2002 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	8.50	7,75	7,45	3,30	6.80	8,85	6,05	8,85	7,30	9,10
Бю12	7,85	7,50	7,15	5,35	5,50	7,45	3,40	6,35	5,30	7,45
Бю20	9,40	8,85	8,25	6,45	6,15	6,80	6,35	7,80	8,80	8,45
Би10	2,80	3,30	2,45	0,85	1,00	4,75	0,95	2,45	2,35	3,95
Б25	3,55	3,65	3,35	1,65	0,90	2,60	1,85	4,65	4,60	1,60
Хт5	7,40	6,15	7,30	3,30	1,70	2,50	2,25	5,55	6,30	2,45
Дрв1	6,25	6,20	5,05	1,05	0,85	2,05	1,40	3,25	3,10	2,10
Дес4	8,25	7,25	6,65	1,60	2,15	3,15	2,20	2,40	5,45	3,15
Мег2	6,70	7,35	5,60	0,60	2,05	1,45	2,15	3,65	3,10	2,20
Амф1	6,75	6,20	7,30	0,80	1,40	2,60	2,75	2,45	1,35	1,55
G	2.53	1.83	2.35	-2.05	-1.70	-0.19	-1.51	-0.06	-0.42	-0.79
Мэ	-0.65	0.09	-1.68	0.01	0.01	-0.27	-0.19	0.52	1.28	0.89
F1-р	-1,59	-1,25	-1,51	1,82	2,16	2,06	1,81	2,31	1,14	2,45

Стандарт Бирючукская 8,5 балла; Амтрак F_1 2.0 балла; Подарок 0.9 балла
 $НСР_{05}(x)=0,32$; $НСР_{05}(ОКС)=0,06$; $НСР_{05}(Мэ)=0,16$.

Анализ диаллельной таблицы по Хейману (табл. 33) свидетельствует о существенных различиях между линиями по аддитивным и доминантным эффектам (значимость а и b).

Эффекты доминантных генов преимущественно однонаправлены (существенность b_1), доминантные гены распределены между линиями неравномерно (существенность b_2). Хотя существенность фактора b_3 и свидетельствует о значимой роли специфических аллельных и неаллельных взаимодействий генов в контроле признака, однако, данные графического анализа (рис. 9) и величины генетических компонентов вариации признака (табл. 34) говорят о том, что эффекты сверхдоминирования отсутствуют, а эпистаза не существенна.

Различия по ОКС между линиями обусловлены в основном аддитивными эффектами генов, по СКС – асимметричным распределением генов между линиями.

Таблица 33

Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы
по признаку жаростойкость (по Хейману, 1954) (2002г)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	113,21	4447,40	3,18
a1	9	19,45	529,79	3,18
b	45	3,34	140,56	1,60
b1	1	15,96	640,01	161,00
b2	9	1,39	61,75	3,18
b3	35	3,48	144,78	1,69
c	9	6,70	141,78	3,18
d	36	2,64	105,82	1,69
Общее	99	13,38	504,74	1,39

Величины ОКС варьировали в широких пределах (от $-1,7$ балла до $2,53$ балла), и родительские линии можно разделить на линии с высокой ОКС, имеющие положительные эффекты ОКС (Бю1; Бю12, Бю20), линии со средней ОКС, обладающие низкими отрицательными эффектами ОКС (Хт5, Дес4, Мер2) и линии с высокими отрицательными эффектами ОКС (Би10, Б25, Дрв1, Амф1).

Величины СКС в комбинациях скрещивания варьировали в пределах от -1,97 у Бю1хБи10 до 1,77 у Бю20хАмф. Гетерозисный эффект лучших гибридных комбинаций обусловлен сочетанием высокой ОКС одной из родительских линий с высоким значением СКС комбинаций.

При анализе компонентов генетической вариации видно, что жаростойкость в основном детерминирована генами с аддитивными эффектами (табл. 34), что подтверждается величиной фактора α дисперсионного анализа.

Таблица 34

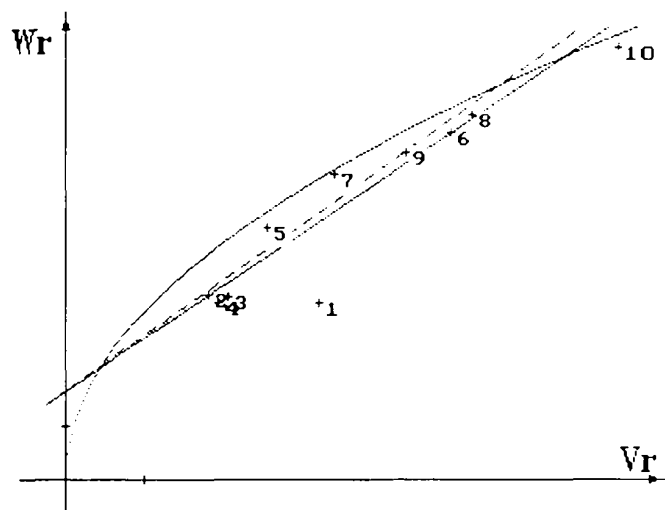
Оценка генетических компонентов для признака жаростойкость (2002г.)

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	0,01	H1/D	0,40
D	9,71	$\sqrt{(H1/D)}$	0,63
H1	3,86	$\frac{1}{2} * F / \sqrt{(D * (H1 - H2))}$	-0,23
H2	3,32	$1/4 H2/H1$	0,21
F	-1,06	h2	3,54

Средняя степень доминирования в экспериментальном материале и в каждом локусе неполная (компоненты H_1/D и $\sqrt{H_1/D} < 1$), уровень доминирования в разных локусах сильно варьирует ($\frac{1}{2} * F / \sqrt{(D * (H_1 - H_2))} \neq 1$), что подтверждается графическим анализом диаллельной таблицы (рис. 9). Значение компонента $1/4 H_2/H_1$ приближается к 0,25, что говорит о приблизительно одинаковом распределении доминантных и рецессивных аллелей в исходных локусах и высокой наследуемости генетической изменчивости родительских линий.

Коэффициент регрессии существенно не отличается от единицы ($b = 0,95$). Доля эффектов неаллельного взаимодействия генов в контроле признака незначительна, и можно распределить линии по наличию у них доминантных и рецессивных генов.

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий
белокочанной капусты по признаку жаростойкость (2002г.)



Вариансы и ковариансы признака

	W_r	U_r
1	3.30	3.23
2	3.45	1.83
3	3.39	2.07
4	3.28	1.93
5	4.71	2.58
6	6.48	4.92
7	5.68	3.44
8	6.81	5.21
9	6.09	4.37
10	8.04	7.08
Ср	5.12	3.67

-----	линия ед. наклона
—————	$W_r = b \cdot U_r + a$
	$a = 1.65$
	$b = 0.95$
парабола	$W_r = \sqrt{U_r \cdot U_r}$
	$U_r = 9.73$

В порядке убывания доминантных генов линии расположены следующим образом: Бю12, Бю20, Бю1, Б25, Дрв1, Мер2, Хт5, Дес4, Амф1, Би10. Расположение линии Би10 имеющей самый низкий балл устойчивости на графике регрессии рядом с жаростойкими линиями Бю1, Бю12 и Бю20 можно объяснить разнонаправленностью эффектов доминантных генов (см. табл. 36, 37). И все же наиболее жаростойкие линии, обладающие максимальной общей комбинационной способностью имеют большее число доминантных генов. Это позволяет сделать вывод о доминантном наследовании высокой жаростойкости. Вместе с тем корреляционная зависимость между величиной $W_r + V_r$ и фенотипическим проявлением признака X_{rr} ($r = -0,50 \pm 0,31$) не высока из-за разнонаправленности действия доминантных генов. Высокая положительная корреляционная зависимости между фенотипическим проявлением признака и ОКС линий ($r = 0,98 \pm 0,08$) позволяет проводить

отбор пар для скрещивания на высокую ОКС по проявлению жаростойкости с высокой надежностью.

3.6. Солеустойчивость F_1 гибридов, комбинационная способность и наследование признака у самонесовместимых инбредных линий

Несмотря на то, что среди овощных культур у белокочанной капусты относительно высокая устойчивость к засолению (А.С. Лосева, А.Е. Петров-Спиридонов, 1993), тем не менее, показатель солеустойчивости является очень важным, поскольку уровень засоления поливных земель в Ростовской области достаточно высокий. Сорта Бирючекутской селекции по данным ВИР среди 620 изученных образцов показали самую высокую солевыносливость (Э.А. Барашкова и др., 1989), что говорит о постоянной селекции в условиях региона в этом направлении и о важности оценки всех изучаемых образцов по признаку солеустойчивости.

В результате экспресс-анализа в 2002 г. по признаку солеустойчивости большинство гибридов F_1 были существенно ниже стандарта Бирючекутская 138 (9,1 балла). В исследуемом материале признак солеустойчивости, как и жаростойкости, варьировал в очень широких пределах, что объясняется значительными генотипическими различиями по изучаемому признаку между линиями. Следует отметить, что лучшие по продуктивности гибридные комбинации Хт5хБю1, Дес4хБю1, Амф1хБю1 почти не уступали стандарту по устойчивости к засолению (табл. 35). Между изучаемыми генотипами выявлены существенные отличия по общей и генотипической изменчивости (табл.15 приложения). Дисперсионный анализ по Гриффингу выявил существенные различия по ОКС и СКС (табл. 16 приложения).

Солеустойчивость F_1 гибридов, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий, балл (2002 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	7,0	7,0	7,5	6,0	6,0	8,5	6,5	8,0	7,5	8,5
Бю12	7,5	6,0	7,5	6,5	5,5	5,5	4,0	4,5	5,0	6,0
Бю20	7,0	7,0	5,5	6,5	6,5	6,5	4,0	4,5	6,0	7,0
Би10	6,0	4,5	4,5	1,5	2,5	3,0	2,0	1,5	2,0	2,0
Б25	5,5	5,0	5,5	2,5	3,0	3,0	3,0	2,5	2,0	3,0
Хт5	7,0	5,5	6,5	2,5	3,5	3,5	1,5	3,0	3,0	2,5
Дрв1	5,0	4,5	4,5	1,5	2,5	2,5	2,0	2,5	2,0	3,0
Дес4	6,5	5,0	4,0	2,0	2,0	2,0	2,0	3,0	2,5	2,0
Мег2	6,5	5,0	4,0	2,0	2,0	2,0	2,0	3,0	2,5	2,0
Амф1	7,5	5,0	5,0	2,0	1,5	1,5	3,0	3,5	2,5	1,5
G	2,73	1,43	1,56	-1,07	-0,67	-0,37	-1,25	-0,80	-0,89	-0,67
Мэ	-0,65	-0,35	-0,60	0,35	0,05	-0,05	0,10	0,30	0,40	0,45
F1-р	-0,80	-0,42	0,28	1,81	0,58	0,36	1,06	1,00	0,89	2,25

Стандарт Бирючукская 9,1 балла; АмtrakF₁ 3,4 балла; Подарок 3,6 балла

$HCP_{05}(x)=1,63$; $HCP_{05}(OKC)=0,21$; $HCP_{05}(Mэ)=0,94$.

Различия между линиями по аддитивным и доминантным эффектам генов существенны (табл. 36). В детерминации признака преобладают аддитивные эффекты ($D > H_1$). Эффекты доминантных генов преимущественно разнонаправлены (несущественность b_1), и доминантные гены распределены между линиями неравномерно (существенность b_2 , $1/4 H_2/H_1 = 0,18$, т.е. $< 0,25$). Значимую роль в контроле признака играют неаллельные взаимодействия генов (существенность b_3) представленные преимущественно комплементарным эпистазом, что подтверждается отклонением линии регрессии от линии единичного наклона вправо (рис.10), вместе с тем, коэффициент регрессии ($b = 0,82$) показывает, что это отклонение незначительно. Различия между линиями по ОКС определяются аддитивными эффектами генов, по СКС асимметричностью распределения доминантных генов и комплементарным эпистазом.

Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы
по признаку солеустойчивость (по Хейману, 1954) (2002г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	75.90	227.71	3,18
a1	9	7.78	21.88	3,18
b	45	2.41	3.73	1.60
b1	1	10.73	15.77	161.00
b2	9	2.46	9.33	3,18
b3	35	2.16	2.90	1,69
c	9	1.66	0.96	3,18
d	36	0.62	1.14	1,69
Общес	99	8.37	12.30	1,39

Положение линии регрессии на оси OWr (в положительной части) и значения генетических компонентов ($H_1/D < 1$; $\sqrt{H_1/D} < 1$ и $1/2 * F / \sqrt{D * (H_1 - H_2)} < 1$) (табл.37), говорят о наличии в контроле признака неполного доминирования и значительного варьирования уровня доминирования в разных локусах.

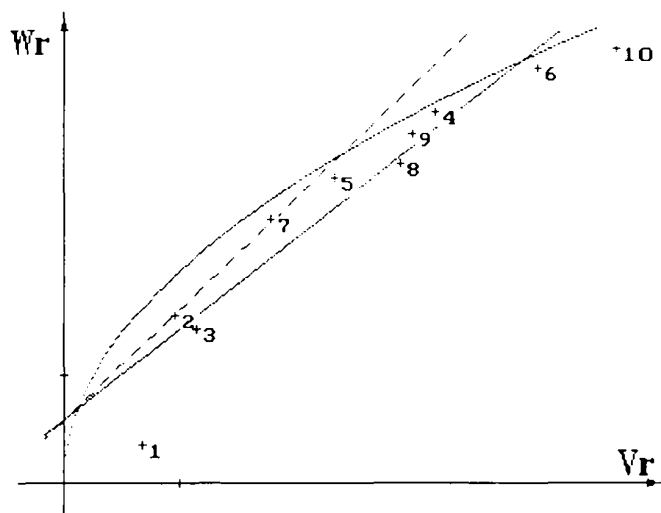
Таблица 37

Оценка генетических компонентов для признака солеустойчивость (2002г.)

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	0,34	H1/D	0,69
D	3,55	$\sqrt{(H1/D)}$	0,83
H1	2,44	$1/2 * F / \sqrt{D * (H1 - H2)}$	-1,03
H2	1,74	$1/4 H2 / H1$	0,18
F	-3,26	h2	2,26

На основании дисперсионного и графического анализа данных родительские линии можно распределить по количеству доминантных генов и селекционной ценности с высокой степенью достоверности. Положительные эффекты ОКС и максимальное количество доминантных генов имеют линии Бю1, Бю20, Бю12, их следует использовать при селекции на солеустойчивость.

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий
белокочанной капусты по признаку солеустойчивость (2002 г.)



Варiances и ковариации признака

	W_r	V_r
1	0.35	0.67
2	1.57	0.96
3	1.43	1.15
4	3.46	3.23
5	2.85	2.34
6	3.86	4.13
7	2.46	1.79
8	2.97	2.92
9	3.25	3.03
10	4.04	4.80
Ср	2.62	2.50

-----	линия еВ	наклона
-----	$W_r = b \cdot V_r + a$	
	$a =$	0.59
	$b =$	0.82
парабола	$W_r = \sqrt{U_p \cdot V_r}$	
	$U_p =$	3.89

Анализ парных коэффициентов корреляции показывает на высокую положительную связь между ОКС и солеустойчивостью ($r = 0,97 \pm 0,09$), что позволяет проводить отбор на высокую ОКС по проявлению признака. Взаимосвязь между ОКС и количеством доминантных аллелей $W_r + V_r$ и между фенотипическим проявлением признака X_{gr} и $W_r + V_r$ также значительна ($r = -0,79 \pm 0,22$ и $r = -0,83 \pm 0,20$ соответственно) и позволяет сделать вывод о доминантном контроле солеустойчивости..

3.7. Лежкость F_1 гибридов, комбинационная способность и характер наследования признака у самонесовместимых инбредных линий.

Очень важным, положительно или отрицательно определяющим общую ценность гибрида F_1 фактором, является лежкость. Для белокочанной капусты биологически обусловленной закономерностью является обратная зависимость между лежкостью и жаростойкостью

растения. Успех данной работы зависит от того, на сколько удалось нарушить эту зависимость.

При изучении признака лежкости у межсортовых гибридов F_1 было выявлено преимущественно промежуточное наследование или отклонение в сторону лучшего из родителей (П. Магешвари, 1954; А.А. Дорохов, 1960; А.Ф. Гизатова, 1965; Т.И. Джохадзе, 1975; M.S. Chiang, 1969), и редкое проявление гетерозисного эффекта (С.Г. Макарова, 1972). Сочетание гетерозиса по урожайности и лежкости встречается еще реже (З.И. Колобердина, 1941; Е.М. Попова, 1963; А.Г. Сибилева, 1975), хотя в межлинейных гибридах F_1 сочетания этих признаков добиться легче (А.В. Крючков, В.И. Полегаев, 1977; А.В. Крючков, О.В. Авдеева, 1979).

Согласно исследованиям комбинационной способности и генетических параметров, самонесовместимых инбредных линий средне поздней и позднеспелой лежкой капусты в контроле признака преобладают аддитивные и доминантные эффекты генов, а различия между линиями по СКС определяются разнонаправленностью действия доминантных генов. Установлена высокая корреляционная зависимость между ОКС линий и фенотипическим проявлением признака (Ю.Д. Попков, 1991). Сведений о наследовании данного признака при селекции лежких, жаростойких гибридов F_1 нами не обнаружено.

По результатам хранения в 2000 году у родительских самонесовместимых линий показатель лежкости варьировал от 39,8% до 81,5%, у гибридных комбинаций от 35,2% до 84,5%. На уровне лучшего по лежкости стандарта Amtrak F_1 (82,4%) в 2000 году отмечено три гибридных комбинации (табл. 38). Лучшие по большинству хозяйственных признаков гибриды F_1 были на уровне и несколько ниже стандарта Экстра F_1 (78,2%).

Дисперсионный анализ генотипов выявил существенные различия между изучаемыми образцами по общей и генотипической изменчивости

(табл. 17 приложения). Дисперсионный анализ комбинационной способности, выполненный по Гриффингу, свидетельствует о существенных различиях между линиями по общей и специфической комбинационной способности, а также по реципроктным эффектам (табл. 18 приложения).

Таблица 38

Лежкость F_1 гибридов, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий, % (2000 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	46,00	42,60	35,20	80,05	43,10	72,80	68,10	76,90	67,40	77,90
Бю12	51,35	39,85	45,70	69,90	49,40	61,30	65,70	69,65	61,40	72,70
Бю20	46,60	47,90	44,70	67,20	51,10	67,50	68,30	73,20	64,90	76,80
Би10	73,05	76,20	54,15	78,65	69,85	80,95	75,35	82,70	82,30	82,15
Б25	60,40	49,25	44,50	73,25	45,00	64,00	71,35	70,20	59,60	71,60
Хт5	81,80	80,65	54,90	82,70	60,70	72,10	79,40	74,30	67,10	77,95
Дрв1	67,95	63,40	65,60	75,65	64,00	75,40	73,55	71,10	66,00	74,70
Дес4	73,75	78,85	71,15	82,65	72,50	83,85	76,40	78,70	78,60	74,40
Мег2	67,00	59,70	69,60	77,90	58,30	75,60	69,65	74,80	62,10	73,50
Амф1	75,30	77,10	79,95	84,55	73,70	83,10	78,50	79,75	71,05	81,50
G	-5,76	-8,30	-9,74	7,97	-8,58	4,99	2,76	7,69	0,01	8,96
Мэ	3,31	2,85	-4,28	1,72	-2,15	0,50	2,90	-1,95	-0,77	-2,13
F1-p	18,51	22,52	15,54	-2,51	16,49	1,46	-2,63	-2,88	7,03	-4,57

Стандарт Харьковская зимняя 60,80%; AmtrakF₁ 83,41%; Подарок 50,24%

$HCP_{05}(x)=8,82$; $HCP_{05}(OKC)=1,60$; $HCP_{05}(Mэ)=2,51$.

В результате дисперсионного анализа диаллельной таблицы (табл. 39) обнаружены существенные различия между родительскими линиями по аддитивным и доминантным эффектам генов (существенность a и b). Эффекты доминантных генов разнонаправлены (несущественность b_1). Гены, проявляющие доминирование распределены между линиями равномерно (не существенность b_2), что подтверждается результатами оценки генетической компоненты $1/4H_2/H_1$ (табл. 41). Хотя значимость показателя b_3 существенные

различия по специфическим аллельным и не аллельным взаимодействиям, данные графического анализа (рис. 11) этого не подтверждают. Различия между линиями по средним материнским и реципроктным эффектам также существенны (значимость с и d)

Таблица 39

Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы
по признаку лежкость (по Хейману, 1954)(2000г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	2248.86	112.13	3.18
a1	9	556.94	89.90	3.18
b	45	121.59	5.51	1.60
b1	1	856.01	28.26	161.00
b2	9	26.76	1.43	3.18
b3	35	125.00	5.50	1.69
c	9	69.51	5.65	3.18
d	36	38.93	2.07	1.69
Общее	99	280.19	14.13	1.39

Различия между линиями по ОКС определяются в большей степени аддитивными эффектами генов – это видно из результатов графического анализа и оценки компонент генетической вариации – линия регрессии расположена выше начала координат, D (аддитивные эффекты) $> H_1$ и H_2 (доминантные эффекты), доминирование в изучаемом материале (H_1/D) и в отдельных локусах $\sqrt{(H_1/D)}$ неполное (табл. 41).

Различия между комбинациями скрещивания по эффектам и между линиями по вариансам СКС существенны (табл. 40) и определяются в основном разнонаправленностью действия эффектов доминантных генов, так как графический анализ данных и анализ компонентов генетической вариации не подтвердили значимость эффектов сверхдоминирования и эпистаза в контроле признака.

Высокое значение эффектов ОКС отмечено у линий Би10, Хт5, Дес4 и Амф1. У линий Бю1, Бю12 и Бю20 наблюдались высокие отрицательные эффекты ОКС, но они обладали максимальными эффектами СКС в комбинациях скрещивания и самыми высокими вариансами СКС. Следовательно, при использовании линий Бю1 и Бю20 возможно получение гибридных комбинаций сочетающих высокую лежкость и жаростойкость за счет СКС.

Таблица 40

Эффекты и варианты СКС по лежкости, % (2000г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1										
Бю12	-7,39									
Бю20	-12,02	-3,58								
Би10	5,92	4,96	-5,98							
Б25	-2,33	-2,22	-2,30	3,74						
Хт5	9,65	5,86	-2,47	0,44	-2,48					
Дрв1	2,60	1,67	5,51	-3,65	5,07	1,23				
Дес4	4,98	6,44	5,81	-1,40	3,82	-2,02	-5,12			
Мег2	4,53	0,42	8,56	3,70	-0,90	-2,07	-3,37	0,58		
Амф1	4,97	5,81	10,73	-2,01	3,85	-1,85	-3,55	-8,00	-5,12	
S	51,19	26,19	57,12	17,81	11,47	19,15	16,32	26,39	18,82	37,33

$$NSR(sp) = 1,41$$

Анализ взаимосвязи коварианс родитель-потомок (W_r) и варианс гибридов (V_r) свидетельствует об отсутствии неаллельных взаимодействий генов ($b = 0,97$) и эффектов сверхдоминирования – линия регрессии пересекает положительную часть оси W_r . По количеству доминантных генов изученные линии в порядке убывания можно распределить следующим образом: Амф1, Дес4, Дрв1, Би10, Мег2, Хт5, Б25, Бю20, Бю12, Бю1.

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий
белокочанной капусты по признаку лежкость (2000г.)

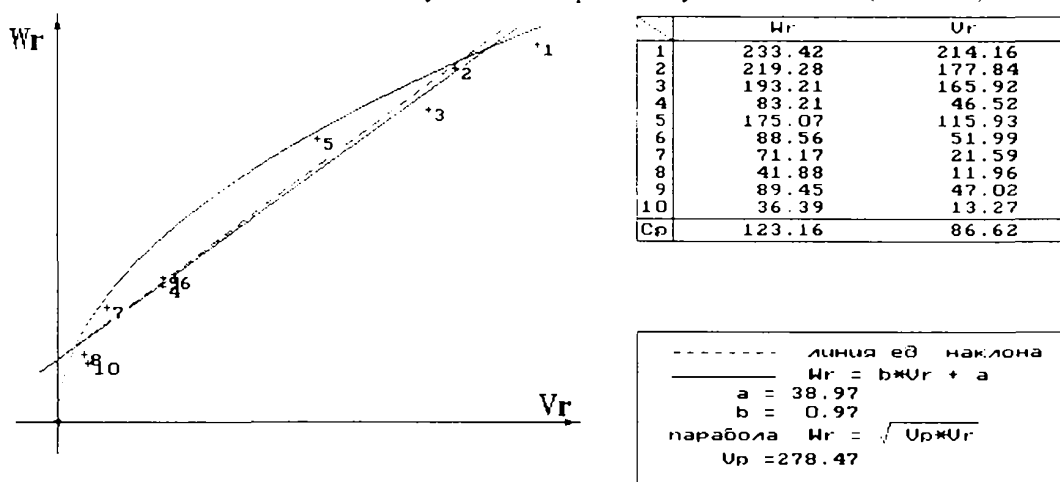


Таблица 41

Оценка генетических компонентов по признаку лежкость (2000г)

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	9,91	H1/D	0,39
D	268,56	$\sqrt{(H1/D)}$	0,62
H1	104,54	$\frac{1}{2} \cdot F / \sqrt{(D \cdot (H1 - H2))}$	0,92
H2	101,96	$1/4 H2 / H1$	0,24
F	48,42	h2	186,66

Анализ парных коэффициентов корреляции свидетельствует об очень тесной взаимосвязи между ОКС линий и фенотипическим проявлением признака ($r = 0,98 \pm 0,12$) количеством доминантных генов и ОКС линий ($r = -0,89 \pm 0,16$) количеством доминантных генов и лежкостью ($r = -0,94 \pm 0,12$)

Значительных изменений показателя лежкости F_1 гибридов по годам не обнаружено. В 2002 году отмечена слабая тенденция увеличения общих потерь при хранении (табл. 42), что было вызвано условиями периода

вегетации и хранения и почти не сказалось на данных оценки комбинационной способности линий характере наследования признака.

По результатам дисперсионного анализа генотипов и комбинационной способности линий выявлены существенные различия между образцами по общей и генотипической изменчивости (табл. 19 приложения), а также между линиями по ОКС, СКС и Рэ (табл. 20 приложения).

Таблица 42

Лежкость F_1 гибридов, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий, % (2001 г.)										
	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	41,64	39,70	34,87	78,57	40,19	69,08	48,78	76,45	65,48	76,59
Бю12	55,83	33,76	45,02	64,69	51,02	56,47	73,36	70,68	55,41	71,76
Бю20	46,56	46,22	42,71	62,57	51,53	62,89	72,82	73,27	60,07	78,41
Би10	67,35	72,77	38,96	74,53	84,08	77,73	66,61	67,71	82,57	83,13
Б25	63,01	54,20	42,47	68,01	46,33	64,41	59,99	72,44	67,21	70,76
Хт5	73,04	76,85	51,86	61,16	57,08	69,96	56,01	73,82	68,65	75,81
Дрв1	65,90	62,30	63,51	80,41	70,32	79,33	75,02	76,24	73,59	72,73
Дес4	71,06	75,10	70,46	81,46	73,40	60,63	76,35	79,69	59,79	70,38
Мег2	60,98	47,32	59,61	74,34	53,73	65,18	69,84	78,03	63,90	74,59
Амф1	74,94	72,71	81,45	72,95	75,34	78,69	73,37	73,83	67,61	80,61
G	-6,13	-7,77	-9,32	5,99	-5,12	1,71	3,86	7,31	-0,13	9,60
Мэ	4,90	-7,62	-6,61	6,15	-0,58	2,01	-4,72	2,38	1,68	0,32
F1-p	19,94	26,88	15,21	-3,14	15,85	-2,81	-6,05	-7,41	1,88	-5,88

Стандарт Харьковская зимняя 62,7%; Amtrak F_1 80,4%; Подарок 46,1%.

$НСР_{05}(x)=8,42$; $НСР_{05}(ОКС)=0,78$; $НСР_{05}(Мэ)=3,73$.

В отличие от 2001 года распределение доминантных генов между линиями неравномерно (существенность b_2) (табл. 43). Доля влияния плазмогенов на проявление признака изменилось. Линии Бю1, Хт5, Дес4 и Мег2 следует использовать в качестве материнского компонента скрещивания, а Бю20 и Дрв1 в качестве отцовского. У остальных линий гены цитоплазмы существенного влияния на проявление признака не оказывали.

Как и в 2000 году высокой общей комбинационной способностью по лежкости обладают линии Амф1, Дес4 и Би10, а все линии созданные из сорта Бирючукская138 низкой ОКС.

Таблица 43

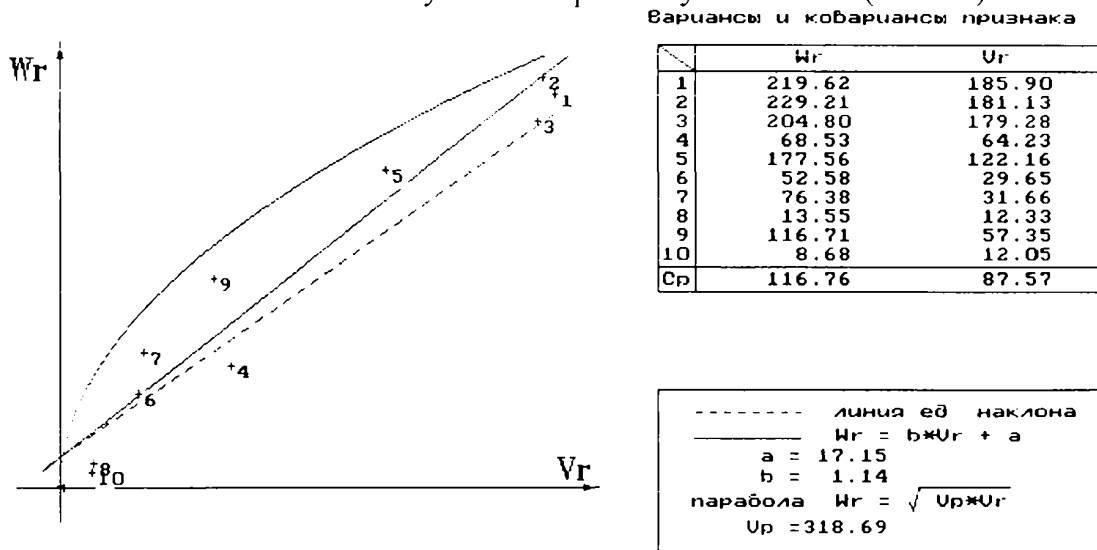
Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы по признаку лежкость (по Хейману, 1954) (2001г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
a	9	1823.50	382.97	3.18
a1	9	637.39	68.45	3.18
b	45	167.94	9.03	1.60
b1	1	533.84	15.42	161.00
b2	9	84.99	9.32	3.18
b3	35	178.81	8.69	1.69
c	9	114.60	4.22	3.18
d	36	125.87	6.82	1.69
Общее	99	298.30	16.51	1.39

Графический анализ данных диаллельной таблицы (рис. 12) свидетельствует о некотором увеличении роли неаллельных взаимодействий генов, которые представлены в основном дубликатным эпистазом, хотя коэффициент регрессии ($b=1,14$) незначительно отличается от 1.

Рисунок 12

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокочанной капусты по признаку лежкость (2001г.)



Существенных изменений в характере распределения линий на графике регрессии в 2001 году не обнаружено. Линии обладающие высокой ОКС по лежкости имеют максимальное число доминантных генов. Существенных изменений величины парных коэффициентов корреляции за годы исследований также не обнаружено. Можно сделать вывод, что различия между линиями обусловлены аддитивным действием системы доминантных полигенов.

3.8. Содержание основных биохимических компонентов в гибридах F_1 , комбинационная способность и наследование признака у самонесовместимых линий белокочанной капусты

3.8.1. Содержание аскорбиновой кислоты

Количество аскорбиновой кислоты не только характеризует (определяет) вкусовые качества образца. Существует положительная корреляция между устойчивостью к заражению и активностью окислительных процессов. Содержание аскорбиновой кислоты, интенсивность дыхания, активность пероксидазы и аскорбиноксидазы, окислительно-восстановительный потенциал у устойчивых сортов, значительно выше (Е.В. Арциховская, 1956; Б.А. Рубин, Е.В. Арциховская, Н.С. Спиридонова, 1939; Б.А. Рубин, Т.М. Иванова, 1959).

Особенностям наследования и комбинационной способности капустных по биохимическим признакам уделяется мало внимания. Была установлена обратная корреляция между ОКС линий по массе кочана и ОКС по содержанию витамина С, что затрудняет получение гибридов F_1 сочетающих высокий гетерозис по обоим признакам (Г.Ф. Монахос, 1984). Между фенотипическим проявлением признака и ОКС линий установлена высокая (Г.Ф. Монахос, 1984) и средняя (А.В. Крючков, Фам Хонг Кук, 1986) корреляционная зависимость. У пекинской капусты в контроле признака "содержание витамина С" преобладают эффекты неполного доминирования, общая комбинационная способность линий определяется количеством

рецессивных генов (Е.В. Мамонов, Ж. Ркейди, 2001). У редиса в контроле признака в зависимости от года исследований отмечено неполное доминирование или сверхдоминирование, а также комплементарный эпистаз (Г.М. Барашева, 1999).

Содержание аскорбиновой кислоты у родительских линий варьировало в широких пределах, от 34,05 мг% у линии Бю1 до 76,5 мг% у линии Би10. У F1 гибридов размах варьирования был меньше – от 41,5 мг% в комбинации Бю12хХт5 до 76,3 мг% у Бю20хДрв1.

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов и комбинационной способности свидетельствует о существенности различий между линиями по общей и генотипической изменчивости, ОКС, СКС и реципрокным эффектам (табл. 21, 22 приложения).

Таблица 44

Содержание аскорбиновой кислоты в кочанах F₁ гибридов, общая комбинационная способность и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий белокочанной капусты, мг% (2001 г.).

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	34,05	51,88	74,28	64,50	52,08	58,30	61,75	55,75	55,60	60,85
Бю12	47,40	42,70	68,93	58,68	61,55	73,40	69,55	54,80	54,13	73,30
Бю20	45,63	67,73	42,65	45,15	48,60	62,98	76,30	49,95	57,03	52,80
Би10	50,58	71,50	95,55	76,25	59,53	75,50	66,50	56,03	57,50	52,70
Б25	49,70	48,63	73,45	52,33	53,70	56,15	63,33	47,70	36,08	53,13
Хт5	47,45	41,50	48,13	57,93	62,93	56,95	65,28	43,73	44,05	39,40
Дрв1	46,53	49,30	53,05	63,45	42,05	50,99	66,55	67,97	48,23	61,43
Дес4	50,70	47,72	52,68	60,17	60,78	49,30	50,35	65,10	47,83	52,55
Мег2	44,70	42,63	45,70	50,90	55,13	45,30	47,83	51,05	52,98	61,03
Амф1	66,58	56,70	54,58	64,58	53,53	56,15	70,47	62,90	48,20	55,50
G	-3,50	0,77	1,77	6,66	-1,91	-0,85	3,26	-1,51	-6,17	1,48
Мэ	-8,57	-9,72	6,02	-6,77	1,57	9,07	8,84	1,78	0,44	-2,65
F1-p	20,63	15,76	16,93	-15,0	0,56	-1,87	-7,98	-11,6	-3,37	2,32

Стандарт Бирючукская 49,2 мг%; АмtrakF₁ 62,4 мг%; Подарок 50,6 мг%
 НСР₀₅(x)=4,30; НСР₀₅(ОКС)=0,75; НСР₀₅(Мэ)=1,41.

Высокими эффектами ОКС отличаются линии Би10 и Дрв1 (табл. 45). Лини Амф1, Бю20 и Бю12 обладают средними эффектами, линии Хт5, Б25 и Дес4 низкими, а линии Мег2 и Бю1 очень низкими эффектами ОКС. Существенное влияние на проявление признака оказывают плазмогены линий Бю1, Бю12, Бю20, Би10, Хт5 и Дрв1.

Выявлены существенные различия между линиями по аддитивным и доминантным эффектам генов (табл.45), эффекты доминантных генов однонаправлены (существенность b1), распределение доминантных генов между линиями неравномерно (несущественность b2). Существенна роль в контроле признака эффектов сверхдоминирования и неаллельных взаимодействий генов (комплиментарного эпистаза) (существенность b3).

Высокая ОКС линий обусловлена в большей мере, аддитивными эффектами генов. Проявление гетерозиса у гибридов F₁ обусловлено эффектами специфической комбинационной способности, а они в свою очередь – неравномерным распределением доминантных генов, эффектами сверхдоминирования и эпистаза.

Таблица 45

Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы
по признаку содержание аскорбиновой кислоты (по Хейману, 1954)(2001)

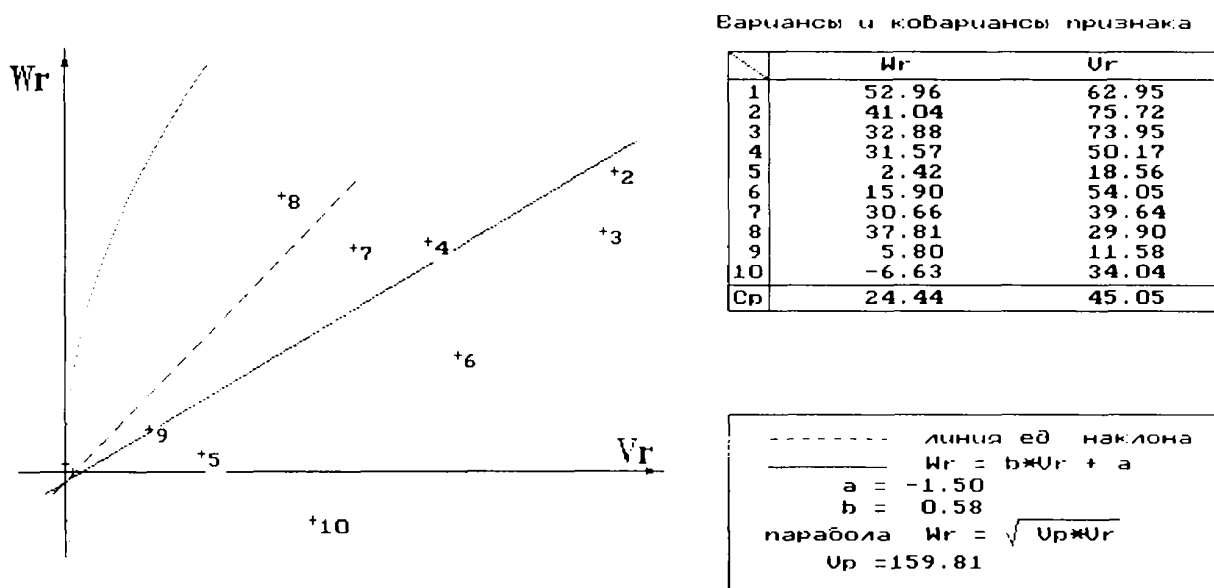
Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
a	9	1048,31	96,65	2,24
a1	9	639,22	78,55	2,24
b	45	255,61	27,34	1,42
b1	1	96,36	32,90	10,13
b2	9	572,29	67,96	2,24
b3	35	178,72	18,29	1,45
c	9	940,17	99,96	2,24
d	36	411,50	42,53	1,45
Общее	99	446,59	46,47	1,24

Сильное неаллельное взаимодействие затрудняет оценку генетических компонентов и четкое распределение линий по количеству доминантных и рецессивных генов (рис.13).

На наличие неаллельного взаимодействия генов указывает также графический анализ данных ($b = 0,58$). Наибольшее количество доминантных генов отмечено у линий Мег2, Б25 и Амф1, наибольшее количество рецессивных – у Бю20, Бю12, Бю1.

Рисунок 13

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокочанной капусты по признаку содержание аскорбиновой кислоты (2001г.)



Существенной зависимости между количеством доминантных генов и содержанием витамина С парные коэффициенты корреляции не обнаруживают ($W_r + V_r - X_{rr} = -0,38 \pm 0,33$). Низкая взаимосвязь ОКС и фенотипического проявления признака ($ОКС - X_r = 0,53 \pm 0,30$) также не позволяет с уверенностью проводить отбор на высокую ОКС по фенотипу. Можно сделать вывод, что высокое содержание аскорбиновой кислоты у гибридов F_1 обусловлено СКС линий (разнонаправленность действия генов и эпистаз) и очень сложно в прогнозировании.

3.8.2. Содержание редуцирующих сахаров

Данных о наследовании признака и проявлении комбинационной способности у капустных в литературе крайне мало. Известно о наличии средней и низкой корреляционной зависимости между количеством сахаров и ОКС линий по этому признаку. Имеются сведения о проявлении (хотя и редком) гетерозиса у капусты по содержанию сахаров (К.И. Малахова, 1973; Н.Д. Скребцова, 1963; К. Schwammenhoferova-Stranska, 1980).

В наших исследованиях отмечено проявление гетерозиса по признаку содержание редуцирующих сахаров и превышение рядом гибридов F_1 по этому показателю лучшего стандарта Бирючекутская 138 (5,2%). Среди родительских линий самое высокое значение отмечено у Би10 (5,85%), среди гибридов F_1 у Хт5 x Дес4 (6,48%). Перспективные по комплексу признаков гибридные комбинации были на уровне стандарта Бирючекутская 138 (табл. 46).

В результате дисперсионного анализа генотипов и их комбинационной способности выявлены существенные различия между линиями по общей и генотипической изменчивости, ОКС, СКС и реципрокным эффектам (табл. 23, 24 приложения). Высокие эффекты ОКС отмечены у линий Дес4 и Амф1, средние показатели имели линии Би10 и Дрв1, у линий Мег2, Б25 и Бю12 отмечена низкая ОКС, а линии Бю1 и Хт5 обладают очень низкими эффектами ОКС (табл.46). Гетерозисный эффект у гибридов F_1 обусловлен сочетанием высокой или средней ОКС одного из родителей и высокой СКС комбинации.

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы (табл.47) говорит о существенных различиях между линиями по аддитивным и доминантным эффектам генов (существенность а и б). Эффекты доминантных генов преимущественно однонаправлены (значимость b_1), гены, проявляющие доминирование, распределены между линиями

неравномерно (значимость b_2). Различия между линиями по средним материнским и реципрокным эффектам также существенны (значимость c и d), а специфичные для комбинаций аллельные (сверхдоминирование) и не аллельные (эпистаз) взаимодействия генов играют важную роль в контроле признака (существенность b_3).

Таблица 46

Содержание редуцирующих сахаров в кочанах гибридов F_1 ,
эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты
самонесовместимых инцукт-линий, % (2001 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	2,83	4,25	5,97	3,75	3,60	5,23	4,68	5,28	4,83	5,70
Бю12	4,13	3,10	4,70	5,15	3,73	4,68	5,13	4,65	5,43	5,10
Бю20	3,93	4,70	3,00	3,42	3,80	3,70	4,75	4,28	2,98	5,90
Би10	5,73	4,07	3,00	5,85	4,75	4,53	4,53	5,00	4,78	5,05
Б25	5,25	2,88	,03	3,88	4,28	3,58	4,93	5,85	4,33	4,95
Хт5	5,93	5,63	3,70	3,45	4,58	3,78	3,33	4,88	5,32	2,83
Дрв1	2,43	5,70	3,48	5,70	5,03	4,90	4,25	5,88	4,63	5,80
Дес4	4,13	4,50	4,75	5,92	4,85	6,48	5,25	5,40	6,20	4,90
Мег2	3,17	4,05	4,85	5,00	4,20	3,63	4,05	4,85	3,05	6,10
Амф1	6,13	6,93	4,95	4,50	4,85	3,68	5,75	4,28	5,05	5,30
G	-0,22	-0,12	-0,46	0,14	-0,17	-0,33	0,17	0,58	-0,08	0,50
Мэ	-0,55	-0,30	0,10	-0,08	0,17	0,37	-0,11	-0,20	0,36	0,22
F1-p	1,68	1,48	1,22	-1,29	0,12	0,50	0,52	-0,30	1,58	-0,28

Стандарт Бирючукская 5,2%; Амтрак F_1 3,8%; Подарок 4,1%.

$HSP_{05}(x)=0,45$; $HSP_{05}(OKC)=0,08$; $HSP_{05}(Mэ)=0,16$.

Анализ данных таблицы 24 приложения и таблицы 47 свидетельствует о том, что высокая ОКС линий обусловлена в большей мере аддитивными эффектами генов, а гетерозисный эффект – комплиментарным эпистазом, что подтверждается графическим анализом данных (рис.14).

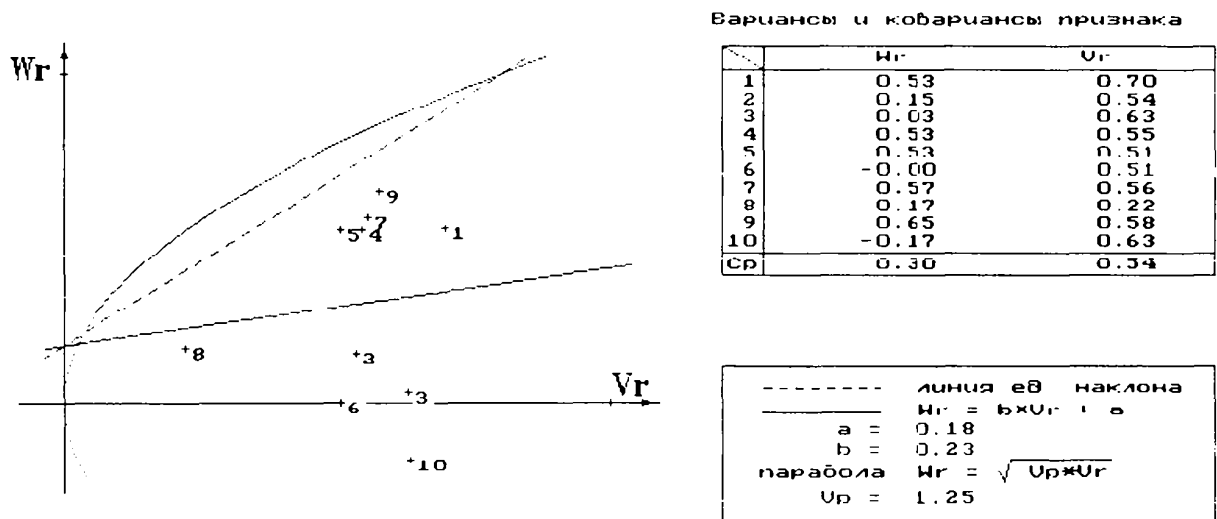
Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы
по признаку содержание редуцирующих сахаров (по Хейману, 1954)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
a	9	9.27	74.69	2.24
a1	9	5.01	48.20	2.24
b	45	3.40	31.14	1.42
b1	1	9.84	46.88	10.13
b2	9	2.64	29.98	2.24
b3	35	3.41	30.53	1.45
c	9	1.79	14.75	2.24
d	36	2.82	31.18	1.45
Общее	99	3.57	34.11	1.24

Сильнее всего явление комплиментарного эпистаза выражено у линий Амф1, Хт5, Бю20. Наибольшим числом рецессивных генов обладает линия Мег2.

Рисунок 14

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокочанной капусты по признаку содержание редуцирующих сахаров (2001 г.)



Связь между ОКС линий и фенотипическим проявлением признака высокая ($r = 0,78 \pm 0,22$), что позволяет проводить подбор пар для скрещивания по фенотипу.

3.8.3. Содержание растворимых сухих веществ

Имеются сведения о наличии высокой корреляционной связи между содержанием растворимых сухих веществ у кочанной капусты и ОКС линий по этому признаку (Г.Ф. Монахос, 1984; А.В. Крючков, Фам Хонг Кук, 1986). У пекинской капусты признак контролируется рецессивными полигенами, в наследовании признака преобладают эффекты сверхдоминирования (Е.В. Мамонов, Ж. Ркейди, 2001). У редиса в контроле признака преобладают эффекты сверхдоминирования (Г.М. Барашева, 1999).

В исследованном в 2001 г. селекционном материале показатель содержания растворимых сухих веществ варьировал в широких пределах. У родительских линий от 6,18% у Бю1 до 9,27% у Дес4, у гибридных комбинаций от 6,17% у Бю1хБю12 до 9,72% у Хт5хБю12. У стандартов Бирючекутская 138 и Экстра F₁ этот показатель составил соответственно 6,85% и 8,7%.

Дисперсионный анализ генотипов и комбинационной способности линий (табл. 25, 26 приложений) свидетельствует о существенных различиях по генотипической и общей изменчивости, ОКС, СКС и Рэ между линиями. Высокой ОКС отличались линии Би10, Дес4 и Амф1. Гетерозис у гибридов F₁ обусловлен сочетанием высоких и средних эффектов ОКС одного или обоих родителей (табл. 48).

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы (табл. 49) свидетельствует о неравномерности распределения доминантных генов между линиями (существенность b_2) и однонаправленности действия эффектов генов, проявляющих доминирование (существенность b_1). Эффекты сверхдоминирования и эпистаза также играют важную роль в контроле признака (значимость b_3). Высокие эффекты ОКС линий обусловлены аддитивными и доминантными эффектами генов с преобладанием последних.

Таблица 48

Содержание растворимых сухих веществ в кочанах гибридов F₁,
 эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты
 самонесовместимых линий, % (ноябрь 2001 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	6,18	7,03	6,69	8,13	9,21	8,50	8,22	7,97	8,50	8,93
Бю12	6,17	6,73	7,23	8,16	7,81	9,72	7,79	7,96	9,04	8,59
Бю20	7,73	7,12	6,52	6,41	6,61	8,00	8,01	7,00	7,92	8,33
Би10	8,87	8,20	8,09	7,86	8,21	8,56	8,76	8,92	8,19	8,65
Б25	8,06	6,37	6,98	7,42	7,20	7,59	8,45	8,93	8,53	7,13
Хт5	6,81	8,92	6,77	8,49	7,03	6,62	8,09	8,09	8,25	8,54
Дрв1	6,22	8,67	7,27	7,93	8,23	8,60	7,34	9,25	8,57	8,48
Дес4	7,66	8,67	7,37	9,13	8,21	8,49	7,57	9,27	8,45	8,29
Мег2	7,74	6,77	7,25	7,61	7,61	8,69	6,21	7,47	7,77	8,93
Амф1	8,59	7,49	6,65	8,13	7,43	8,29	8,33	7,91	7,85	8,24
G	-0,23	-0,12	-0,67	0,28	-0,19	0,13	0,10	0,39	0,06	0,25
Мэ	-0,54	-0,27	-0,29	-0,51	0,09	0,55	-0,22	-0,03	0,70	0,52
F1-p	1,66	1,17	0,79	0,35	0,56	1,57	0,73	-1,09	0,21	-0,10

Стандарт Бирючекутская 6.87 %; AmtrakF₁ 8.86 %; Подарок 7.72 %.

НСР₀₅(x)=0,46; НСР₀₅(ОКС)=0,08; НСР₀₅(Мэ)=0,16.

Таблица 49

Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы по признаку
 содержание растворимых сухих веществ (по Хейману, 1954) (ноябрь 2001 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
a	9	5,86	65,35	2,46
a1	9	2,64	32,01	2,46
b	45	1,72	19,99	1,48
b1	1	9,25	277,69	18,51
b2	9	1,47	20,12	2,46
b3	35	1,57	17,27	1,51
c	9	3,05	36,63	2,46
d	36	1,18	15,18	1,51
Общее	99	2,02	24,31	1,32

Неаллельное взаимодействие генов определяется комплементарным эпистазом, что подтверждается результатами графического анализа данных, коэффициент регрессии существенно ниже единицы ($b=0.55$). В контроле признака преобладает полное доминирование и комплементарный эпистаз (рис. 1 приложения).

Высокое значение коэффициента корреляции между эффектами ОКС линий и фенотипом ($r = 0,75 \pm 0,23$) позволяет проводить подбор пар для скрещивания по содержанию растворимых сухих веществ.

Проведенный повторно анализ содержания растворимых сухих веществ в конце хранения (март 2002 г.) выявил различное направление динамики показателя в процессе хранения (табл. 50). При этом изменились данные дисперсионного анализа, оценка генетических компонентов и парные коэффициенты регрессии.

Таблица 50

Динамика содержания растворимых сухих веществ
при длительном хранении, % (март 2002 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	1,17	0,85	-0,25	-1,44	-3,32	-1,16	-0,78	0,69	0,33	0,61
Бю12	-0,45	1,14	0,72	0,01	-0,51	-1,19	2,46	1,55	0,18	-1,19
Бю20	0,86	1,95	1,07	0,80	0,61	-0,69	0,13	0,03	-0,95	0,13
Би10	-2,04	-1,20	0,87	-0,17	-1,29	-1,88	0,32	-1,07	-0,49	-1,36
Б25	-0,87	2,81	1,96	-0,77	1,03	-0,38	-0,15	-1,57	-0,38	1,40
Хт5	-0,20	0,93	0,21	0,18	-0,93	2,64	1,70	0,14	-0,85	0,36
Дрв1	1,85	-1,50	0,41	0,91	-1,58	-0,18	0,44	0,04	-0,12	0,00
Дес4	0,88	-0,30	-1,22	-0,18	0,13	-0,20	-0,21	0,13	0,30	0,00
Мег2	1,05	2,60	1,01	1,07	-0,50	-1,66	2,16	-0,32	0,27	-0,03
Амф1	-0,89	1,18	0,33	0,91	1,58	-0,38	-0,21	-0,45	-0,21	0,03

В контроле признака преобладают эффекты сверхдоминирования и комплементарного эпистаза (увеличилась доля доминантных эффектов генов). При этом расположение линий на графике регрессии почти не

изменилось (рис. 2 приложения). т.е. характер распределения между линиями доминантных и рецессивных генов остался прежним.

Различный характер изменения содержания сухих веществ у гибридов F_1 свидетельствует о разной норме реакции на длительное хранение. При этом возможно установление закономерности изменения этого показателя, для чего необходимо сравнение динамики содержания растворимых сухих веществ с показателями лежкости F_1 гибридов.

3.9. Устойчивость гибридов F_1 к основным патогенам, комбинационная способность и генетические параметры самонесовместимых линий белокочанной капусты по этим признакам

3.9.1. Устойчивость к фузариозному увяданию

Фузариозное увядание (*Fusarium oxysporum* f.sp. *conglutinans*) впервые на капусте было выявлено в США в 1895 г. Смиттом, в нашей стране в 1932 г. В Одесской области Э.Э. Гешеле и в Харьковской области А.Д. Масловским. В настоящее время фузариоз распространен повсеместно (Э.Х. Суханбердина, Л.А. Катаржина, 1990; Nelson et.al., 1981, J. Ramires-Villapudua, R.M. Endo, P. Bosland, P.H. Williams, 1985), с заметным влиянием на ареал распространения и вредоносность патогена климатических условий и типа почвы (Б.С. Довгаль, 1967). Наиболее благоприятными для фузариоза капусты являются зоны лесостепи, степи и засушливой степи (диапазон температур почвы + 20 °С...+ 35 °С). На территории Ростовской области это заболевание в силу климатических особенностей является наиболее вредоносным (М.Е. Владимирская, С.Я. Иванова, 1961).

В виде хламидоспор фузариум может сохраняться в почве несколько лет. Некоторые исследователи указывают на сохранение инфекции на поверхности и внутри семян восприимчивых сортов (Б. Григалюнайте, 1990). Вместе с тем эффективных методов обработки семян и фунгицидов до настоящего времени

не существует (R. Sinoh, V.C. Saxena, 1990), и хотя известны достаточно эффективные профилактические мероприятия, как например соляризация почвы (J. Ramires-Villapudua, D.E. Manneke, 1987), широкого распространения они не получили. Наиболее эффективным, экономически и экологически оправданным остается создание и использование устойчивых сортов и гибридов F₁ (Е.Д. Черемисина, 1980; Н.Н. Балашова, А.Н. Игнатов, 1996; М.М. Левитин, 1997; Г.Ф. Монахос, В.Н. Кидин и др., 1998). Известно два типа устойчивости: тип А эффективен при любой температуре почвы и уровне минерального питания и полностью исключает развитие патогена – наследуется моногенно; тип В только снижает вредоносность патогена и изменяется от уровня питания растения, при температуре почвы выше + 22 °С устойчивость становится не эффективной (W. Milliano, R. Scheffer, 1996).

Полигенная или сочетание полигенной и моногенной устойчивости в одном генотипе более эффективно против широкого спектра рас патогена и обеспечивает более длительную защиту (Г.Ф. Монахос, Ф.С. Джалилов, Р.Д. Тивари, 1990; E. Diederichsen, M.D. Sacristan, 1995).

Известны случаи преодоления отдельными расами возбудителя моногамной устойчивости типа А (J. Ramires-Villapudua et al., 1985), однако возделываемые сорта капусты на протяжении многих лет не теряют устойчивости к этому заболеванию.

Установлена высокая устойчивость к фузариозному увяданию у образцов, обладающих большей жаростойкостью, относительно высокой кислотностью клеточного сока, выведенных в условиях жаркого и сухого климата: Южанка 31, Бирючукская 138, Шахтерка, Заваловская 257/263, Новочеркасская 20, Краснодарская 1, Волгоградская 42 (А.Г. Тищенко, Л.А. Зайцева, 1969; Н.С. Кардаева, Л.А. Катаржина, 1974). Условия Бирючукской ОСОС являются хорошим селективным фоном не только для отбора на жаростойкость, но также и для выявления генотипов, устойчивых к фузариозу, даже в неустойчивых сортовых популяциях (Н.М. Маслова, 1976).

Изучение комбинационной способности линий белокочанной капусты по данному признаку и выяснение характера наследования устойчивости является обязательным этапом при селекции гибридов F_1 .

В результате исследований в 2000 году нами выявлено 23 гибридных комбинаций полностью устойчивых к фузариозному увяданию (балл устойчивости при искусственном заражении 4,6 – 4,9). У устойчивых к заболеванию стандартов Бирючекутская 138 и Amtrak F_1 она составляет соответственно 4,3; 4,8 балла у восприимчивых сорта Подарок и гибрида Кейт F_1 2,8 и 0,5 балла (табл. 51).

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов выявил существенные различия по общей генотипической изменчивости (табл. 27, приложения).

Дисперсионный анализ комбинационной способности по Гриффингу (табл. 52) свидетельствует о различных различиях между линиями по ОКС, СКС и реципроктным эффектам.

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы (табл. 53) выявил существенные различия между линиями по аддитивным и доминантным эффектам генов. Эффекты доминантных генов преимущественно однонаправлены (существенность b_1); гены, проявляющие доминирование распределены между линиями неравномерно (существенность b_2). Специфичные для комбинаций скрещивания взаимодействия генов (сверхдоминирование и эпистаз) играют важную роль в контроле признака (существенность b_3). Различия между линиями по материнским признакам и реципроктным эффектам также существенны (значимость c и d).

Положительными эффектами ОКС (табл. 51) обладают линии Бю1, Бю12, Бю20, Хт5, Дес4, Мег2 и Амф1, при этом наиболее ценными по этому критерию можно считать Амф1 и Бю1. плазмогенами, существенно влияющими на проявление признака обладают линии Б25 и Дрв1. линия Дрв1 является восприимчивой к патогену, но при использовании ее в качестве материнского компонента скрещивания гибридные комбинации оказываются относительно устойчивыми ($Mz = 0,34$).

Таблица 51

Устойчивость гибридов F_1 к фузариозному увяданию, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых родительских линий, балл (2000 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	4,60	4,45	4,50	3,95	4,00	4,55	3,70	4,65	4,55	4,80
Бю12	4,30	4,35	4,20	3,85	3,90	4,25	3,75	4,55	4,30	4,85
Бю20	4,85	4,65	4,45	3,90	3,95	4,35	3,70	4,60	4,55	4,55
Би10	4,25	4,15	4,00	2,30	0,75	3,45	1,95	3,80	3,65	4,00
Б25	4,10	4,00	4,05	3,20	2,60	4,15	3,20	4,15	4,10	4,00
Хт5	4,70	4,40	4,65	3,95	3,65	4,70	4,55	4,50	4,40	4,80
Дрв1	4,00	3,40	3,55	1,80	1,80	3,25	1,45	3,80	3,20	3,80
Дес4	4,70	4,50	4,70	3,20	3,55	4,70	3,75	4,60	4,35	4,70
Мег2	4,55	4,35	4,35	3,50	3,65	4,45	3,40	4,80	4,30	4,35
Амф1	4,70	4,60	4,70	4,00	4,20	4,75	4,00	4,50	4,65	4,75
G	0,39	0,23	0,30	-0,73	-0,55	0,31	-0,86	0,30	0,16	0,44
Мэ	0,10	0,05	-0,04	0,13	-0,55	-0,17	0,34	0,12	0,03	-0,03
F1-p	-0,19	-0,10	-0,13	1,11	0,98	-0,39	1,92	-0,29	-0,12	-0,31

Стандарт: Бирючукская138 (R) 4,3 балла; Amtrak F_1 (R) 4,8 балла;

Подарок (S) 2,8 балла; Кейт F_1 (S) 0,5 балла

$НСР_{05}(x)=0,35$; $НСР_{05}(ОКС)=0,07$; $НСР_{05}(Мэ)=0,09$

Таблица 52

Дисперсионный анализ комбинационной способности самонесовместимых линий по устойчивости к фузариозному увяданию (по Гриффингу, 1956 г.) (2000 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
ОКС	9	5,07	321,94	1,97
СКС	45	0,14	8,74	1,48
Рэ	45	0,14	8,96	1,48
Случайные факторы	99	0,02		

Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы по признаку
устойчивость к фузариозному увяданию (по Хейману, 1654) (2000 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	10,15	265,24	3,18
a1	9	2,93	146,43	3,18
b	45	0,28	10,02	1,60
b1	1	1,09	339,17	161,00
b2	9	0,16	9,57	3,18
b3	35	0,28	9,11	1,69
c	9	0,55	31,60	3,18
d	36	0,22	5,60	1,69
Общес	99	1,18	37,31	1,39

Из таблиц 52 и 53 видно, что различия между линиями по ОКС определяются как аддитивными, так и доминантными эффектами генов, по СКС – асимметричным распределением между линиями доминантных генов и эпистазом.

Эффекты СКС в комбинациях скрещивания варьировали от – 0,77 до 0,48 (табл. 54). По вариансам СКС установлены существенные различия между линиями.

Результаты графического анализа данных (рис. 15) свидетельствуют о высокой достоверности коэффициента регрессии ($b = 0,95$), что позволяет рассматривать полученные данные в рамках аддитивно доминантной модели.

Линия регрессии пересекает положительную часть оси W_r , т.е. средняя степень доминирования в изучаемом материале неполная (преобладают аддитивные эффекты генов), что подтверждается величиной генетических компонентов D и H_1 (табл. 55). Значительное преобладание аддитивных эффектов генов над доминантными и эпистатическими говорит о высокой наследуемости генотипической изменчивости признака, что облегчит селекционную работу.

Таблица 54

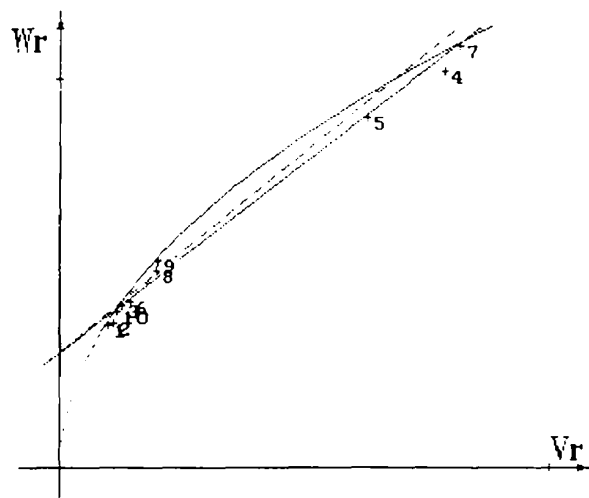
Эффекты и варианты СКС по признаку устойчивость к фузариозному увяданию. балл (2000 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1										
Бю12	-0,28									
Бю20	-0,05	-0,14								
Би10	0,41	0,48	0,35							
Б25	0,18	0,24	0,22	-0,77						
Хт5	-0,11	-0,25	-0,15	0,09	0,11					
Дрв1	0,28	0,17	0,15	-0,57	-0,12	0,41				
Дес4	-0,05	-0,04	0,01	-0,10	0,07	-0,05	0,30			
Мег2	-0,03	-0,09	-0,04	0,12	0,24	-0,08	-0,03	0,08		
Амф1	-0,12	0,03	-0,15	0,26	0,18	-0,01	0,28	-0,18	-0,13	
S	0,05	0,06	0,03	0,19	0,11	0,04	0,10	0,02	0,01	0,03

$$NSR(sp) = 0,05$$

Рисунок 15

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокачанной капусты по признаку устойчивость к фузариозному увяданию (2000г.)



Вариансы и ковариансы признака

	W_r	U_r
1	0.37	0.10
2	0.37	0.11
3	0.42	0.13
4	1.02	0.79
5	0.90	0.63
6	0.43	0.14
7	1.08	0.82
8	0.51	0.20
9	0.53	0.20
10	0.40	0.12
Ср	0.60	0.32

-----	линия ед наклона
-----	$W_r = b \cdot U_r + a$
	$a = 0.30$
	$b = 0.95$
-----	парабола $W_r = \sqrt{U_r \cdot U_r}$
	$U_r = 1.46$

Средняя степень доминирования в каждом локусе также неполная ($\sqrt{H_1/D} = 0,45$), а средняя степень доминирования в разных локусах различна ($1/2 * F / \sqrt{D * (H_1 - H_2)} \neq 1$). H_1 не равно H_2 , следовательно гены проявляющие доминирование распределены между линиями неравномерно, что подтверждается достоверностью фактора b_2 (см. табл.53). Эффекты доминантных генов или доминантные аллели распределены с большей частотой (преобладают) в исследуемом материале ($F > 0$), а значит селекция на повышение устойчивости с использованием рассматриваемых самонесовместимых линий будет более успешной. Из графика регрессии видно, что изученные линии по наличию доминантных генов разделены на две группы. У линий Би10, Б25 и Дрв1 отмечено максимальное число рецессивных генов. Устойчивые линии Бю1, Бю12, Бю20, Хт5, Дес4, Мер2 и Амф1 обладают максимальным числом доминантных генов или их эффектов.

Таблица 55

Оценка генетических компонентов для признака устойчивость к фузариозному увяданию (2000 г.)

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	0.02	H1/D	0.20
D	1.45	$\sqrt{(H1/D)}$	0.45
H1	0.30	$1/2 * F / \sqrt{D * (H1 - H2)}$	0.90
H2	0.24	$1/4 H2 / H1$	0.21
F	0.49	h2	0.24

Анализ парных коэффициентов корреляции свидетельствует о высокой надежности подбора пар для скрещивания по фенотипу ($r = 0,99 \pm 0,05$). Связь между количеством доминантных генов и фенотипическим проявлением признака а также между количеством доминантных генов (или величиной эффектов доминантных генов) и ОКС линий очень высокая (соответственно r

= - 0,99 ± 0,07 и $r = -0,99 \pm 0,05$). Это подтверждает предположение о высокой наследуемости признака у исследуемых линий.

Устойчивость к фузариозному увяданию в гибридных комбинациях, у родительских линий и стандартов в годы исследований варьировала незначительно. В 2001 году показатель устойчивости у гибридов F_1 варьировал от 0,7 балла до 4,9 балла (табл.56), у родительских линий от 1,6 балла до 4,8 балла. По этим показателям линии можно разделить на устойчивые: Бю1, Бю12, Бю20, Хт5, Дес4, Мер2 и Амф1 и восприимчивые: Би10, Б25 и Дрв1. На уровне лучших стандартов Бирючукская 138 и Amtrak F_1 (4,3 балла и 4,7 балла соответственно) было отмечено 30 гибридных комбинаций.

Таблица 56

Устойчивость к фузариозному увяданию гибридов F_1 , эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий, балл (2001 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мер2	Амф1
Бю1	4,70	4,45	4,50	4,45	4,00	4,55	4,20	4,60	4,05	4,70
Бю12	4,30	4,35	4,20	4,35	3,90	3,75	3,95	4,15	4,25	4,85
Бю20	4,85	4,65	4,60	4,00	3,95	4,25	4,10	4,40	3,05	4,55
Би10	3,85	2,65	2,85	2,65	0,75	3,45	1,90	3,65	2,70	3,95
Б25	3,85	4,00	3,55	2,45	2,00	4,15	3,70	4,15	4,15	2,25
Хт5	4,45	4,15	4,45	3,95	3,65	4,55	4,45	4,50	4,35	4,55
Дрв1	4,00	3,40	3,55	2,30	1,35	3,65	1,60	3,55	3,20	3,35
Дес4	4,45	4,30	4,35	3,20	3,55	4,20	3,25	4,30	4,20	4,45
Мер2	3,85	3,85	4,25	3,50	3,65	4,05	3,40	4,25	4,25	4,35
Амф1	4,55	4,00	4,45	4,00	4,20	3,90	4,00	4,45	4,65	4,75
G	0,48	0,22	0,29	-0,71	-0,61	0,31	-0,64	0,24	0,04	0,37
Мэ	-0,14	-0,22	-0,17	0,65	-0,32	0,18	0,46	0,17	-0,05	-0,12
F1-p	-0,39	-0,29	-0,49	0,57	1,40	-0,41	1,81	-0,21	-0,37	-0,57

Стандарт: Бирючукская 138 (R) 4,3 балла; Amtrak F_1 (R) 4,7 балла;

Подарок (S) 2,5 балла; Кейт F_1 (S) 0,4 балла

$HCP_{05}(x)=0,43$; $HCP_{05}(OKC)=0,16$; $HCP_{05}(Mэ)=0,17$.

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов (табл. 28, приложения) и дисперсионный анализ общей комбинационной способности по Гриффингу (табл. 29, приложения) свидетельствует о существенных различиях между образцами по общей и генотипической изменчивости и между линиями по ОКС, СКС и Рэ.

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по Хейману свидетельствует о незначительном снижении доли аддитивных эффектов генов (табл. 57) и уменьшении роли комплементарного эпистаза. Отмечена разнонаправленность действия эффектов доминантных генов (несущественность b_1).

Различия по СКС в 2001 году между линиями были обусловлены большей асимметрией в распределении доминантных генов между линиями, а также разнонаправленностью действия эффектов доминантных генов.

Характер величин эффектов ОКС и материнских эффектов генов не изменился.

Таблица 57

Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы по признаку устойчивость к фузариозному увяданию (по Хейману, 1954) (2001 г.)

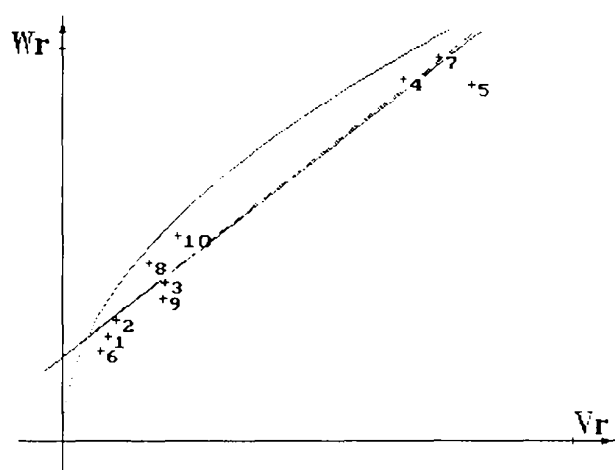
Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	8,62	182,75	3,18
a1	9	2,90	587,25	3,18
b	45	0,45	9,69	1,60
b1	1	0,20	52,28	161,00
b2	9	0,42	37,26	3,18
b3	35	0,46	8,19	1,69
c	9	1,05	19,23	3,18
d	36	0,42	8,90	1,69
Общее	99	1,24	26,04	1,39

Анализ взаимосвязи коварианс родитель-потомок (W_r) и вариант гибридов (V_r) (рис.16) свидетельствует о снижении аддитивных эффектов генов (линия регрессии сместилась ниже), и отсутствии эпистатических эффектов генов ($b = 0,98$).

Линии на графике регрессии собраны как и в 2000 году в две группы: Би10, Б25 и Дрв1 с набором рецессивных генов; Хт5, Бю1, Бю12, Мег2, Бю20, Дес4 и Амф1 с доминантными генами. Количество доминантных генов или эффекты доминантных генов не изменились у линий Бю1, Бю12, Бю20, Дес4, у линий Хт5 и Мег2 они увеличились, у Амф1 уменьшились. Максимальный эффект доминантных генов отмечен у линии Хт5.

Рисунок 16

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокочанной капусты по признаку устойчивость к фузариозному увяданию (2001 г.)



Вариансы и ковариансы признака

	W_r	V_r
1	0.27	0.09
2	0.31	0.11
3	0.40	0.20
4	0.92	0.67
5	0.91	0.80
6	0.23	0.08
7	0.98	0.74
8	0.46	0.17
9	0.37	0.20
10	0.52	0.23
Ср	0.54	0.33

-----	линия с наклоном
-----	$W_r = b \cdot V_r + a$
a =	0.21
b =	0.98
парабола	$W_r = \sqrt{V_r \cdot U_r}$
$U_r =$	1.45

Анализ парных коэффициентов корреляции существенно не отличается от результатов 2000 года (взаимосвязь незначительно уменьшилась).

Метод однократных возвратных скрещиваний очень широко используется для выявления количества генов, которыми определяется тот или иной признак при изучении характера наследования. В бекроссах происходит более четкое разделение на соответствующие группы, особенно при изучении генов устойчивости к болезням. Метод бекроссов в большей степени исключает влияние на генотип внешних условий, что позволяет более качественно определить аддитивное действие генов.

В 2001 году в изоляторах гейтеногамным опылением бутонов получены семена F_2 гибрида Дрв1хБю1 и проведены бекроссы гибридной

комбинации с восприимчивым к фузариозу (Дрв1) и устойчивым (Бю1) родителем.

В 2002 г. на инфекционном фоне монокультуры капусты и при искусственном заражении P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , BC_1^1 и BC_1^2 , оценивались на устойчивость к фузариозному увяданию (табл. 58).

Таблица 58

Анализ устойчивости линий к фузариозному увяданию методом бекроссов (2002 г.)

Наименование образца	Устойчивость	
	R	S
P_1 (R)	46	4
P_2 (S)	14	36
F_1	40	10
F_2	37	13
BC ($F_1 \times P_1$)	47	3
BC ($F_1 \times P_2$)	32	18

Соотношение устойчивых и восприимчивых растений в F_2 составило 2,84:1, что близко к теоретически ожидаемому 3:1, при моногенном доминантном контроле устойчивости. В бекроссе устойчивым родителем 94% растений оказались устойчивыми, а при бекроссе восприимчивым родителем соотношение устойчивых и восприимчивых было 1,77:1, при теоретически ожидаемом 1:1. Таким образом, анализ всех изученных потомств свидетельствует в пользу моногенного доминантного контроля устойчивости к фузариозному увяданию у линии Бю1.

3.9.2. Устойчивость к слизистому бактериозу

Возбудитель слизистого бактериоза – бактерии *Erwinia carotovora* pv. *carotovora* (D. Jones, 1901, D.W. Dye, 1962) (цит. По Билай и др., 1988), является широко специализированным факультативным сапрофитным и факультативным аэробным паразитом. Несмотря на гетерогенность *Erwinia*, в настоящее время все виды и биотипы, указываемые разными авторами как

возбудители слизистого бактериоза отнесены к одному виду и биотипу (О.Г. Жеребило и др., 1990; А.М. Лазарев, 1990; S. Kamjnarat, et.al., 1987).

Возбудитель слизистого бактериоза является патогеном для многих культурных и сорных растений (А.Н. Самохвалов, С.И. Шевченко, 1983), постоянно находится внутри и на поверхности тела насекомых-вредителей (Е.В. Матвеева, Е.Г. Пехтерева, Л.Н. Овечникова, 1982) – это широко распространенное и экономически вредоносное заболевание.

Оптимальная температура развития возбудителя 27 – 30 °С – действует угнетающе и ослабляет развитие растения-хозяина (Ю.Б. Рогачев, 1991).

Опасность заболевания усугубляется продолжительным латентным (скрытым) периодом развития – когда у пораженных летом или осенью растений болезнь проявляется только в конце хранения (Ф.А. Попов, 2000) или после высадки семенников в грунт (Н.А. Куниченко, О.В. Иванова, 1990).

Меры борьбы с возбудителем слизистого бактериоза включают профилактику заболевания (уничтожение источников инфекции в поле и в хранилищах, обеззараживание помещений и инвентаря, соблюдение севооборота, борьбу с переносчиками инфекции), применение химических и биологических препаратов (В.А. Ванюшкин, 1990; Ф.С. Джалилов, И.В. Корсак, А.Н. Пирибитюк, 1994; Ф.А. Попов, 1997; Н.А. Машара, И.Г. Ульянова, 2000;). И, тем не менее, выведение и внедрение в производство устойчивых к заболеванию образцов остается наиболее эффективным и радикальным методом борьбы (Г.Ф. Монахос, Ф.С. Джалилов, 1997; Ф.С. Джалилов, Г.Ф. Монахос, Е.А. Артемьева, 2000).

У растений белокочанной капусты существует, по крайней мере, два механизма защиты от возбудителя. Первый препятствует проникновению патогена в растение и обусловлен особенностями строения (высота наружной кочерыги, угол отхождения розетки листьев формы кочана) (Г.Ф. Монахос, Ф.С. Джалилов, В.Г. Судденко, 1996), а второй развитию патогена в растении – собственно иммунитет.

Информации о характере наследования устойчивости к слизистому бактериозу у капусты нами не обнаружено.

Поэтому, оценка устойчивости изучаемых гибридов F_1 и родительский линий в динамике и выявление характера наследования признака определяет успех селекционной работы в целом.

Оценку гибридов F_1 и самонесовместимых родительских линий проводили на инфекционном фоне в монокультуре капусты. Дополнительно дважды (в фазу начала формирования кочана и начала технической спелости) проводили искусственное заражение образцов опрыскиванием суспензией бактерий во влажную погоду (или после полива). Учет проводили через 20 дней после заражения.

В результате исследований в 2000 году на уровне и выше лучших по устойчивости к слизистому бактериозу стандартов Amtrak F_1 (4,43 балла) и Бирючекутская 138 (4,41 балла) отмечено 14 гибридных комбинаций.

Признак варьировал у родительских линий от 1,5 балла до 4,45 балла, у гибридов F_1 от 2,10 балла до 4,80 балла (табл. 59). Лучшими по устойчивости были гибриды F_1 Бю1хБю20 (4,8 балла); Бю1хБю12 (4,65 балла); Бю1хХт5 (4,65 балла); Бю20хМег2 (4,60 балла); Бю20хБю1 (4,55 балла); Дес4хБю20 (4,50 балла); Амф1хДес4 (4,50 балла).

Результаты дисперсионного анализа изучаемых генотипов (табл. 30 приложения) свидетельствуют о существенных различиях между ними по общей и генотипической изменчивости. Дисперсионный анализ комбинационной способности (табл. 31 приложения) свидетельствует о значимых различиях между линиями по ОКС, СКС и Рэ.

Изучаемые линии (табл. 60) существенно различаются по аддитивным и доминантным эффектам генов (существенность а и b). Причем эффекты доминантных генов преимущественно разнонаправлены (несущественность b1) и доминантные гены распределены между линиями неравномерно (существенность b2). Специфические для комбинаций скрещивания аллельные (сверхдоминирование) и неаллельные (эпистаз) взаимодействия

генов имеют важное значение в контроле признака (существенность b3). Различия между линиями по материнским и реципрокным эффектам также существенны (значимость с и d).

По величине эффектов ОКС линии можно разделить на три группы: Бю1, Бю20, Хт5, Амф1 – с высокими положительными значениями ОКС; Бю12 и Мег2 – с низкими положительными (близкими к нулю) значениями ОКС. У остальных линий эффекты ОКС имели отрицательное значение и их использование в селекции на устойчивость к слизистому бактериозу малоэффективно.

Таблица 59

Устойчивость F_1 гибридов к слизистому бактериозу, Эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий, балл (2000 г).

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	4,35	4,05	4,55	4,25	4,30	4,60	4,25	4,30	4,05	4,45
Бю12	4,65	4,45	4,15	3,85	4,10	4,25	3,55	3,20	4,35	3,65
Бю20	4,80	4,35	4,15	4,35	4,10	4,35	4,35	4,50	3,70	3,90
Би10	4,15	3,95	3,70	3,30	2,45	4,30	3,45	2,10	3,15	3,20
Б25	4,35	3,45	3,45	3,60	1,50	3,50	3,70	2,15	3,30	3,90
Хт5	4,65	4,15	4,45	4,00	3,80	3,90	4,40	3,80	4,25	4,20
Дрв1	3,80	2,65	3,75	2,85	3,05	3,45	3,15	3,65	3,00	4,20
Дес4	4,10	3,20	4,35	3,80	3,10	4,35	4,10	2,40	3,70	4,50
Мег2	4,45	4,35	4,60	4,10	4,15	4,20	3,35	4,35	3,90	4,25
Амф1	4,35	3,70	4,10	4,45	4,45	4,50	4,35	4,00	4,20	4,45
G	0,44	0,03	0,29	-0,28	-0,50	0,25	0,29	-0,29	0,07	0,27
Мэ	0,05	-0,07	-0,13	0,48	0,21	-0,02	0,51	-0,31	-0,41	-0,18
F1-p	-0,01	-0,58	0,04	0,35	2,11	0,28	0,51	1,34	0,07	-0,32

Стандарт Бирючукская 4,4 балла; Amtrak F_1 4,7 балла; Подарок 1,9 балла.

$НСР_{05}(x)=0,50$; $НСР_{05}(ОКС)=0,10$; $НСР_{05}(Мэ)=0,27$.

Наибольшее влияние плазмогенов на проявление признака отмечено у линий Би10, Дрв1, Дес4 и Мег2, причем у Би10 и Дрв1 оно положительно и их следует использовать в качестве материнского компонента скрещивания. У линий, с использованием которых получены наиболее устойчивые и

ценные по другим хозяйственным признакам гибриды F_1 (Бю1; Хт5) роль цитоплазмы в наследовании признака незначительна, что увеличивает их селекционную ценность.

Таблица 60

Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы по признаку устойчивость к слизистому бактериозу (по Хейману, 1954) (2000 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	4,10	52,32	3,18
a1	9	1,91	35,85	3,18
b	45	0,51	8,28	1,60
b1	1	2,58	47,32	161,00
b2	9	0,68	7,58	3,18
b3	35	0,40	7,46	1,69
c	9	0,99	6,88	3,18
d	36	0,20	4,36	1,69
Общее	99	0,77	11,83	1,39

Из таблицы 31 приложения и таблицы 60 видно, что различия между линиями по ОКС обусловлены аддитивными и доминантными эффектами генов, а по СКС неравномерным распределением доминантных генов между линиями и неаллельными взаимодействиями генов.

Между эффектами СКС в комбинациях скрещиваний и вариансами СКС линий (табл. 61) также обнаружены существенные различия. Максимальное значение эффектов СКС отмечено в комбинации Дес4хБю20. Высокие значения вариансов СКС отмечены у линий с высокими положительными (Амф1) и отрицательными (Б25; Дрв1; Дес4) эффектами ОКС. У последних возможно проявление гетерозиса по устойчивости обусловленное неаллельными взаимодействиями генов.

Анализ взаимосвязи коварианс родитель-потомок (W_r) и вариансов гибридов (V_r) свидетельствует о несущественности эпистатических эффектов генов (рис. 17) ($b=1,04$). График регрессии расположен близко к точке начала

координат – в контроле признака аддитивные и доминантные эффекты генов (неполное и полное доминирование) представлены в равной степени.

Таблица 61

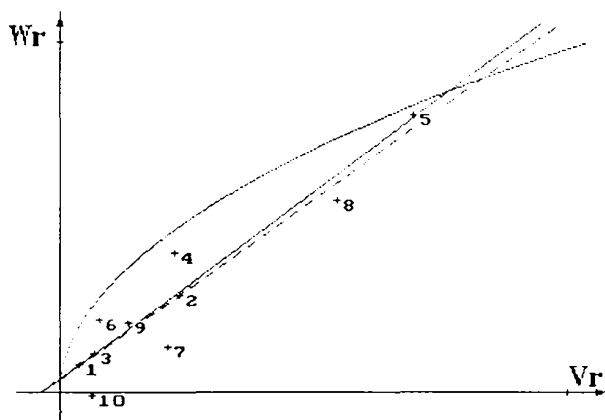
Эффекты и варианты СКС самонесовместимых линий капусты
по признаку устойчивость к слизистому бактериозу (2000 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1										
Бю12	-0,02									
Бю20	0,04	0,03								
Би10	0,14	0,26	0,12							
Б25	0,49	0,35	0,09	-0,09						
Хт5	0,03	0,02	-0,04	0,28	0,00					
Дрв1	-0,03	0,54	0,15	-0,18	0,27	0,06				
Дес4	0,15	-0,43	0,63	-0,37	-0,48	0,22	0,56			
Мег2	-0,16	0,36	-0,11	-0,06	0,26	0,01	-0,50	0,35		
Амф1	-0,21	-0,52	-0,46	-0,06	0,51	-0,07	0,40	0,38	-0,01	
S	0,04	0,13	0,07	0,05	0,13	0,02	0,14	0,19	0,08	0,14

NSR(sp) = 0,07

Рисунок 17

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий белокочанной капусты
по признаку устойчивость к слизистому бактериозу (2000г.)



Вариансы и ковариансы признака

	W_r	V_r
1	0,08	0,04
2	0,28	0,23
3	0,11	0,07
4	0,40	0,23
5	0,79	0,70
6	0,21	0,21
7	0,13	0,08
8	0,55	0,55
9	0,20	0,13
10	-0,01	0,06
Ср	0,27	0,23

-----	линия ед наклона
-----	$W_r = b \cdot V_r + a$
a =	0,04
b =	1,04
парабола	$W_r = \sqrt{V_r \cdot U_r}$
$U_r =$	0,96

По количеству доминантных генов линии можно расположить следующим образом: Амф1; Бю1; Бю20; Хт5; Мег2; Дрв1; Бю12; Би10; Дес4; Б25.

Оценка компонентов генетической вариации (табл. 62) свидетельствует о преимущественно неполном доминировании при наследовании признака: $H_1 < D$; $H_1/D < 1$; $\sqrt{(H_1/D)} < 1$. Кроме того уровень доминирования в разных локусах варьирует - $\frac{1}{2} * F / \sqrt{(D * (H_1 - H_2))} < 1$. В большинстве локусов преобладают доминантные аллели (эффекты доминантных генов) – $F > 0$.

Таблица 62

Оценка генетических компонентов для признака устойчивость
к слизистому бактериозу (2000 г.)

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	0,03	H1/D	0,75
D	0,92	$\sqrt{(H1/D)}$	0,86
H1	0,69	$\frac{1}{2} * F / \sqrt{(D * (H1 - H2))}$	0,80
H2	0,44	$1/4 H2/H1$	0,16
F	0,77	h2	0,56

Анализ парных коэффициентов корреляции свидетельствует о высокой ($r = 0,87 \pm 0,17$) связи между устойчивостью к слизистому бактериозу и ОКС линий, что позволяет прогнозировать проявление ОКС. Взаимосвязь фенотип – количество доминантных генов ($Xr + Wr + Vr$) и количество доминантных генов - ОКС ($Wr + Vr - ОКС$) также тесная ($r = -0,92 \pm 0,14$; $r = -0,84 \pm 0,19$ соответственно), что говорит о высокой наследуемости признака.

Значительных изменений по устойчивости к слизистому бактериозу в годы исследований у изученных образцов не происходило (табл. 63). У родительских линий величина признака в 2001 г. варьировала от 1,60 балла до 4,55 балла, у гибридных комбинаций от 1,50 балла до 4,70 балла. На уровне стандарта Amtrak F₁ (4,52 балла), было отмечено 12 гибридов F₁.

Различия между изучаемыми генотипами по общей и генотипической изменчивости (табл. 32, приложения), а также между линиями по ОКС, СКС и реципроктным эффектам (табл. 33 приложения) были существенны.

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по Хейману значительных отклонений в контроле признака от предыдущего года не выявил.

Таблица 63

Устойчивость F_1 гибридов к слизистому бактериозу, Эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий, балл (2001 г).

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	4,55	4,10	4,65	4,15	4,45	4,50	4,45	4,50	4,25	4,20
Бю12	4,45	4,55	4,40	3,70	3,55	3,95	3,40	2,95	4,20	3,15
Бю20	4,70	4,45	4,10	4,55	4,35	4,55	4,45	4,30	3,45	3,35
Би10	3,95	4,05	3,35	3,80	1,55	4,15	4,15	2,15	2,65	4,10
Б25	4,10	3,65	3,55	4,00	1,60	3,25	4,30	1,50	3,25	4,20
Хт5	4,60	4,25	4,50	4,15	4,10	3,75	4,55	1,65	4,45	4,45
Дрв1	3,85	2,65	3,90	3,45	2,15	3,10	3,05	3,70	2,95	4,00
Дес4	4,30	3,30	4,45	3,85	2,85	4,10	4,00	1,80	3,85	4,45
Мег2	4,35	4,35	4,60	4,20	4,20	3,15	3,35	4,45	3,90	4,25
Амф1	4,55	3,65	4,05	4,45	4,45	4,55	4,30	3,90	4,15	4,55
G	0,51	0,01	0,34	-0,14	-0,52	0,12	-0,21	-0,46	0,04	0,31
Мэ	-0,04	0,07	-0,07	0,64	-0,01	-0,14	0,72	-0,60	-0,37	-0,19
F1-p	-0,21	-0,76	0,10	-0,10	1,93	0,25	0,66	1,77	-0,01	-0,43

Стандарт Бирючукская 4,3 балла; Amtrak F_1 4,5 балла; Подарок 2,0 балла.

$HSP_{05}(x)=0,26$; $HSP_{05}(ОКС)=0,05$; $HSP_{05}(Мэ)=0,09$.

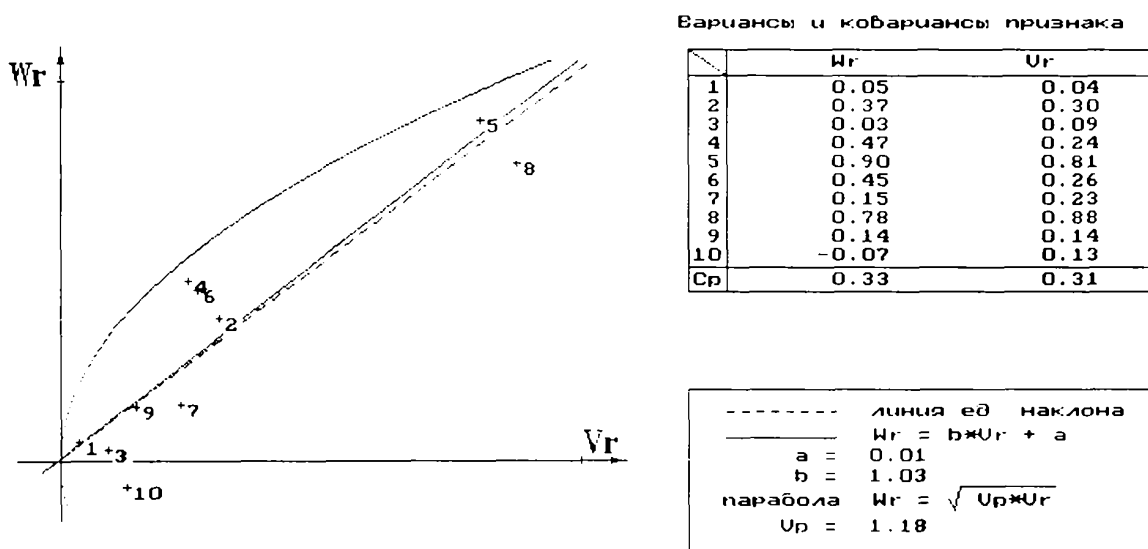
Эффекты ОКС у линий Бю1, Бю20 и Амф1 возросли, у линии Дес4 уменьшились существенно (табл. 63), у остальных изменились незначительно. Влияние плазмогенов на проявление признака существенно возросло у линий Би10, Хт5, Дрв1, Дес4.

Графический анализ данных (рис 18) свидетельствует об уменьшении влияния эффектов неполного доминирования – линия регрессии расположена в точке начала координат; и отсутствии эпистатических эффектов генов –

$b=1,03$. В оба года исследований максимальное число рецессивных генов отмечено у наиболее восприимчивых линий. Б25 и Дес4, которые обладают наиболее низкой ОКС. Линии с высокой ОКС Бю1, Бю20 и Амф1 выделяются высокой устойчивостью и большим числом доминантных генов. Таким образом высокая устойчивость к слизистому бактериозу наследуется доминантно.

Рисунок 18

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий по устойчивости к слизистому бактериозу (2001 г.)



3.9.3. Устойчивость к серой гнили

Возбудитель серой гнили (*Botrytis cinerea* Pers.) – наиболее распространенное и вредоносное заболевание белокочанной капусты при хранении (О.Г. Андросова, 1967; Л.С. Нестерова, 1989).

Для защиты капусты от гнилей во время хранения используют агротехнические приемы, повышающие устойчивость к болезням, профилактические мероприятия в хранилищах и антисептирование поверхности кочанов различными способами (газовая среда, фунгициды). В нашей стране нет фунгицидов, разрешенных к применению на

продовольственной капусте, поэтому основным фактором защиты от болезней при хранении является устойчивость капусты (Г.Ф. Монахос, Д.В. Пацурия, В.Г. Судденко, 2000).

При изучении устойчивости гибридов капусты к болезням при хранении в МСХА им К.А. Тимирязева выявлена высокая обратная корреляционная зависимость между содержанием сухого вещества 10-м и 15-м листе кочана и диаметром некротической зоны от заражения возбудителя. Определена высокая корреляционная зависимость между результатами оценки устойчивости генотипов инокуляцией листьев розетки во время вегетационного периода и инокуляцией кроющих листьев кочана после 2-х месяцев хранения ($r = 0,69 - 0,98$) (Ф.С. Джалилов, Г.Ф. Монахос, П.А. Семенов, 2000).

Сообщений по генетике устойчивости белокочанной капусты к возбудителю серой гнили мало. Последние исследования показали, что у самонесовместимых линий позднеспелой капусты устойчивость к *Botrytis cinerea* контролируется полигенно, а в наследовании признака преобладает неполное доминирование. Различия между линиями по специфической комбинационной способности определяются неравномерным распределением доминантных генов и комплементарным эпистазом (Г.Ф. Монахос, Д.В. Пацурия, В.Г. Судденко, 2000).

Определение наследования признака устойчивости к серой гнили, оценка общей комбинационной способности линий белокочанной капусты при селекции жаростойких гибридов F_1 раньше не проводилась.

По результатам хранения показатель устойчивости к серой гнили в 2001 г. (табл. 64) варьировал у родительских линий от 0,39 балла до 4,85 балла, у гибридов F_1 от 0,50 балла до 4,78 балла. Лучшим по устойчивости стандартом был гибрид Amtrak F_1 (4,81 балла). На уровне и выше стандарта Экстра F_1 (4,62 балла), отмечено 9 гибридных комбинаций – ценных по остальным хозяйственным признакам только 2 гибрида F_1 : Дес4хБю1(4,53 балла);

Амф1хБю20(4,58 балла). У большинства ценных по хозяйственным признакам гибридных комбинаций полученных скрещиванием лежкой и жаростойкой линий балл устойчивости был средним (3 - 4).

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов (табл. 34, приложения) и комбинационной способности линий по Гриффингу (табл. 35, приложения) свидетельствует о существенных различиях по общей и генотипической изменчивости, а также по ОКС, СКС и реципроктным эффектам.

Таблица 64

Устойчивость F_1 гибридов к серой гнили, эффекты ОКС и средние цитоплазматические эффекты самонесовместимых линий, балл (2000 г).

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	0,85	0,85	1,67	3,05	2,28	4,08	3,93	4,53	3,78	4,35
Бю12	0,88	0,39	0,80	2,17	0,98	3,95	3,28	3,00	2,53	4,00
Бю20	1,83	1,20	0,60	3,55	2,58	4,00	3,53	4,33	3,08	4,58
Би10	2,60	2,95	2,58	3,78	3,48	4,30	3,83	3,65	3,98	4,25
Б25	3,48	0,50	1,17	3,63	0,97	3,60	3,40	2,43	1,42	3,83
Хт5	4,23	3,88	3,33	4,53	3,13	4,53	4,55	4,23	2,83	4,78
Дрв1	2,98	3,15	2,8	2,95	1,78	3,58	2,05	2,98	2,25	4,15
Дес4	4,08	4,08	3,95	3,92	2,13	4,68	3,03	3,47	3,92	4,40
Мег2	2,70	2,33	3,98	4,13	2,10	4,25	3,88	3,38	3,85	4,40
Амф1	3,75	3,73	4,38	4,55	3,88	4,45	4,33	4,28	3,97	4,85
G	-0,39	-0,98	-0,54	0,35	-0,84	0,82	-0,01	0,47	0,06	1,04
Мэ	-0,20	0,11	-0,50	0,10	-0,12	0,19	0,72	-0,14	-0,25	0,09
F1-p	2,21	2,13	2,32	-0,22	1,57	-0,54	1,30	0,24	-0,63	-0,65

Стандарт Харьковская зимняя 2,9 балла; Amtrak F_1 4,8 балла; Поларок 2,1 балла.

$НСР_{0,5}(x)=0,84$; $НСР_{0,5}(ОКС)=0,23$; $НСР_{0,5}(Мэ)=0,33$.

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по Хейману (табл. 65) свидетельствует о существенных различиях между линиями по аддитивным и доминантным эффектам (значимость а и b). Эффекты доминантных генов преимущественно разнонаправлены (несущественность b_1), гены, проявляющие доминирование распределены между линиями неравномерно (существенность b_2). Эффекты неаллельного взаимодействия играют важную роль в контроле

признака (существенность b_3). Различия между линиями по материнским и реципрокным эффектам также достоверны (существенность c и d).

Таблица 65

Дисперсионный анализ диаллельной таблицы по признаку
устойчивость к серой гнили по Хейману (1954) (2000 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
a	9	18,67	45,79	3,18
a1	9	6,13	26,72	3,18
b	45	1,55	9,89	1,60
b1	1	10,73	8,39	161,00
b2	9	1,04	7,17	3,18
b3	35	1,42	11,13	1,69
c	9	1,07	5,05	3,18
d	36	0,34	2,38	1,69
Общее	99	2,62	14,65	1,39

На основании данных таблиц 36 - приложения и таблицы 65 можно сделать вывод, что различия между родительскими линиями по ОКС обусловлены аддитивными и доминантными эффектами генов с преобладанием аддитивных, что подтверждает графический анализ данных (рис. 3 приложения) и анализ компонентов генетической вариации – $D > H_1$ (табл. 67). Максимальные положительные эффекты ОКС отмечены у линий Амф1 и Хт5, высокими эффектами выделяются также линии Дес4 и Би10. Следует отметить, что все эти линии выделяются высокой ОКС и по лежкости. Максимальные отрицательные эффекты отмечены у линий Бю12 и Б25. Низкие отрицательные эффекты были у линий Бю20 и Бю1. Таким образом, высокая ОКС по признаку, как и предполагалось, отмечена у лежких линий сортотипов Амагер и Лангендейкер зимняя. У линий сортотипа Завадовская эффекты ОКС имели отрицательное значение. Перспективными для селекции на устойчивость к серой гнили по результатам оценки ОКС, можно считать линии Би10, Хт5, Дес4 и Амф1.

Анализ эффектов СКС (табл. 66) показал, что они варьировали в широких пределах: от $-0,99$ в комбинации Бю1хБю12 до $0,99$ в комбинации Бю1хДес4. Варьирование вариантов СКС также существенно. Высокие варианты СКС отмечены у линий Бю1, Бю12, Бю20, Б25, Дес4 и при использовании этих линий возможно получение комбинаций с показателями превышающими устойчивость ожидаемую на основе ОКС. У линии Дес4 высокая вариация СКС удачно сочетается с высокой ОКС.

Таблица 66

Эффекты и варианты СКС по признаку устойчивость к серой гнили, балл (2000г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1										
Бю12	-0,99									
Бю20	-0,55	-0,71								
Би10	-0,36	-0,04	0,02							
Б25	0,88	-0,67	0,03	0,81						
Хт5	0,50	0,85	0,16	0,02	0,16					
Дрв1	0,62	0,97	0,46	-0,19	0,21	-0,01				
Дес4	0,99	0,82	0,98	-0,26	-0,58	-0,06	-0,69			
Мег2	0,34	0,12	0,33	0,41	-0,68	-0,57	-0,22	-0,11		
Амф1	0,18	0,58	0,80	-0,27	0,43	-0,72	-0,02	-0,40	-0,14	
S	0,49	0,58	0,35	0,14	0,37	0,23	0,27	0,46	0,16	0,24

$$NSR(sp) = 0,12$$

Линия регрессии на графике (рис. 3 приложения) незначительно отклоняется от линии единичного наклона ($b=0,99$) и расположена на положительной части оси W_r . Можно предположить, что признак детерминируется доминантными и в большей степени аддитивными (преобладает неполное доминирование) эффектами генов, незначительные эпистатические эффекты генов, а также почти равномерное распределение рецессивных и доминантных аллелей в локусах $1/4 H_2/H_1 = 0,20$ позволяет нам

рассматривать полученные данные в рамках простой аддитивно-доминантной модели контроля признака (табл. 67). У исследуемой группы линий в контроле признака незначительно преобладает неполное доминирование, как в материале в целом ($H_1/D = 0,58$), так и в каждом локусе ($\sqrt{H_1/D} = 0,78$). Средняя степень доминирования в разных локусах неодинакова ($1/2 * F / \sqrt{D * (H_1 - H_2)} = 0,73$) и преобладают доминантные аллели или эффекты доминантных генов ($F = 1,48$).

Таблица 67

Оценка генетических компонентов для признака устойчивость к серой гнили (2000 г.)

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	0,09	H1/D	0,58
D	2,98	$\sqrt{H1/D}$	0,76
H1	1,72	$1/2 * F / \sqrt{D * (H1 - H2)}$	0,73
H2	1,38	$1/4 H2 / H1$	0,20
F	1,48	h2	2,35

Анализ парных коэффициентов корреляции выявил тесную взаимосвязь ($r=0,94 \pm 0,09$) между ОКС линий и устойчивостью к серой гнили (Хгг), а также высокий уровень зависимости фенотипического проявления признака Хгг и ОКС от количества доминантных генов $Wr+Vr$ ($r=-0,89 \pm 0,16$ и $r=-0,88 \pm 0,17$ соответственно).

Значения устойчивости к серой гнили в 2001 г. (табл. 68) у родительских самонесовместимых линий остались на прежнем уровне, а у гибридных комбинаций существенно изменились. На уровне лучшего стандарта Amtrak F₁ не отмечено ни одной гибридной комбинации.

Высокие положительные эффекты ОКС в 2001 году вновь проявили линии Би10, Хт5, Дес4 и Амф1. Линии Би10, Дрв1 и Амф1, обладающие высокими положительными эффектами плазмогенов следует использовать в

качестве материнского компонента скрещивания. У линии Дес4 влияние плазмогенов на проявление признака несущественно.

Таблица 68

Устойчивость гибридов F_1 к серой гнили, эффекты ОКС и
средние цитоплазматические эффекты (2001 г.)

	Бю1	Бю12	Бю20	Би10	Б25	Хт5	Дрв1	Дес4	Мег2	Амф1
Бю1	0,57	0,55	0,97	3,15	1,77	2,73	2,67	4,28	2,83	3,30
Бю12	0,52	0,30	0,45	1,75	1,02	2,65	3,13	3,43	2,48	3,38
Бю20	1,18	0,63	0,38	3,35	1,05	2,75	3,45	3,90	2,30	4,55
Би10	2,65	1,90	1,27	3,73	3,53	3,95	3,38	2,55	4,05	4,30
Б25	3,53	0,33	0,53	3,58	1,72	2,20	3,20	2,98	2,40	3,40
Хт5	3,60	2,73	1,65	4,20	2,73	3,92	4,23	3,58	2,98	3,78
Дрв1	2,45	2,30	1,65	3,50	1,63	2,93	3,53	2,83	1,40	3,30
Дес4	3,13	3,70	2,42	4,00	1,25	4,50	4,03	3,75	3,10	3,83
Мег2	1,08	1,88	2,65	3,85	0,87	3,35	3,38	3,43	3,00	3,97
Амф1	2,08	2,10	3,60	4,45	4,18	3,55	3,92	3,10	3,08	4,73
G	-0,57	-0,98	-0,80	0,59	-0,57	0,54	0,27	0,62	-0,01	0,91
Мэ	-0,20	-0,27	-0,80	0,42	-0,41	-0,09	0,94	0,01	0,02	0,38
F1-p	1,78	1,64	1,76	-0,43	0,51	-0,70	-0,56	-0,42	-0,28	-1,18

Стандарт Харьковская зимняя 2,7 балла; АмтракF₁ 4,8 балла; Подарок 1,7 балла.

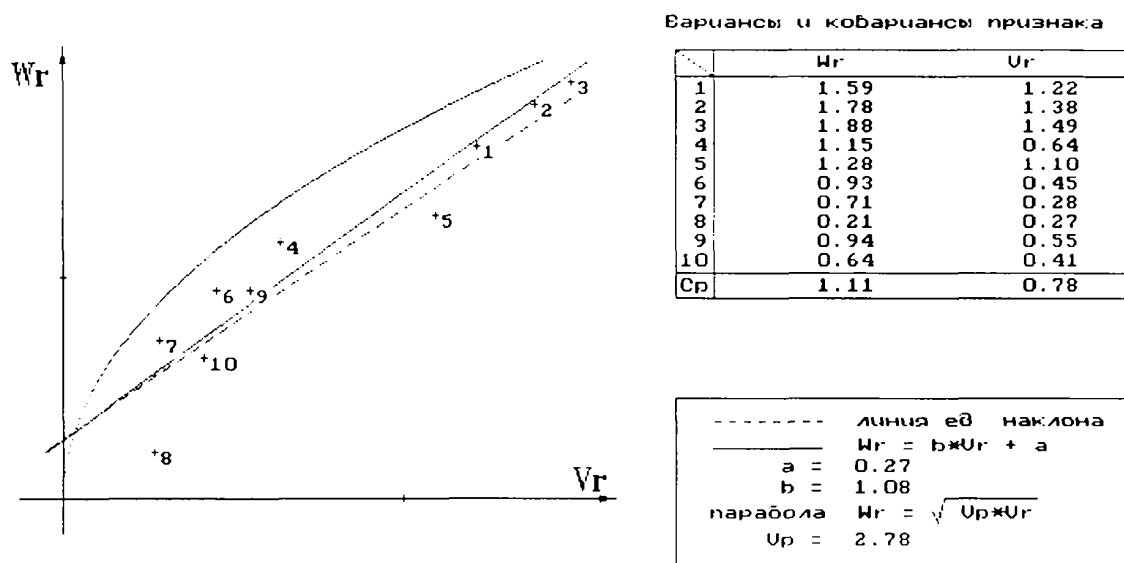
$HCP_{0,5}(x)=0,90$; $HCP_{0,5}(OKC)=0,53$; $HCP_{0,5}(Me)=0,32$.

Высокими вариансами СКС обладали линии Бю1, Бю12, Бю20, Би10, Б25, Дес4 и Амф1, что предполагает проявление гетерозиса по устойчивости к серой гнили в комбинациях с участием этих линий.

Существенных изменений величин факторов варьирования в результате дисперсионного анализа диаллельной таблицы в 2001 году не выявлено.

На графике регрессии линии (рис. 19) по количеству доминантных генов (эффектов доминантных генов) в порядке убывания расположены следующим образом: Дес4, Амф1, Дрв1, Хт5, Мег2, Би10, Б25, Бю1, Бю12, Бю20.

Регрессия ковариаций (W_{Γ}) и вариаций (V_{Γ}) линий по устойчивости к серой гнили (2001 г.)



Существенных изменений в величине генетических компонентов и парных коэффициентов корреляции по годам исследований не было.

3.10. Характеристика ОКС самонесовместимых инцухт-линий по основным хозяйственно-ценным признакам

Перспективными для дальнейшей селекционной работы являются линии сочетающие в себе высокие показатели общей комбинационной способности (ОКС) по многим наиболее ценным хозяйственным признакам. В наших исследованиях ценность линий определяется сочетанием высокой ОКС по урожайности, лёжкости, устойчивости к фузариозу и жаростойкости.

Среди изученных нами линий наиболее перспективными являются линии Бю1 и Бю20. У линии Бю1 высокая ОКС по массе кочана сочетается с высокими показателями ОКС по устойчивости к фузариозному увяданию, жаростойкости, солеустойчивости (табл. 69), у линии Бю20 высокая ОКС по средней массе кочана сочетается со средней по лёжкости и высокой по показателям устойчивости, у линии Хт5 высокая ОКС по массе сочетается с

высокой ОКС по лёжкости и устойчивости к фузариозу и серой гнили, а линия Амф1 обладает высокими значениями ОКС по лёжкости, устойчивости к фузариозу, серой гнили, а так же средним ОКС по содержанию витамина С. (табл. 69). Остальные линии обладали средними и низкими эффектами ОКС по большинству изученных признаков и не представляют большого интереса для селекции лёжкой капусты, адаптированной к засушливым условиям южных регионов.

Таблица 69

Значения ОКС самонесовместимых инбредных линий белокочанной капусты используемых в селекции на жаростойкость(2000-2001 гг.).

Селек- цион- ный номер	Эффекты ОКС										
	Сред- няя масса кочана, кг	Розет- ка лист- ев, см	Лёж- кость, %	Устой- чи- вость к фуза- риозу, балл	Устой- чи- вость к слиз. бактер. балл	Устой- чи- вость к серой гнили, балл	Жаро- стой- кость, балл	Соле- устой- чивость, балл	Вита- мин С, мг%	Ред. сахара, %	Раство- римые сухие в-ва, %
Бю 1	0,31	7,56	1,06	0,44	0,48	-0,48	2,53	2,73	-3,50	-0,22	-0,23
Бю12	0,03	2,17	-8,23	0,23	0,02	-0,98	1,83	1,43	0,77	-0,12	-0,12
Бю20	0,30	2,77	2,62	0,30	0,32	-0,67	2,35	1,56	1,77	-0,46	-0,67
Би 10	-0,41	-0,41	0,43	-0,72	-0,21	0,47	-2,05	-1,07	6,66	0,14	0,28
Б 25	-0,15	-0,77	-11,40	-0,58	-0,51	-0,71	-1,70	-0,67	-1,91	-0,17	-0,19
Хт 5	0,29	-1,17	8,02	0,31	0,19	0,68	-0,19	-0,37	-0,85	-0,33	0,13
Дрв1	-0,19	-3,27	0,47	-0,75	-0,25	0,13	-1,51	-1,25	3,26	0,17	0,10
Дес 4	-0,27	-2,65	1,54	0,27	-0,38	0,55	-0,06	-0,80	-1,51	0,58	0,39
Мег2	0,08	-1,78	2,30	0,10	0,06	0,03	-0,42	-0,89	-6,17	-0,08	0,06
Амф1	0,01	-2,47	9,39	0,40	0,29	0,98	-0,79	-0,67	1,48	0,50	0,25

Следует отметить, что гибриды F_1 имеющие самые большие показатели массы кочана и высокую товарность получены с использованием в качестве одного компонента скрещивания жаростойкой линии, в качестве другого - лёжкой, с продолжительным периодом покоя. Лучшие по продуктивности

гибриды F_1 показали при хранении в нерегулируемых условиях в течение 6 месяцев хорошую лежкость и высокий выход товарной продукции.

Изучение корреляционной зависимости между показателями ОКС по изучаемым признакам позволило установить достоверные её значения между массой кочана и показателями устойчивости к фузариозу (0,75), слизистому бактериозу (0,89), жаростойкости (0,75), солеустойчивости (0,75); между показателями жаростойкости и солеустойчивости (0,93); между продолжительностью вегетационного периода и лежкостью (0,72), устойчивостью к слизистому бактериозу (0,61), содержанием редуцирующих сахаров (0,74) и растворимых сухих веществ (0,59); между лежкостью и устойчивостью к серой гнили (0,96), содержанием редуцирующих сахаров (0,79) и растворимых сухих веществ (0,90); (табл. 36 приложения), что говорит о перспективности работы в данном направлении.

Как известно, между урожайностью и лёжкостью существует биологическая обратная корреляция. В изученном селекционном материале эта корреляция нарушена, что указывает на возможность создания на базе отобранных самонесовместимых линий гибридов F_1 , сочетающих высокую урожайность и жаростойкость с высокой лёжкостью.

Глава 4 СОЧЕТАЕМОСТЬ САМОНЕСОВМЕСТИМЫХ РОДИТЕЛЬСКИХ ЛИНИЙ ПО БИОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Высокое качество семян гибридов F_1 определяется не только высокой комбинационной способностью скрещиваемых родительских самонесовместимых линий по хозяйственным признакам, но и возможностью стопроцентного опыления. Различия между линиями по высоте растения,

срокам начала и окончания цветения приводят к появлению сибсовых семян или снижению семенной продуктивности при их полной самонесовместимости. Исследования, проведенные с линиями позднеспелой белокочанной капусты в МСХА им К.А. Тимирязева показали, что вследствие генотипической разнокачественности по семеноводческим признакам только 12,3% линий отвечают необходимым требованиям (А.В. Крючков и др., 1988).

При двухлетнем цикле выращивания семенных растений белокочанной капусты возможно значительное влияние на сроки прохождения яровизации, начало и продолжительность цветения, а также на высоту и тип семенного куста.

На продолжительность периода яровизации оказывают влияние условия корневого питания (В.Т. Красочкин, 1954), влажность почвы (Т.В. Лизгунова, 1963), возраст маточных растений (Т.В. Лизгунова, 1984; Н.Н. Воробьева, 1988), стимуляторы роста (J. Borkowski, 1961; N.P.A. van Marrewijk, 1976) и условия хранения маточников (А.В. Крючков и др., 1990). На рост, развитие и семенную продуктивность семенников белокочанной капусты оказывает влияние как возраст маточных растений (Д.В. Пацурия, 1989; В.Г. Судденко, 1989), так и условия хранения (В.М. Пастухов, 1979; А.В. Крючков и др., 1990)

Перечисленные методы эффективны только при незначительных различиях между родительскими линиями в прохождении фаз органогенеза и двухлетнем цикле выращивания семенников. Поэтому оценка родительских самонесовместимых линий белокочанной капусты по семеноводческим признакам является важным этапом их селекции.

Объектом исследований служили десять самонесовместимых инцухт-линий белокочанной капусты, используемые в селекции лежких, жаростойких гибридов F_1 . Линии созданы из сортов отечественной и зарубежной селекции сортотипов Белорусская (Б25, Мег2), Завадовская (Бю1, Бю12, Бю20), Амагер (Би10, Хт5, Дес4), Лангендейкер зимняя (Дрв1,

Амф1), на Селекционной опытной станции им. Н.Н. Тимофеева (МСХА). Оценка линий по семеноводческим признакам проведена на Бирючукской ОСОС (ВНИИ овощеводства, Ростовская обл.) с использованием методики ТСХА (А.В. Крючков, Г.Ф. Монахос, В.Г. Судденко, 1988).

На 10-15 учетных растениях учитывали высоту растений, начало цветения (15% растений), массовое цветение и окончание цветения (75% растений), окраску венчика цветков в баллах: 1 балл - светло-желтая; 2 балла – желтая; 3 балла – темно-желтая. Анализируемые самонесовместимые линии относятся к разным группам спелости (среднеспелой, среднепоздней и позднеспелой). Кроме того, линии Бю1, Бю12 и Бю20 не смотря на то, что относятся к позднеспелой группе, имеют относительно короткий период яровизации. Проведенный 1 апреля морфогенетический анализ степени дифференциации цветков в конусе нарастания позволил разделить линии на 3 группы (табл. 70). У четырех линий первой группы наблюдали сформированные бутоны, у двух линий второй группы - формирование зачатков цветков в виде меристематических бугорков, у четырех линий третьей группы дифференциация конуса нарастания отсутствовала. Большие различия по срокам цветения и высоте растений (табл. 70), обусловлены значительными генотипическими различиями между линиями по изучаемым признакам.

Различия между линиями по срокам цветения между группами и в пределах групп имели приблизительно одинаковое значение, однако тенденция различий между группами сохраняется. Гораздо сильнее в пределах групп варьировала высота растений, и никакой связи со сроками яровизации этого признака не наблюдается.

При удовлетворительной разнице по высоте семенников (не более 20 см.), по началу (3 суток) и окончанию цветения (5 суток), среди исследованных линий сочетаемость по отдельному и по всем признакам сильно варьировала (табл. 71).

Характеристика родительских самонесовместимых линий
белокочанной капусты по срокам цветения, окраске цветков и
высоте растений в открытом грунте (2002 г.)

Линия	Начало цветения. дней	Конец цветения. дней	Окраска цветков. балл	Высота семен- ников, см
Бю1	38	68	2	144
Бю12	34	63	2	132
Бю20	35	67	2	147
Б25	40	63	2	102
В среднем	36,9	65,2	2	131,2
Мег2	42	71	2	140
Хт5	51	77	2	151
В среднем	46,5	74	2	145,5
Би10	46	71	1	132
Дес4	53	85	2	149
Дрв1	55	83	1	141
Амф1	56	89	2	135
В среднем	52,5	82	1,5	139,2

По началу и окончанию цветения сочетаются соответственно 17,7% и 28,8% комбинаций, по окраске цветков 71,2% по высоте растений 80,0% комбинаций. Вместе по всем четырем признакам сочетается только 6,6% комбинаций. Линии, используемые в получении урожайных, высококачественных гибридных комбинаций (Хт5хБю1; Дес4хБю1; Амф1хБю1), по семеноводческим признакам не сочетаются. Поэтому при разработке технологии семеноводства этих гибридов необходим поиск агротехнических мероприятий устраняющих несовместимость по изучаемым признакам, и в первую очередь по началу и массовому цветению. В практике гибридного семеноводства для синхронизации цветения при

беспересадочном семеноводстве в условиях субтропиков используют разное время вскрытия кочана и обработку поздноцветущих линий гибберелиновой кислотой (ГК-3)

Таблица 71

Степень сочетаемости родительских линий по изучаемым признакам, %

Признак	Сочетаемость
1	17.7
2	28.8
3	71.2
4	80,0
1+2	11.0
1+3	13.0
1+4	13,0
2+3	22,0
2+4	22,0
3+4	48,8
1+2+3	8.8
1+3+4	8.8
2+3+4	13,0
1+2+3+4	6.6

Глава 5 РЕЗУЛЬТАТЫ КОНКУРСНОГО СОРТОИСПЫТАНИЯ ПЕРСПЕКТИВНЫХ F₁ ГИБРИДОВ

В 2001-2002 гг. проведено конкурсное сортоиспытание лучших по комплексу хозяйственных признаков гибридов F₁(Хт5хБю1; Дес4хБю1; Амф1хБю1). Гибриды F₁ сравнивались с лучшими сортами и гибридами F₁, рекомендованными к использованию в Ростовской области. Большое количество стандартов объясняется отсутствием районированных сортов и гибридов F₁, соответствующих модели испытываемых гибридных комбинаций. Результаты сортоиспытания представлены в таблицах 72-75.

Оценка урожайности, товарности и устойчивости
к основным патогенам в поле (2001 - 2002 г.)

Образец	Общая урожай- ность. т/га	Товар- ность. %	Устойчивость к фузариозу. балл	Устойчивость к слизистому бактериозу. бал
Хт5 х Бю1	77,5	94,9	4,5	4,5
Des4 х Бю1	65,0	80,1	4,6	4,4
Амф1 х Бю1	72,5	90,8	4,7	4,6
Подарок 2500 ст.	52,5	62,4	2,4	2,1
Харьковская зимняя ст.	60,0	78,7	3,6	3,2
Бирючукская 138 ст.	78,5	77,4	4,3	4,5
Экстра F ₁ ст.	48,7	92,8	4,2	4,2
Amtrak F ₁ ст.	47,5	98,0	4,8	4,5
НСР ₀₅	2,65 т/га		0,55	0,25

Лучший из гибридов F₁ по общей урожайности Хт5хБю1 (рис. 4 приложения) был на уровне стандарта Бирючукская 138, хотя товарность последнего на 17,5% ниже (табл.72). Все гибриды F₁ были более урожайными в сравнении с лежкими стандартами Экстра F₁, Amtrak F₁ (рис. 7 приложения) и Харьковская зимняя. Товарность испытываемых образцов была на уровне районированных гибридов F₁, Экстра F₁ и Amtrak F₁.

Иммунологическая оценка показала, что гибриды F₁ Хт5хБю1; Des4хБю1 (рис. 5 приложения) и Амф1хБю1 (рис. 6 приложения) относятся к группе устойчивых к фузариозному увяданию и слизистому бактериозу и оказались на уровне лучших стандартов Бирючукская 138 и Amtrak F₁.

Анализ качественных показателей позволил точнее охарактеризовать испытываемые гибридные комбинации. Самый крупный кочан отмечен у гибрида Хт5хБю1 (3,1 кг) и, что очень важно, эта комбинация оказалась самой скороспелой (146,7 дней) из испытываемых (табл. 73).

Качественные характеристики испытываемых образцов
белокочанной капусты (2001 - 2002 г.)

Образец	Вегета- ционный период, дней *	Средняя масса кочана, кг *	Плот- ность, г/см ³ *	Витами- на С, мг% **	Содержание	
					редуци- рующих сахаров, % **	раствори- мых сухих веществ, % **
Хт5 х Бю1	146,7	3,1	0,83	58,9	5,23	8,5
Des4 х Бю1	167,5	2,6	0,82	55,8	5,28	7,9
Амф1 х Бю1	159,4	2,9	0,72	60,9	5,71	8,9
Подарок 2500 ст.	139,3	2,1	0,51	38,1	4,12	7,2
Харьковская зимняя ст.	179,6	2,4	0,74	45,2	4,18	8,6
Бирючукская 138 ст.	168,7	3,5	0,54	49,3	5,26	8,1
Экстра F ₁ ст.	154,4	1,9	0,86	45,2	3,67	9,7
Amtrak F ₁ ст.	150,2	1,8	0,89	42,4	4,11	10,2
НСР ₀₅		0,68	0,04	4,31	0,45	0,46

Примечание: * - данные 2001-2002 гг.; ** - данные 2002 г.

Содержание аскорбиновой кислоты и редуцирующих сахаров у всех испытываемых гибридов выше, чем у лучшего из стандартов Amtrak F₁. Самое высокое содержание отмечено у Амф1хБю1. По плотности кочана испытываемые гибриды уступали стандартам Экстра F₁ и Amtrak F₁ но значительно превосходили Бирючукскую 138. по содержанию растворимых сухих веществ гибридные комбинации Хт5хБю1 и АмфхБю1 были на уровне сорта Харьковская зимняя (8,5; 8,9 и 8,6% соответственно).

Результаты хранения испытываемых гибридов в 2001-2002 гг. наряду с другими гибридными комбинациями показали различное варьирование показателей лежкости среди гибридов F₁ и стандартов (табл. 74). Различия в убыли массы и общих потерях при хранении между образцами Des4хБю1 и Амф1хБю1 были в пределах ошибки опыта и приближались к показателям стандарта Экстра F₁. По убыли массы гибрид Хт5хБю1 был ближе к сорту

Харьковская зимняя (17,2% и 19,4% соответственно), отличаясь большей устойчивостью к серой гнили и точечному некрозу. Отход при зачистке у испытываемых гибридов был в среднем на 44,8% ниже, чем у сорта Харьковская зимняя, однако гибридные комбинации, хотя и незначительно, уступали по лежкости лучшим стандартам Экстра F₁ и Amtrak F₁.

Таблица 74

Оценка лежкости и сохраняемости сортообразцов капусты
(2001-2002 гг.)

Образец	Убыль массы, %	Устойчи- вость к серой гнили, балл	Устойчи- вость к точечному некрозу, балл	Отход при зачистке, %	Треснув- ших ко- чанов, %	Общие потери при хранении, %
Хт5 х Бю1	17.2	3.5	4.4	13.7	-	30.9
Дес4 х Бю1	13.3	4.4	3.9	12.6	-	25.9
Амф1 х Бю1	13.4	3.8	4,1	13.0	-	26,4
Подарок 2500 ст.	25.1	1.4	3.8	28.4	12	65.5
Харьковская зимняя ст.	19,4	2.6	3.1	23.8	4	47,8
Экстра F ₁ ст.	12,8	4,4	3,9	10,4	-	23,2
Amtrak F ₁ ст.	11,6	4,8	4,2	9,1	-	20,7
НСР ₀₅	2,07	0,91	1,08			8,22

По результатам дегустационной оценки, проведенной в 2002 г. перед закладкой на хранение, а также в марте 2002 г. (результаты хранения 2001-2002 гг.), вкусовые качества гибридов F₁ Хт5хБю1 и Дес4хБю1, в начале и конце хранения были определены как хорошие и отличные (4 и 5 баллов), а гибрида Амф1хБю1 – как хорошие (4 балла), что на уровне и лучше стандарта Харьковская зимняя.

На основании данных предыдущих лет и конкурсного испытания 2002 г. можно говорить о том, что в оцениваемых гибридных комбинациях Хт5хБю1; Дес4хБю1; Амф1хБю1 удалось совместить ценные качества

жаростойкой и лежкой белокочанной капусты. По результатам конкурсного сортоиспытания гибриды F₁ Хт5хБю1 и АмфхБю1 как наиболее соответствующие разработанной модели следует рекомендовать для передачи в Государственное испытание.

ВЫВОДЫ

1. Скрещиванием самонесовместимых инбредных линий белокочанной капусты получены гибридные комбинации (Хт5хБю1; Дес4хБю1; Амф1хБю1), превосходящие по урожайности на 19,5 % и лежкости на 24,7 % стандартный сорт Харьковская зимняя и не уступающие по товарности и групповой устойчивости к болезням стандартам Экстра F₁ и Amtrak F₁, а по жаростойкости стандарту Бирючекутская 138.

2. Разнообразие изученных F₁ гибридов белокочанной капусты по основным хозяйственно-ценным признакам определяется, главным образом, различиями между родительскими линиями по общей комбинационной способности и, в меньшей мере, - по специфической.

3. Различия по общей комбинационной способности по продолжительности вегетационного периода, розетке листьев, устойчивости к основным патогенам, лежкости, жаростойкости, солеустойчивости детерминируются как аддитивными, так и доминантными эффектами полигенов. Разное проявление специфической комбинационной способности обусловлено, в основном, неаллельными взаимодействиями генов, сверхдоминированием, а также асимметрией в распределении доминантных аллелей между родительскими линиями.

4. В наследовании инбредными линиями признаков продолжительности вегетационного периода, высоты наружной кочерыги диаметра розетки листьев и жаростойкости в оба года исследований преобладало неполное доминирование; массы кочана – комплементарный эпистаз. Эти линии наиболее перспективны в селекции жаростойких гибридов. Содержание аскорбиновой кислоты и редуцирующих сахаров определяется в основном комплементарным эпистазом и незначительно аддитивными и доминантными эффектами генов; лежкость детерминируется в основном аддитивными и незначительно эпистатическими эффектами генов.

5. В селекционной работе по созданию высокоурожайных гибридов F_1 для юга России следует использовать линии Бю1, Бю20, Хт5, Дес4, Амф1; устойчивых к слизистому бактериозу – Бю1, Бю12, Бю20; устойчивых к фузариозному увяданию Бю1, Бю20, Хт5, Дес4, Амф1; жаростойкости и устойчивости к засолению линии Бю1, Бю20 и Бю12 (сортотип Завадовская). Перечисленные линии обладают высокими эффектами ОКС по соответствующим признакам.

6. В связи с тем, что коэффициенты корреляции между фенотипическим проявлением признака и эффектами ОКС по таким признакам как продолжительность вегетационного периода, масса кочана, диаметр розетки, жаростойкость, устойчивость к основным патогенам имеют высокие положительные значения (0,68-0,97), подбор линий для гибридизации можно проводить по фенотипу.

7. Существует возможность совмещения в гибридных комбинациях ценных свойств лежких, устойчивых к фузариозу линий сортотипов Амагер и Лангендейкер зимняя и высокопродуктивных устойчивых к фузариозу, высокой температуре и засолению почвы линий сортотипа Завадовская: Бю1хХт5; Бю1хДес4; Бю1хАмф1; Хт5хБю1.

РЕКОМЕНДАЦИИ И ПРЕДЛОЖЕНИЯ

1. Организовать производство семян F1 гибридов (Хт5хБю1; Дес4хБю1; Амф1хБю1) для проведения стационарного испытания и передачи лучших из них в Государственное сортоиспытание.

2. Использовать Линии Бю1, Бю20 в селекции жаростойких, с групповой устойчивостью к основным патогенам гибридов F₁.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверченкова З.Г. Гетерозис и расовый состав сортов капусты.- Докл. ТСХА, вып. 77, 1962, - с.325-330.
2. Аверченкова З.Г. К методике выделения стерильных форм у белокочанной капусты.- Н.тр. ВАСХНИЛ “Гетерозис в овощеводстве”.-Л.: 1968, -с.293-296.
3. Аверченкова З.Г. К вопросу о выведении форм с пыльцевой стерильностью у белокочанной капусты. –Докл. ТСХА, -М., -1971, -вып.170, -с. 113-117.
4. Аверченкова З.Г. Изучение особенностей проявления гетерозиса у белокочанной капусты.-Автореф. канд. дисс.- М.: 1974,-17с.
5. Аверченкова З.Г. Изучение комбинационной способности отдельных растений белокочанной капусты сорта Номер первый 147.-Докл.ТСХА, вып. 216,-М.: 1976,- с.153-158.
6. Абдул Хамид Влияние обработки раствором хлорида натрия на завязываемость семян при автогамном опылении цветков самонесовместимых линий раннеспелой и среднеспелой капусты белокочанной. –Тезисы докл. Научн. Конф молодых ученых-овощеводов (вторые Кв. чт.) –М., ВНИИО –2000, -с. 12-14.
7. Абдул Хамид Усовершенствование способов размножения самонесовместимых линий белокочанной капусты и элементы технологии семеноводства F₁ гибридов в условиях Пакистана (Кашмир). –Автореф. Дис. Канд. С.-х. наук. –М., -2001, -21с.
8. Алиев Э. Селекция на лежкость белокочанной капусты – важное направление в условиях Узбекистана. – Бюл. ВИР, - Л., 1980, Вып. 1, – с. 38.
9. Алипиева М. Преодоляване на самонесъвместимостта при главна сто то зеле (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) через топлинно въздействие върху близалцето. –Генетика. Селекция –1989, т.22, № 6, -с. 500-504.

10. Альтергот В.Ф. Действие повышенной температуры на растение в эксперименте и природе. – М., 1981, - с. 39-41.
11. Андросова О.Г. К вопросу о хранении белокочанной капусты. –Труды Харьковской с-х. ин-т. им Докучаева. сб. Исследования по биологии и технологии плодовых и овощных культур. Киев: Урожай. – 1967. – т. LXI.- с.136-142.
12. Андриюшенко В.К. Селекционно-генетические методы улучшения качества овощей. Кишинев, Штинница, -1987, -149 с.
13. Артемов А.С. Сорты поздней капусты для хранения в свежем виде. -Тр. Молдавского НИИЗО. –1965, -Т.7, -Вып.1, -с.197-199.
14. Артемов А.С. Семеноводство и селекция. поздней капусты -Тр. Молдавского НИИЗО. –1968, -Т.9, -Вып.1. -с.91-95.
15. Артемьева А.М. Общая и специфическая комбинационная способность самонесовместимых инбредных линий капусты белокочанной.- Бюлл.ВИР - Л.: 1983, вып. 187, - с.58-59.
16. Артемьева А.М. Проявление гетерозиса у линейных гибридов белокочанной капусты.-Автореф.канд.дисс.-Л.:ВИР, 1985, - 19с.
17. Арциховская Е.В. Окислительные системы и дыхание органов запаса у растений. Докл. дисс.. –М., Ин-т биохимии им. А.Н. Баха А.Н.СССР, 1956
18. Балашова Н.Н., Игнатов А.Н. Использование генетических ресурсов Brassicaceae для селекции овощных культур на устойчивость к болезням. //С.-х. биология. Сер. Биология растений,, 1996; № 5, -с.20-27
19. Барашева Г.М. Наследование сухого вещества, нитратного азота и аскорбиновой кислоты у инбредных линий редиса. –М.: МСХА, 1999, -11с.
20. Барашкова Э.А. и др. Образцы кочанной капусты с характеристикой солеустойчивости, жаростойкости и устойчивости к пониженным температурам на ранних этапах онтогенеза.Л.:ВИР, 1989, - 39с.
21. Биохимические методы анализа растений. под ред. М.Н. Запрометова М., 1984, -С. 67-76, 94-99

22. Бондаренко Л.В., Вольф В.Г. Эффективность различных методов определения комбинационной способности инцухт-линий подсолнечника. - в сб. "Селекция и семеноводство" - Киев : Урожай, 1973, вып.24, - с.44-48.
23. Бондаренко Л.Д. Сорта белокочанной капусты на Кубани. -Бюл. ВИР. Л., -1980, вып. 101, -с. 65.
24. Боос Г.В. Методы ускоренной оценки исходного материала для селекции капусты. -Бюл. ВИР -Л., 1980, -вып.101, -с. 22.
25. Боос Г.В., Артемьева А.М. Комбинационная способность сортов и линий капусты белокочанной. -Агробиологическое изучение кормовых и плодовых культур в условиях Нечерноземной зоны РСФСР. - Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции. -М., -1984, -т. 86, -с. 44-51.
26. Боос Г.В., Симон А.М., Артемьева А.М. Устойчивость межлинейных гибридов белокочанной капусты к киле и пероноспорозу. - Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции. -М., -1987, -т. 110, -с. 99-103.
27. Боос Г. В., Бадина Г. В., Буренин В. М. Гетерозис овощных культур - Л. Аропромиздат, 1990. - 223 с.
28. Бочкарев С.В. Комбинационная способность самонесовместимых инбредных линий брюссельской капусты в системе полных диаллельных скрещиваний.- Автореф.канд.дисс.- М.: 1993,- 16с.
29. Брежнев Д.Д. Гетерозис и его значение // В кн. Гетерозис в овощеводстве. Л.: Колос. 1966. С.5-52.
30. Ванюшкин В.А. Испытание сортов белокочанной капусты на устойчивость к слизистому бактериозу в условиях Приморского края. мол.уч.-с.х-ву неч.зоны. -Тезисы док . конф. молодых ученых. М., 1990, - с.74-75.

31. Вольф В.Г. и др. Методические рекомендации по применению математических методов для анализа экспериментальных данных по изучению комбинационной способности. - Харьков : 1980, - с.1-53.
32. Воробьева Н.Н. Особенности размножения исходных родительских самонесовместимых инбредных линий скороспелой капусты. –Автореф. дисс. канд. с.-х. наук, -Москва, -1989. –18с.
33. Воронин М. Plasmodiophora brassicae - организм, причиняющий капустным растениям болезнь, известную под названием “кила”. - Тр.С.-Петербургского общества естествоиспытателей, VIII. - С.-Петербург : 1877, - с. 169-201.
34. Генкель П.А.. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – М.: Наука, - 1982. – 280с.
35. Гизатова А.Ф. Жаровыносливость кочанной капусты в условиях Чуйской долины. – Тр./Киргизский институт земледелия, -1962. вып.4 –с.89-96.
36. Гизатова А.Ф. Результаты испытания первого поколения межсортовых гибридов капусты в Чуйской долине Киргизской ССР. - Бюлл.Кирг.НИИ земледелия, 1965, №9, - с.93-102.
37. Гизатова А.Ф. Изучение и выделение исходного материала для белокочанной капусты в Чуйской долине Киргизии. Автореф. дис. канд. с.-х. наук, -Л.: Пушкин, -1968, -24 с.
38. Гизатова А.Ф. Результаты селекционно-семеноводческой работы с овощными культурами в Киргизии. -- в тр.”Вопросы интенсификации земледелия в условиях Киргизской ССР”.- Фрунзе : 1981, - с.96-102.
39. Григальюнайте Б. Устойчивость некоторых сортов капусты к микромицетам. в кн. Защита плодовоовощных культур от болезней, вредителей и сорняков при интенсивной технологии возделывания. Вильнюс,. 1988, -с. 45
40. Гужов Ю. Л. Гетрозис и урожай. М.: Колос.- 1969.-224 с.

41. Гуляев Г.В., Мальченко В.В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. –М., Россельхозиздат, -1975, 215 с.
42. Гуляев Г.В. Генетика. –М., Колос. –1977, -376 с.
43. Гуляев Г.В., Гужов Ю.Л. Селекция и семеноводство полевых культур. - М., Колос, -1978, -439 с.
44. Гутиэррес А.Г. Проявление самонесовместимости у линий белокочанной капусты в зависимости от состояния цветка и условий выращивания растений. - Автореф.канд.дисс. - М.: 1987, - 16с.
45. Даскалов Х., Михов А. и др. Гетерозис и его использование в овощеводстве.- М.: Колос, 1978. - 309с.
46. Даскалов Х. Сущность и значение гетерозиса. Опыт овощевода. - в кн.: Наука и человечество. - М.: Знание, 1981. - с.121-126.
47. Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. - ОГИЗ-СЕЛЬХОЗГИЗ. - М.-Л.: 1939.- 339с.
48. Джалилов Ф.С., Корсак И.В., Перебитюк А.Н. Использование флуоресцирующих псевдомонад для защиты капусты от бактериальных болезней. - Изв.ТСХА, 1994, вып.2. - с.93-98.
49. Джалилов Ф.С., Корсак И.В., Монахос Г.Ф. Сравнение методов оценки устойчивости капусты к сосудистому бактериозу. - Изв.ТСХА, вып.2.- с.147-151.
50. Джалилов Ф.С., Монахос Г.Ф., Артемьева Е.А. Совершенствование методики оценки устойчивости пекинской капусты к слизистому бактериозу. В сб. Селекция и семеноводство овощных культур в XXI веке . – М., 2000, т.1,- с, 226-227.
51. Джалилов Ф.С., Монахос Г.Ф., Семенов П.А. Наследование устойчивости гибридов капусты к болезням при хранении. – в сб. Селекция и семеноводство овощных культур в XXI веке. – М., 2000. – т.1.-с225.
52. Джохадзе Т.И. Гетерозисные гибриды белокочанной капусты. - Бюлл.ВИР. -Л.: 1974, №40. - с.69-75.

53. Джохадзе Т.И. Комбинационные свойства скороспелых сортов белокочанной капусты. // Сб. науч. тр. Методы ускорения селекции овощных культур. Л.: 1975. С.45-47.
54. Джохадзе Т.И., Кравец Л.А. Капуста краснокочанная, савойская, брюссельская, брокколи. - Л.: Колос, 1983. - 72с.
55. Довгаль Е.С. Изучение фузариозного увядания в условиях лесостепи Украины и разработка мер борьбы с ним. Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биологических наук, Харьков, 1968
56. Дорохов А.А. Гетерозис у капусты. - в сб.: Тр.плодоовощного ин-та им. И.В. Мичурина, 1960, т.ХІ. - с.133-139.
57. Дорохов А.А. Подбор и испытание межсортовых гибридов капусты для Тамбовской области. - в сб.: Использование гетерозиса в овощеводстве.- Краснодар : 1963. -с.161-163.
58. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. - М.: Агропромиздат, 1985. - 351с.
59. Ерина О. И., Прокопенко В. П. О подборе родительских пар гетерозисных гибридов томата на основе физиологических показателей. Доклады ВАСХНИЛ, 1971, № 2, с. 17 – 18.
60. Жегалов С.И. Гетерозис и его значение. - отд. оттиск из жур. "Агроном", 1926, №4 - с.1-8.
61. Жеребило О.Г., Мороз С.И., Гвоздяк Р.П. Липополисахариды *Erwinia carotovora* p v. *carotovora* // Микробиология животных. 1990. т.52, №2, - с. 22/
62. Зауралов О.А. Физиология жароустойчивости белокочанной капусты на юге. –Тр. НИИОХ, -М., -1959, т. 2, вып. 2, -с. 49.
63. Зезекало В.И. Капуста: Рекомендации, Р./н.Д.. Ростиздат. -1981. -с.4
64. Зезекало В.И. О возможности оценки сортов и гибридов капусты на устойчивость к воздушной засухе и повышенным температурам воздуха по корреляционным признакам. в кн. Генетика и селекция растений на Дону изд. Рост. Университета, Р./н.Д., 1983, -с. 138

65. Ивакин А. П., Катаржина Л. А. Устойчивость сортов кочанной капусты к высокой температуре в условиях Волго-Ахтубинской поймы. Л.: - Бюл. ВИР, 1979, -Вып.74.
66. Ивакин А.П. Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным воздействиям среды в связи с задачами селекции. – Л.-1981. – с.56-57.
67. Ивашенко В.Г. и др. Диаллельный анализ комбинационной способности самоопыленных линий кукурузы по устойчивости к стеблевым гнилям в различных условиях выращивания. - в ж.:С.-х.биология. 1983,№5. - с.77-80.
68. Йорданов М., Даскалов Х. и др. Гетерозис и его использование в овощеводстве. - М.: Колос, 1978. - 308с.
69. Кардаева Н.С., Катаржина Л. Фузариозное увядание капусты. –в ж. Картофель и овощи. –М., -1974, №7, -с. 34.
70. Квасников Б.В. Гибридные семена овощных культур. М., 1961, 12 с.
71. Квасников Б.В. Гибридные семена овощных культур. - М., 1964. - 7с.
72. Квасников Б.В., Белик Т.А., Корнацкая Н.М. Селекция капусты на устойчивость к киле // В кн. Докл. сов. уч. к XVII междунар. конгрессу по садоводству. М.: 1966. С.423-429.
73. Квасников Б.В. О направлениях в работе по гетерозису у овощных и бахчевых культур. - в сб.: Гетерозис в овощеводстве. - Л.: Колос, 1968. - с.3-24.
74. Квасников Б. В., Черемисина Е. Д., Маслова Н. М. Методика создания инфекционных фонов при изучении устойчивости капусты к сосудистому бактериозу и фузариозу. –в кн. Методы фитопатологических и энтомологических исследований в селекции растений. –М., 1977, -с.173-181.
75. Кедров-Зихман О.О. Поликросс - тест в селекции растений. - Минск, 1974. - с.127.
76. Кельрейтер И.Г. Учение о поле и гибридизации растений. - Изд-во: ОГИЗ-СЕЛЬХОЗГИЗ. - М.-Л., 1940. - 245с.

77. Кирпичников В.С. Генетические механизмы и эволюция гетерозиса. - в ж.: Генетика, 1974, т.10, №4. - с.165-179.
78. Китаева И.Е. Гетерозисные гибриды белокочанной капусты. - в сб.: Гетерозис в овощеводстве. - Л.: Колос, 1968. - с.230-236.
79. Китаева И.Е. Капуста // М.: Моск. рабочий. 1977. 128 с.
80. Кобылянский В.Д., Лапиков Н.С. Перспективы использования гетерозиса в селекции гибридной ржи. - Тр.по прикл.бот., ген. и сел., 1976, т.58, вып.2. - с.128-154.
81. Колобердина З.И. Использование гетерозиса для повышения урожайности.//Вестник с.-х. науки, М.: 1941.
82. Конарев В.Г. Биохимические и молекулярно-генетические аспекты гетерозиса. - в ж.: Вестник с.-х. науки. - М., 1974, №2. - с.1-10.
83. Конвичка О. Методы селекции капусты. - в сб.: Обмен опытом получения высоких урожаев капусты (Материалы совещания с участием представителей стран народной демократии). - М.,1958. - с.391- 393.
84. Королева С.В. Гетерозисные гибриды для юга России. – Гетерозис с.-х. Растений. М., 1997. –с. 122
85. Королева С.В. Гетерозисные гибриды капусты белокочанной. – Научн. Тр., -ВНИИССОК, -М., 1999, -с. 81-82.
86. Красочкин В.Т. Влияние условий питания на прохождение стадий яровизации у свеклы. –Тр.по прикл. бот., ген. и селек., -М., -1954. –т.31, - вып.1, -с. 157-161.
87. Крючков А. В. Проявление самонесовместимости у некоторых сортов кочанной капусты // Гетерозис в овощеводстве. – М.: Колос, 1968, с. 289 – 292.
88. Крючков А.В. Основные принципы получения гибридных семян капусты на основе самонесовместимости. - Докл.ТСХА, вып.186, 1972. - с.195-199.
89. Крючков А.В. Способы выделения гомозиготных по аллелям самонесовместимости растений капусты (при выведении

самонесовместимых инбредных линий) // Докл. ТСХА, 1974. Вып.197. С.115-121.

90. Крючков А.В., Мамонов Е.В. Влияние некоторых факторов внешней среды на самонесовместимость у белокочанной капусты. - Докл. ТСХА, 1975, вып.211.

91. Крючков А.В., Мамонов Е.В. Влияние инбридинга на признаки и комбинационную способность линий белокочанной капусты. - Докл.ТСХА, 1976. вып. 216. - с.148-152.

92. Крючков А.В. Схема выведения четырехлинейных гибридов капусты на основе самонесовместимости. - Изв.ТСХА, 1976, вып.1. - с.124-131.

93. Крючков А. В., Полегаев В. И. Оценка гибридов белокочанной капусты по урожайности, лёжкости и устойчивости к точечному некрозу при хранении // Докл. ТСХА. – 1977.- Вып. 231. – С. 148 – 151.

94. Крючков А.В., Авдеева О.В. Оценка гибридов капусты по урожайности и лежкости. –Изв. ТСХА, -М., -вып.3, -1979, -с. 195-197.

95. Крючков А.В., Кулиев Ш.Б., Алиаскер-Заде Р.Д. Оценка общей и специфической комбинационной способности самонесовместимых инбредных линий белокочанной капусты при летнем и весеннем выращивании гибридов. - Изв.ТСХА, 1979, вып.1. - с.108-118.

96. Крючков А.В. Значение гетерозисных гибридов в повышении эффективности механизированной уборки капусты // Тр. Пермского СХИ, 1980. Т.136. С.57-58.

97. Крючков А.В., Алиаскер-Заде Р.Д., Кулиев Ш.Б. Комбинационная способность самонесовместимых инбредных линий кочанной капусты в системе диаллельных скрещиваний. - в сб.: Развитие овощеводства в Азербайджане. - Баку, 1980. - с.138-145.

98. Крючков А.В., Монахос Г.Ф. Проявление комбинационной способности родительских линий среднеспелой кочанной капусты в

зависимости от метеорологических условий в год выращивания F₁ гибридов. - Изв. ТСХА, 1983, вып.3. - с.130-135.

99. Крючков А.В., Гутиэррес А.Г. Проявление самонесовместимости у белокочанной капусты в зависимости от условий выращивания. - Изв.ТСХА, 1986, вып.4. - с.45-48.

100. Крючков А.В., Фам Хонг Кук. Оценка комбинационной способности самонесовместимых инбредных линий раннеспелой кочанной капусты. - Изв.ТСХА, 1986, вып.3. - с.76-79.

101. Крючков А.В., Монахос Г.Ф., Джалилов Ф.С., Хуэ Н.Н. Наследование устойчивости к сосудистому бактериозу у самонесовместимых линий среднеспелой белокочанной капусты. - в ж.: Плодоовощное хозяйство, 1987, №10. - с.41-44.

102. Крючков А.В., Крашенинник Н.В., Осыко Е.В. Повышение эффективности семеноводства гетерозисных гибридов белокочанной капусты. - в сб. науч.тр.ВНИИССОК, 1987(1988),вып.25. - с.37-40.

103. Крючков А.В., Монахос Г.Ф., Судденко В.Г. Оценка родительских самонесовместимыхлиний позднеспелой кочанной капусты на сочетаемость по семеноводческим признакам. -Изв. ТСХА, 1988, вып. 5,. -с. 155-159.

104. Крючков А.В., Монахос Г.Ф., Нгуен Тхи Нгок Хуэ. Оценка комбинационной способности самонесовместимых инбредных линий среднеспелой белокочанной капусты. -Изв. ТСХА, -1989, вып. 1, с. 42-46.

105. Крючков А.В. Селекция F₁ гибридов кочанной капусты на основе спорофитной самонесовместимостию – Дисс. на соискание степ. доктора с.-х. наук в форме научного доклада. –М., ТСХА, -1990, -61 с.

106. Крючков А.В., Монахос Г.Ф., Пацурия Д.В. Итоги селекции гибридов капусты в Московской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева. -Изв. ТСХА, -1997, -вып.1, -с. 42-55.

107. Крючков А.В. и др. Методические рекомендации по размножению самонесовместимых инбредных линий поздней кочанной капусты. - М.: МСХА им. К.А. Тимирязева, -2002, -20с.
108. Кудоярова Г.Р., Еркеева М.И. Изучение активности белкосинтезирующей системы гетерозиготных гибридов кукурузы и их родительских форм. – в сб. научн. тр. Вопросы физиологии и биохимии гетерозиса у растений. Уфа, 1980, - с.56-66.
109. Кузнецов В.В., Старосенко Н.В. Система транспирации и белков теплового шока как фактор выживания растений при гипертермии. /Докл.А.Н. – М.6 Рос.А.Н., - 1993.-т.328.№2. – с.270-272.
110. Куниченко Н.А., Иванова О.В. Разработка оценки и отбора двулетних культур /капуста, лук/ на устойчивость к бактериальным болезням. Молодые ученые - с.х-ву неч.зоны. /Тезисы докл. конф. молодых ученых. М., 1990,- с.109-1191
111. Лазарев А.М. Бактериозы капусты и близких к ней крестоцветных. В сб. Бактериальные болезни растений. М.,1979. – с.172-176
112. Левитин М.М. Достижения генетики фитопатогенных грибов. М., 1997, -38с.
113. Лизгунова Т. В. История ботанического изучения огородной капусты *Brassica oleracea* L. // Тр. по прикл. ботанике, ген. и сел., 1959. – Т. 32. – Вып. 3.
114. Лизгунова Т.В. О гетерозисе капусты. - в сб.: Использование гетерозиса в овощеводстве. - Краснодар, 1963. - с.161-174.
115. Лизгунова Т.В. Капуста. - в кн.: Гетерозис в овощеводстве.- Л.,1966. - с.164-193.
116. Лизгунова Т.В., Луковникова Г.А., Могилева Г.А., Быков Л.Д. Фотосинтез и содержание основных пигментов в листьях некоторых сортов кочанной, савойской, цветной и листовой капусты. - Тр.по прикл. бот., ген. и сел., 1974, т.51, вып.3.
117. Лизгунова Т.В. Культурная флора СССР. - Л., 1984, т.11. - 328с.

118. Лосева А.С., Петров-Спиридонов А.Е. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды; ТСХА, -М., -1993, -48 с.
119. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. –М., -1954, -с. 59.
120. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика – М.: Мир, 1985.
121. Макарова С.Г. Гетерозис у капусты и его использование. - в сб.: Картофель, овощные и бахчевые культуры. – Киев, Урожай, 1969, вып.8. - с.39-41.
122. Макарова С.Г. Агробиологическое изучение сортов поздней белокочанной капусты и методы ее селекции в Лесостепи УССР. - Автореф.канд.дисс. - Харьков, 1972. - 26с.
123. Макарова С.Г. Изучение и подбор исходного материала при селекции поздних лежких сортов белокочанной капусты в зоне лесостепи Украинской ССР. –Бюл. ВИР Л., -1980, вып.101, -с. 35.
124. Макарова Г.А. Закрепление эффекта гетерозиса в селекционном потомстве гибридных растений. – в сб. Селекция и семеноводство овощных культур. –М., -2000, -т.2, -с. 46.
125. Малахова Е.И. Перспективные гибриды (F1) лежких сортов белокочанной капусты. - Бюлл.ВИР, 1973, вып.36. - с.65-67.
126. Малахова Е.И. Перспективные для Нечерноземной зоны гибриды белокочанной капусты. - Тр. по прикл. бот., ген. и селек.- Л., 1977, вып.3. - с.133-140.
127. Малахова Е.И. Исходный материал для селекции лежких сортов кочанной и савойской капусты в Центральном районе Нечерноземной зоны РСФСР. - Автореф.канд.дисс. - Л., 1979. - 22с.
128. Мамонов Е.В., Ркейди Ж. Комбинационная способность инбредных линий пекинской капусты по биохимическим признакам. Изв. Тим. с.-х. акад., 2001, Вып.2, -с. 54-72
129. Маслова Н.М. Методика оценки белокочанной капусты к фузариозному увяданию. Научн. тр. НИИОХ, -М., 1976, т.6, -с. 14-21

130. Матвеева.Е.В., Пехтерева Е.П., Овечникова Л.Н., Чумаевская А.И. Методические указания по изучению устойчивости сортов капусты к слизистому и сосудистому бактериозам. М.,1982,28 с.
131. Мацков Ф.Ф. Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. – Л.: Колос. – 1976. – с.54-60.ъ
132. Машара Н.А , Ульянова И.В. Эффективность фунгицида ровраль-фло против слизистого бактериоза капусты белокочанной в Приморском крае. - Тезисы докл. М.,ВНИИО,2000, - с.206.
133. Машкевич И.К. Влияние условий выращивания на лежкость капусты. Докл. ТСХА, вып.-83, М.,1963, -с. 306-310
134. Методика опытного дела в овощеводстве и бахчеводстве. под ред. В.Ф. Белика - М.: Агропромиздат, 1992, - с. 12-32.
135. Методические указания по изучению и поддержанию мировой коллекции капусты. сост.: Г. В. Боос, Т. И. Джохадзе и др.-Л.: ВИР, 1988, 118с.
136. Методические указания по определению устойчивости капусток неблагоприятным факторам среды. сост.: В. Н. Синельникова и др..- Л.: ВИР, 1983,- с 15-27.
137. Методические указания по оценке капусты на устойчивость к слизистому бактериозу М., 1989
138. Методические указания по ускоренной оценке и отбору капусты на устойчивость к слизистому бактериозу. сост.: А.Н. Самохвалов, Ю.Б. Рогачев, С.И. Шевченко –М.: ВНИИССОК, 1989, - 15с.
139. Методика биохимического анализа. под ред. В.В. Полевого и Г.В. Максимовой Л., 1978, -с.49-54, 77
140. Монахос Г.Ф., Баух В. Результаты испытания четырехлинейных гибридов среднеспелой белокочанной капусты. - в сб.: Прогрессивные приемы селекции плодовоовощных культур.- М.: ТСХА, 1984. - с.66-72.
141. Монахос Г.Ф. Проявление комбинационной способности самонесовместимых промежуточных гибридов в зависимости от площади

питания четырехлинейных гибридов среднеспелой белокочанной капусты. - Автореф. канд. дисс. - М.: ТСХА, 1984. - 17с.

142. Монахос Г.Ф. Джалилов Ф.С., Тивари Р.Д. Наследование устойчивости к сосудистому бактериозу у самонесовместимых линий поздней белокочанной капусты. - Изв. ТСХА, -1990, -вып.4. - с.86-91.

143. Монахос Г.Ф. Джалилов Ф.С., Судденко В.Г. Косвенный метод оценки устойчивости капусты к слизистому бактериозу. -Изв. ТСХА, -1996, вып. 4, с. 152-157.

144. Монахос Г.Ф., Джалилов Ф.С. Состояние и перспективы селекции капусты белокочанной на устойчивость к бактериозам. -Докл.ТСХА. М: Моск.с.-х.акад.им.Тимирязева, 1997; вып.268, - с 227-233.

145. Монахос Г.Ф., Кидин В.Н., Кондратьев М.Н., Джалилов Ф.С. Оценка устойчивости гибридов пекинской капусты к верхушечному ожогу. в сб. Селекция и семеноводство овощных культур в XXI в., -М., 1998, т.2, -с. 86

146. Монахос Г.Ф., Ушанов А.А. Наследование устойчивости к киле (*Plasmodiophora brassicae* Wor.) у линий листовой капусты (*Brassica oleraceae* ssp.acephala). - Известия ТСХА.- М.: ТСХА, 1998, №2 - с.106-115.

147. Монахос Г.Ф., Куленкамп А.Ю., Абдул Хамид. Влияние возраста бутона у самонесовместимых линий капусты на завязываемость при гейтеногамном опылении. -М., -2000, -Докл. ТСХА, -вып. 272, -с. 88-91.

148. Монахос Г.Ф., Пацурия Д.В., Судденко В.Г. Наследование устойчивости к серой гнили (*Botrytis cinerea* Pers.) у самонесовместимых линий кочанной капусты. -Докл. ТСХА, Моск акад. Им. К.А. Тимирязева. - М., 2000, вып. 272, -с. 91-96.

149. Монахос Г.Ф. и др. Технология беспересадочного семеноводства гибридов поздней капусты, созданных на базе линий с мужской стерильностью (Методические рекомендации). -М., МСХА им. К.А. Тимирязева, -2002, -20с.

150. Монахос Г.Ф. и др. Методические рекомендации по созданию и технологии размножения линий капусты с цитоплазматической мужской стерильностью. –М., МСХА им. К.А. Тимирязева, -2003, -22с.
151. Молокоедова Л.Ф. Биологические и физиологические особенности гетерозисных гибридов и родительских сортов огурца. Автореф. дис. канд. с.-х. наук, Харьков. 1963. 18 с.
152. Мусич В.Н., Герасименко В.Ф. Комбинационная способность и типы действия генов у сортов озимой мягкой пшеницы по признаку морозостойкости. - в ж.: Генетика, 1984. т. XX, №12. - с.2031-2034.
153. Мюнтцинг А. Генетика. “Мир”, -М., -1967, -с. 354 – 374.
154. Нгуен Тхи Нгок Хуэ. Комбинационная способность самонесовместимых инбредных линий среднеспелой белокочанной капусты. –Автореф. дис. канд. с.-х. наук, -М., ТСХА, -1988, -20с.
155. Нестерова Л.С. Капуста. – в кн. Хранение маточников овощных культур. –М.: Агропромиздат. – 1989. – с.69.
156. Никулина Л.Б. Межсортовая гибридизация капусты как способ повышения урожайности. - Автореф.канд.дисс.- Мичуринск, 1954. - 6с.
157. Оруджалиев Н.Г. Гетерозис у белокочанной капусты при летнем выращивании.- Тр. института генетики и селекции АН Азербайджанской ССР, 1976, №8, - с.44-49.
158. Оруджалиев Н.Г. Гетерозис у белокочанной капусты. - Изв.АН Азербайджанской ССР, серия биологических наук, 1978, №3. - с.37-41.
159. Палилов Н.А. Основные исследования по хранению овощей за 50 лет. - Тр. НИИОХ, -1980, -Т.12-13, -с.378-385.
160. Пастухов В.М. Влияние условий и способов хранения маточников капусты на их семенную продуктивность. –Автореф. дисс. канд. с.-х. наук. – М.:ТСХА. –1979. –20 с.

161. Пацурия Д.В. Влияние условий и способов хранения маточников капусты на их семенную продуктивность. Автореф. дисс. канд. с.-х. наук. – М.:ТСХА. 1989. –28 с.
162. Пирсон О.Х. Гетерозис овощных культур. - в кн.: Гетерозис. - М.: Агропромиздат, 1987. - с.192-193.
163. Полянская А.М. Некоторые итоги по изучению гетерозиса овощных культур в Белоруссии // В кн. Использование гетерозиса в овощеводстве. Краснодар. 1963. С.48-49.
164. Попков Ю.Д. Комбинационная способность самонесовместимых инбредных линий среднепоздней белокочанной капусты по основным хозяйственно-ценным признакам. –Автореф. дис. канд. с.-х. наук, ВНИИО, - М., -1991, -20с.
165. Попова Е.М. Гибридные семена капусты. - в ж.: Сад и огород, 1958, №6. - с.10-13.
166. Попова Е.М. Высокоурожайные гибридные семена капусты. - в сб.: Использование гетерозиса в овощеводстве. - Краснодар. 1963. - с.165-168.
167. Попов Ф.А. Перспектива использования биологических средств защиты против болезней овощных культур //НТИ и рынок, 1997. №8-с. 18-21.
168. Попов Ф.А. Вредоносность бактериозов капусты в Беларуси в сб.Селекция и семеноводство овощных культур в XXI веке. М.,2000, т.2, - с.145
169. Рогачев Ю.Б. Разработка методов оценки белокочанной капусты на групповую устойчивость к бактериозам и киле. Автореф. канд. дисс. с.-х. наук. М.,1991, 25с.
170. Рубин Б.А., Арциховская Е.В., Спиридонова Н.С. Окислительный режим в живой ткани и его влияние на динамику витамина С. "Биохимия". - М., 1939, вып.3, -с. 268-274
171. Рубин Б.А., Иванова Т.М. Роль аминокислот в иммунитете капусты к *Botrytis cinerea*. "Биохимия плодов и овощей", -М... 1959, сб.5, -с. 113-132

172. Савченко В.К. Многоцелевой метод количественной оценки комбинационной способности в селекции на гетерозис. - в ж.: Генетика, 1978, №5. - с.793-804.
173. Самохвалов А.Н., Шевченко С.И. Внутривидовая дифференциация возбудителя слизистого бактериоза капусты./Биологические науки.М..1982. №2, - с.99-103.
174. Свиридов Н.А. Разработка приемов повышения урожайности семян белокочанной капусты в условиях Белоруссии. Автореф. дис. канд. с.-х. наук, П. Самохваловичи, Минск. Обл., 1983. 17 с.
175. Сибилева А.Г. Создание лежких сортов позднеспелой капусты // В сб. Методы селекции овощных культур. Кишинев, 1975. С.94-98.
176. Сибилева А.Г. Направление и результаты селекции поздней капусты в Молдавии // В кн. Селекция овощных культур. Кишинев. Штиинца, 1982. С.135-147.
177. Синская Е.Н. Межвидовые скрещивания культурных Brassica. - Тр. по прикл. бот. и селекц., 1927, т.17, вып.1. - с.3-39.
178. Скребцова Н.Д. Получение гетерозисных семян огурцов и капусты при использовании опылительной деятельности медоносных пчел. в кн. XIX Международный конгресс по пчеловодству. -М.,1963, -с. 147.
179. Смиряев А. В. и др. Биометрия в селекции и генетике растений – М.: Изд-во МСХА, 1992.
180. Смолина Т.В. Ранний гибрид белокочанной капусты // Картофель и овощи. 1965. №4. С.36.
181. Сокол П.Ф., Нестерова Л.С. Хранение маточников белокочанной капусты кочерыгами -Тр. по сел. и сем ов. культур, ВНИИССОК, -1980, - Вып.11. -с.10-18.
182. Струнников В.А. Возникновение компенсационного комплекса генов - одна из причин гетерозиса. - в ж.: Общая биология, 1974, т.35, №5. - с.666-677.

183. Струнников В.А. Генетические основы гетерозиса и комбинационной способности у тутового шелкопряда. –М., Генетика, -1986, -т. 22, № 2, -с. 229-243
184. Студенцов О.В. Исходный материал для селекции капусты летнего срока выращивания в Краснодарском крае. - Автореф.канд.дисс. - Л., 1971. - 24с.
185. Судденко В.Г. Особенности семеноводства гибридов F_1 позднеспелой лежкой кочанной капусты в условиях Нечерноземной зоны. –Автореф. дисс. канд. с.-х. наук. –М.:ТСХА. –1989. –21 с.
186. Суханбердина Э.Х., Катаржина Л.А. Результаты изучения устойчивости капусты к фузариозу. в Сб научн. тр. по прикл. бот., ген. и сел. –ВИР, Л., 1990, т.134, -с. 54
187. Твердохлебов В.А. Приемы выращивания элитных семян белокочанной капусты // Картофель и овощи, 1984. №2. С.21-22.
188. Теплова Е.И., Федоров П.С. Использование физиологических и биохимических признаков и свойств в селекции гибридной кукурузы. - в сб.: Физиология растений в помощь селекции. - М.: Наука, 1974. - с.142-160.
189. Тимирязев К.А. Борьба растений с засухой. –М.: Сельхозизд. - 1937. – т.3.
190. Тищенко А.П., Зайцева Л.А. Отношение сортов капусты к желтизне. Тр. Волгогр. оп. ст. ВИР, Волгоград, вып.6, -с. 85-95
191. Троничкова Е. Перспективы использования гибридных овощных культур в Чехословакии // Междунар. с.-х. журнал. София-Москва, 1960. №3. с.61-74.
192. Тулевич В.К. Семеноводство овощных культур. М.: Сельхозиздат, 1952. С.30.
193. Турбин Н.В. Гетерозис и генетический баланс. // Гетерозис – Минск. 1961 а. – с. 3 – 35.
194. Турбин Н.В. Гетерозис // Актуальные вопросы современной генетики – М., 1966, - с. 434 - 466.

195. Турбин Н.В. Генетика гетерозиса и методы селекции растений на комбинационную способность. - в ж.: Вестник с.-х. науки. - М., 1967, №3. - с.16-91.
196. Турбин Н.В., Хотылева Л.В. Гетерозис // Цитология и генетика, -1967, № 6, -с. 36-49.
197. Турбин Н.В. Гетерозис. - в кн.: Гетерозис служит человеку. - М., 1968. - с.5-17.
198. Турбин Н.В. Генетика гетерозиса и методы селекции растений на комбинационную способность. Сб. "Генетические основы селекции растений". М., "Наука", 1971, с. 112 – 154.
199. Турбин Н.В., Кедров-Зихман О.О. Метод поликроссов в селекции растений и его теоретическое обоснование. - в кн.: Генетические основы селекции гетерозисных популяций. - Минск, 1971. - с.3-20.
200. Турбин Н.В., Хотылева Л.В., Тарутина Л.А. Диаллельный анализ в селекции растений. - Минск : Наука и техника, 1974. - с.5-20.
201. Турбин Н.В. и др. Гетерозис. - М.: Наука и техника, 1982. - 248с.
202. Фам Хонг Кук. Оценка комбинационной способности самонесовместимых инбредных линий скороспелой белокочанной капусты. - Автореф.канд.дисс. - М.: ТСХА, 1986. - 12с.
203. Федин М.А., Силис Д.Я., Смиряев А.В. Статистические методы генетического анализа. - М.: Колос, 1980. - 207с.
204. Федоров П.С., Хамматова И.Г. Итоги комплексных исследований природы гетерозиса кукурузы. -Науч. тр. Вопросы интенсификации земледелия в условиях Киргизской ССР. Фрунзе, 1981. С.80-84.
205. Федченко Г.А. Оценка комбинационной способности промежуточных гибридов позднеспелой белокочанной капусты по урожайности и лежкости. - Тезисы докл.5 съезда Белорусского общества генетиков и селекционеров. - Горки (25-27.VIII. 86) ч.1. - с. 134.

206. Фотын И. Использование гетерозиса в растениеводстве. - в ж.: Вестник с.-х. науки, 1967, №3. - с.53.
207. Харламов Д.М. Наследование хозяйственных признаков и комбинационная способность самонесовместимых линий брокколи. Автореф.канд.дисс. - М.: ТСХА, 2000. - 19с.
208. Химич Р.Е. Гетерозис у капусты. - в сб.: Итоги работ по селекции овощных культур Грибовской станции. - М.: 1935, вып.1. - с.63-81.
209. Хотылева Л.В. Принципы и методы селекции на комбинационную способность. - в сб.: Селекция гибридной кукурузы. - Минск: Наука и техника, 1965. - с.3-80.
210. Черемисина Е.Д. Устойчивость белокочанной капусты к сосудистому бактериозу и фузариозу. Бюл. ВИР, вып. 101., Л., 1980, -с. 66
211. Чулкова Е.И. Методы и результаты создания сортов белокочанной капусты в Белоруссии. - в сб.: Пути повышения урожайности овощных культур. - Минск, 1972, вып.2. - с.3-9.
212. Широкий унифицированный классификатор СЭВ и Международный классификатор СЭВ кочанной капусты (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.), Оломоуц, 1980.
213. Шмараев Г.Е. О перспективах использования гетерозиса кукурузы. - Бюлл. ВИР, 1974, №40. - с.3-9.
214. Шупак К. Д., Серединская А. Ф. Некоторые особенности обмена веществ гетерозисных гибридов томатов. В сб. "Гетерозис в овощеводстве", Изд. "Колос", Л., 1968, с. 127 – 138.
215. Adamson R.M. Self- and cross-incompatibility in early roundhead cabbage. - *Canad.J.Plant Sci.*, 1965, v.45, 5, p.493-498.
216. Ayotter R, Hharney P.M., Christie B.R. Inheritance of self-incompatibility in rutabaga (*Brassica napus* L. ssp. *Rapifera*(Metzg Sinsk)) –*Canad. J. Genet. Cytol.*, -1985; Т. 27, № 6, p. 710-715.

217. Bain D. Resistance of cabbage to black root. - *Phitopatology*. - 1955, v.45, 1, p.35-37.
218. Barbeyron J., Boury S. Marker assisted selection in cauliflower. Molecular mapping of a nuclear recessive male sterility gene.- Rennes. France, *Acta Horticulturae*, 459, 1997, p.149-155.
219. Bateman A.J. Self-incompatibility systems in angiosperms. 2. *Iberis amara*. - *Heredity*, 1954, v.8, 3, p.305-332.
220. Bateman A.J. Self- incompatibility systems in angiosperms. 3.*Cruciferae*. - *Heredity*, 1955. v.9, 1, p.53-68.
221. Bauch W. Probleme der Hybridezuchtung bei Kopfkohl. Vortrag zuchtergemeinschaft Gemuse der DDR, 1977 (urveroffnet).
222. Bauch W. Hybridzuchtung bei Kopfkohl. Akad. des Landwirtschaftswissenschaften DDR, Berlin, 1980, v.18, h.13, s.1-39.
223. Bauch W. Bewertung verschiedener hybridzuchtverfahren bei kopfkohl (*Brassica oleracea* var. *capitata*) // *Arch. Zuchtungsforsch. Berlin*. – 1982. – Bd. 12, H. 12. – S. 135 – 145.
224. Bauch W. Erreichte heterosis in der zuchtungspraxis bei weis und rosenkohl. - *Arch. gartenbau*, 1988, v.36, 5, s.215-222.
225. Bhatt G.M. Heterotic performance and combining ability in a diallel cross among spring wheats (*Triticum aestivum* L.) - *Aust.J.Agric.Res.*, 1971. v.22, p.359-368.
226. Borhers E.A. Hybrid cabbage seed production. - *The vegetable Growers news*, 1970, v.25, 4, p.4.
227. Borkowski J. Wyniki doswiadezen nad tosowaniem gibbereling na pomidory, groyh i kabarepe. –*Biulit. Warzywniczy*, -1961. V. –p. 129.
228. Borrow A., Brian P. W., Chester V. E. Gibberellic acid a metabolic product of the fungus *Gibberella Fujikurois* some observations on its production and isolation // *j. Sci. Food and Agr.* - 1955. - V. 6. - P. 340-345.

229. Bouldard L. Station de genetique et d'amelioration des plantes // Rapport d'activite. – 1972 a 1974. – Versailles. – 1974. – p. 1 – 5.
230. Bregt J., Ast J. Substitution of cold requirement of tulip. CV.: Apeldoorn by GA3 // Sci. Hort. 1974. - V. 2, N.1. - P.55-58
231. Bruse A. B. The Mendelian theory of heredity and the argumentation of vigor // Science. – 1910. – V. 32, № 10. – p. 627 – 628.
232. Carofa A.M., Carratu G. Stigma treatment with saline: A new method to overcome self-incompatibility in Brassica oleracea L. –J. Hortic. Sc., -1997; vol. 72, № 4, p. 531.
233. Charlesworth D., Awadolla P. Flowering plant self-incompatibility: the molecular population genetics of Brassica S-loci/ -Heredity, -1998; -vol.81, pt1, p. 1-9.
234. Chiang M. S. Diallel analysis of the inheritances of quantitative characters in cabbage (Brassica oleracea var. capitata L.) // Canad. J. Genet. (Cytol.- 1969. – v. 2, № 1. – p. 103 – 109.
235. Christ B. Entwicklungsgeschichtliche und physiologische untersuchungen uber die selbststerilitat von cardamine pratensis L. // Zeit Bot. – 1959. – Bd. 47, H. 1 – 2. – s. 88 – 112.
236. Clayton A. Brusselssprouts breeding - Horticultura industry, Tombreedge, 1978, oct. p.36.
237. Crow I.F. Alternative hypotesis of hybrid vigor.- Genetics, 1948, 33, p.5.
238. Davenport C. B. Degeneration albinism and inbreeding. – Science, 1908, V. 28, p. 454 – 455.
239. Detjen L.R. Departament of Horticultura. - Delavare agr. Ex. Sta. Annon. Rpt., 1922, 133, p.16-25.
240. Detjen L.R. et al. Cabbage characters and their heredity. Bull.Delavar Agric. Ex. Sta., 1933, 180, p.5-78.
241. Dickson M.H., Carruth A.F. The inheritance of core lenth tu cabbage. –Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., -1967, 91, p. 78-86.

242. Diederichen E., Sacristan M.D. Erzeugung dauhafter Resistenzen durch gezielte Kombination verschiedener Resistenzen am Beispiel Brassica / Plasmodiofora Brassicacea. –Ber. Arbeitstag. /Arbeitsgemeinsch. Saatzuchtleiter. – Gumpen Stein, - 1995, - s.200-2001.
243. Dye D.W. The idode quacy of usual determination of Xanthomonas spp. // New Zeland J. Sei.-1962.-V.5.-p. 123-132.
244. East E. M. Inbreeding in corn. - Rept. Conn.Agr. Exp. Stn. 1908.
245. East E.M., Hayes H.K. Heterozigosis in evolution and in plant breeding.- US.Bur.Land Industrl. Bull. - 1912, 203, p.1-58.
246. Fabig F. Versuche zur Heterosiszuchtung bei Kohlrabe - Zuchter, 1963, b.d.33, s.2.
247. Fu T. D., 1981. Production and research of rape seed in people,s republic of Chaina. Eucarpia Cruciferae Newsletter (6): 6-7.
248. Gowers S. A comparison of methods for hybrid seed production usid self-incompatibility in swedes (brassica napus ssp. Napobrassica). –Euphytica, -2000; vol.113, №3, p. 207-210.
249. Griffing B. A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance.- Heredity, 1956a, v.10, 1, p.31-50.
250. Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to dillel crjssing systems. - Austrl. Jou.of Bio.Sci. , 1956 b, v.9, 4, p.463.
251. Griffing B. and Langridge J. Phenotypic stability of growth in the self-fertilized species Arabidopsis thaliana. –On statistical Genetics and plant breeding Nas-Npk, -1963, № 982, -p. 368-394.
252. Gustafsson A. Hereditas, 1946, 32, № 2.
253. Gustafsson A. Hereditas, 1947, 33, № 3.
254. Guo Z.H. et al. News sources of resistance to black root and their inheritance.- Crucifera Newsletter, 1991, p.4-5, 154-155.

255. Haruta T. Studies on the genetic mechanism of self- and cross-incompatibility in Cruciferous vegetables. - *Res.Bull.Takii Pl. Breed. Sta. Kyoto*, 1962, 2, p.169.
256. Hayman B.I. The analysis of variance of diallel cross. - *Biometrics*, 1954a, 10, p.235.
257. Hayman B.I. The theory and analysis of diallel crosses. - *Genetics*, 1954b, 39, p.789-809.
258. Hayes H.K. et al. First generation crosses in cucumber. *Con. Agric. Exp. Stn. Rep.*, 1916, p.319-322.
259. Hedrick U.P. et al. Mendelian characters in tomatoes. - *Proc. Am.Soc.Hortic.Sci.*, 5, 1907, 19-24.
260. Henderson C. R. Specific and general combining ability. - In : *Heterosis*. Ames. 1952.
261. Iates F. The analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of pariental lines. - *Heredity*, 1949, 1, p.287.
262. Ito T. Feasible selfed seedproduction methods in self-incompatible crucifer lines. – In: *Chinese cabbage // Proc. Of the 1st Inter. Sympos. A. V. R. D. C. – Taiwan, China*, 1981, p. 345 – 366.
263. Jinks J. The analysis of continious variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties . - *Genetics*, 1954, 39, p.767.
264. Jinks J. A survey of the genetical basis of heterosis in a variety of diallel crosses. - *Heredity*, 1955, 9, 2, p.223-238.
265. Jirik J. Efektivni metoda vyroby F1 osiva raneho zeli // *Rostl. Vyroba*. - 1985. - R. 31, c. 6. - s. 569-577.
266. Johnson A.G. Male sterility in Brassica. - *Nature*, 1958, v.182, 46-48, p.1523.
267. Johnson A.G. Assesment of vigour and iniformity in Brussels sprouts. - *Euphytica*, 1960, v.9, 3, p.338.

268. Johnson A. G. Inbreeding and the production of commercial F_1 hybrid seed of Brussels sprout // *Euphytica*. - 1966. - Vol. 15, N. 1. - P. 68-79.
269. Johnson A.G. Problems in breeding and seed production of hybrid sprouts. - *Comm. Grower, London*, 1972, 4012, p.749-750.
270. Jones D. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis . - *Genetics*, 1917, 2, p.466-479.
271. Jones, 1901. Цитология по Билай и др., 1988.
272. Kakizaki Y. Studies on the genetics and physiology of self and cross-incompatibility in the common cabbage (*Brassica oleracea* L. var. capitata) // *Jap. J. Bot.* - 1930. - Vol. 5. - 133- 208.
273. Kanno T., Hinata K. An electron microscopic study of the barrier against pollen – tube growth in self-incompatible cruciferae // *Plant cell physiol.* – 1969. – V. 10, № 1. – p. 213 – 216.
274. Karnjanarat S., Tseuchiya K., Matsyama N., Wakinota S. Physiological, biochemical and pathological differentiation among strains of *Erwinia carotovora* isolated from Japan and Thailand // *Ann Phitopat. Soc. J.*-1987.-№ 53. – p. 460-469.
275. Keeble T., Pellew C. The mode of inheritance of stature and time of flowering in peas. – *Genetics*, 1910, № 1, p. 41 – 56.
276. Kroch M. An electron microscopic study of the behaviour of Crucifera pollen after pollination. - In : *Pollen physiology and fertilization*. - Amsterdam, Holland publishing, 1964, p.221-224.
277. Kubisova S., Haslbachova H., Janderkova J. Efektivnost prace vcel prikrizen autoinkompatibilich linii zeli (*Brassica oleracea* var. capitata L.) –*Zahradnictvi*, - 1987; T.14, № 4, s. 300.
278. Kucera V. Polak J. The serological specificity of S-alleles of homozygous incompatible lines of the marrow-stem kale (*Brassica oleracea* var. acephala DC.). –*Biol. Blant. (Praha)*, –1975, -v. 17, № 1, p.187-199.
279. Kucera V. Preconavani autoincompatibility u *Brassica oler.* rozotokem chloriu sodneho. –*Zahradnictvi*, -1990; T.17, № 1, -s. 13-16.

280. Lal G., Chatterjee S., Swarup V. Genetics of important characters in Ind. Cauliflower.-Genet. Agr., -1979, v. 33, № 2-4, p. 186-194.
281. Leijon S., Olsson K. Forading av blomkal, vitkal och kinesiskal. –Sver. Utsadesforen Tidskr., -1999; Agr. 109, h.1, -s. 17-27.
282. Lerner J. Genetic homeostasis.- Oliver and Boyd. -Edinburg, 1954.
283. Liu B.-J. et al. The rapid identification of self-incompatibility of cabbage by amino acid analisis. –Acta bot. Sinica, -1998; -vol. 40, № 11, p. 1028-1034.
284. Loquist J. et al. Topcross versus S1 line performance in corn. - Crop.Sci., 1964 , v.4, p.580-584.
285. Luu D.T., Heizmann P., Dumas P. Pollen-stigma adhesion in kale is not dependent on the self-incmpatibility genotipe. –Plant Physiol, -1997, -vol.115, №3, p. 1221-1230.
286. Luu D.T. et al. Pollen-stigma adhesion in Brassica sppinvolves SLG and SLR1 glucoproteins. –Plant Cell; 1999, -vol. 11, №2, p. 251.
287. Mac Cay G.R. A dialel cross method for the recongition of S-allele homozygotes in turnip. Brassica campestris L. ssp. Rapifera. – J. Heredity, -1977, -v.38, № 2. p.97.
288. Marrewijk N.P.A. van. Artificae cold treatment, gibberellin application and flowering response of kohlrabi(Brassica oleracea L. var. gongylodes L.). –Sci. Hort., -1976. –v.4, № 4. –p. 78.
289. Mather K. Genetical control of stability in development .- Heredity, 1953, v.7, 1-2, p.297-336.
290. Mather K. The genetical basis of heterosis. - Proc.Roy.Soc., 1955, v.144, 915, p.143-150.
291. Mather K. et al. Genotypes environment interactions. - The effect of the background genotype- Heredity, 1976, v.36, 1, p.41-48
292. Mattusch P. Anfalligkeit von Herbst - und Stoppelruben. - Gegen den erreger der kohlhernie (Plasmodiophora brassica) nachrichtenblatt Deutscher Pflansenschutzdienst, 1976. 28, 145-147.

293. Milliano W., Scheffer R., Fusarium wilt or yellows. Brassica conference, 1996.
294. Monteiro A., Gabelman W. H., Williams P. H. Use of sodium chloride solution to overcome self-incompatibility. // Hort. Sci. 1988. Vol. 23. N.5. P.876-877.
295. More T.A., Wallace D.H. Gene action of horticultural characters in self-incompatible lines of cabbage. Indian J Genet. Plant. Breed. –1987, vol. 47, № 1, p. 15-19.
296. Muchmer J.K, Giller B. Processing vegetable research. –Ridgetown Coll. Agric. Technol., -1980.
297. Murphy R. Evolution of cabbage hibrids for processing. - Ir.J. Agric.Res., 1973, 12, p.145-157.
298. Murugiah S., Vigyasagar S., Shatterjee S., Swarup V. Stability of S-allele lines of cauliflower. –Indian J. Sc, -1987; T. 57, № 11, p. 845-847.
299. Nakanishi T. et al. An effective time for CO₂ gas treatment in overcoming self-incompatible cabbage in Brassica.- P.L.Coll.Ph., 1973, v.14, p.837-873.
300. Nakanichi T., Sawano M. Chages in pollen tube behaviour indaced by carbon dioxide and their-role in overcoming self-incompatibility in Brassica. Sex. Plant Reproduct, -1989; T.2, № 2, p. 109-115.
301. Nasrallah M.E. et al. Immunochemical detection of antigens in self-incompatibility genotypes of cabbage.- Nature, 1967a, v.213, 5077, p.700-701.
302. Nasrallah M.E. et al. The influence of modifier genes in the intensity and stability of self-incompatibility in cabbage. - Euphytica, 1968, v.17, 4, p.495-503.
303. Nasrallah M.E. et al. Genotype, protein, phenotype relationships in self-incompatibility of Brassica. - Genet. Res. , 1972, v.20, 2, 151-160.
304. Nasrallah J.B., Nasrallah M.E. Electrophoretic heterogeneity exhibited by the S-allele specific glycoproteins of Brassica // Experimentia. - 1984. - Vol. 40, N 3. P. 279-281.
305. Nasrallah M.E. Structure and function of the self-incompatibility sequences of Brassica. –Biochem. Biotechnol. –S.1, -1988, p. 56-59.

306. Nelson et al. Eds. *Fusarium: Diseases, Biology and Taxonomy*. Pennsilvanis State Univ. Press, 1981, 457 p.
307. Nieuwhof M. Hybrid breeding in early spring cabbage. - *Euphytica*, 1963, v.12, 2, p.189-197.
308. Nieuwhof M. Identity test of Ms-genes of Brussels sprout and cauliflower. - *Euphytica*, 1968, v.17, 2, p.202-206.
309. Nishi S. F1 seed production in Japan. - *Proc. of the 17th Intern.Congr.*, 1967, v.3, p.231-259.
310. Nishio T., Hinata K. (Tohoku). Analysis of S-specific proteins in stigma of *Brassica oleracea* L. by isoelectric focusing // *Heredity*. – 1977. – v. 38, № 3. – p. 391 – 396.
311. Nishio T. Self-incompatibility gene: DNA polimorfisma of S-locus in *Brassica*. –Analysis of floral development plant reproduction using mutations. – Ohmiya (Naka, Ibaraki, Japan), -1997, p. 45-59.
312. Ockendon D.J. On s-allele survey of cabbage.- *Euphytica*, 1982, v.31, 2, p.325-331.
313. Odland M.L. et al. The utilization of cross -compatibility and self-incompatibility in the production of the F1 hybrid cabbage.- *Proc. Amer.Soc.Hort.Sci.*, 1950, v.55, p.391-402.
314. Odland M. L. The genetics of incompatibility in broccoli, *Brassica oleracea* var. *italica* // *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 1962. Vol. 80. -P. 387-400.
315. Ogura H. Studies on the new male sterility in the Japanese radish with special reference to utilization of this sterility toward the practical raising of hybrid seeds. *Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ.* – 1968, v. 6, p. 39 – 78.
316. Okaraki K., Hinata K. Repressing the expression of self-incompatibility in crucifers by short-term high temperature treatment. –*Theoret. Appl. Genet.*, -1987; T.73, № 4, p. 496-500.

317. Pallaix A., Herve Y., Knox R.B., Dumas C. Effect of carbon dioxide and relative humidity on self-incompatibility in cauliflower, *Brassica oleracea*. –Teoret. Appl. Genet, -1985; T.70, №6, p. 628-633.
318. Pearson O.H. Observation on the type of sterility in *Brassica oleracea* var. capitata. - Proc. Amer.Soc.Hort.Sci., 1929, v.26, 1, p.34-38.
319. Pearson O.H. The influence of inbreeding upon the season of maturity in cabbage.- Proc.Amer.Soc.Hortic.Sci., 1931, v.28, p.359-366.
320. Pearson O.H. Breeding plants of the cabbage group.- California, Exp.Sta.Bull., 1932, p.532.
321. Pearson O.H. Dominance of certain quality characters in cabbage.- Proc.Amer.Soc.Hortic.Sci., 1934, v.31, p.169-176.
322. Pearson O.H. Cytoplasmically inherited male sterility characters and flavor components from species cross *Brassica nigra*. - J.Amer.Soc.Hort.Sci., 1972, v.97, 3, p.297-402.
323. Ramires-Villapudua J., Endo R.M., Bosland P., Williams P.H. A new race of *Fusarium oxysporum* f. sp. conglutinans that attacks cabbage with type a resistance/ Plant Dis, 1985; t.69, №7, -p. 612-613.
324. Ramires-Villapudua J., Munnecke D.E. Control of cabbage yeals(*Fusarium oxysporum* f. sp. conglutinans) by solar heating of field soils amended with dry cabbage residues. Plant Dis, 1987; t.71, №3, -p/ 217-221
325. Redei D. Dominance versus overdominance and the sistem of breeding.- S.Res.Comm.Szeged.- 1982, v.10, 1-2, p.5-9.
326. Redfern A.J. et al. Scottish Horticultural Research Institute, 23, Ann.Rep., 1976, 1977, p.50.
327. Richardson R. A., Thurling N. The genetics of self-incompatibility in *Brassica campestris* L. ssp. *Oleifera* Metzg. II. Genotype and environmental modification of S-locus control // Genetica. - 1973b. - Vol.. 44, N. 3. P. 439-453.
328. Roemer Th. Uber die Befruchtungsverhaltnisse verschiedener Former des Garnenkohls – Zeitschr. Pflanzenzucht., 1916, Bd. IV, h. 11.

329. Roggen H.P. et al. Breaking incompatibility of *Br.oleraceae* L. by self brush pollination. - *Biophytica*, 1972, v.21, 3, p.424-425.
330. Roggen H.P., Dijk van A. J. Thermally aided pollination: a new method of breaking self-incompatibility in *Br.oleraceae* L. // *Euphytica*. 1976. Vol. 25. № 3. P. 643 – 646.
331. Rundfeld H. Untersuchungen zur Zuchtung der Kopfkohles. - *Zitschrift fur Pflanzenzuchtung*, 1960, b.44, 1, p.30-62.
332. Rundfeld H. Kohl.- Berlin und Hamburg, 1962, p. 149-222.
333. Sampson D.R. The genetics of self- and cross-incompatibility in *Br.oleraceae*. - *Genetics*, 1957, v.42, 3, p.253-263.
334. Sampson D.R. A one-locus self-incompatibility system in *Raphanus raphanistrum*. – *Canad. J. Genet. Cytolog.*, 1964, v. 6, № 4, p. 435 – 445.
335. Sampson D.R. Close lincage of genes for male sterility and antocyanin synthesis in *Brassica oleraceae* promising for F1 hybrid seed productions multivalents at meiosis not involved in the linkage. - *Canad.J.Genet.Cetol.*, 1970, v.12, 4, 667-684.
336. Sampson D.R. A second gene for hairs in *Brassica oleraceae* and its Tentative location in lincage group 4. - *Canad.J.Genetics and Cetol.*, Ottawa, 1978. v.20, 1, 101-109.
337. Schwammenhoferova-Stranska K. Heteroze, v obsahy susinu a dusicatuch latek u hybridu *Brassica oleracea* L/ -*Genet. Slecht.*, -1980, r. 16, s. 69.
338. Schuller J. F. *Genetics*, 1954, 39, № 6.
339. Scutt C.P., Cates P.J., Catehouse J.A.. A cDNA encoding an S-locus specific glycoprotein from *Brassica oleracea* plants containing the Scub(5) self-incompatibility allele. –*Molec. Genez. Genet.*, -1990, T.220, №3. p. 409-413.
340. Sedgley M. The concentration of S-protein in stigmas of *Brassica oleracea* plants homozygous and heterozygous for a given S-allele. *Heredity*. - 1974b. - Vol. 33, N. 3. - P. 412-416.

341. Sharma B.R. et al. Inheritance black root resistance of cauliflower. - *Canad.J.Genet.Cytol.*, 1972, v.14, 2, p.363-370.
342. Shiba H. et al. Alteration of the self-incompatibility phenotype in Brassica by transformation of the antisense SLG gene. –*Biosci. Biotechnol. Biochem.*, -2000, 64(5), p. 1016-1024.
343. Shull G.H. A pure-line method of corn breeding.- *Amer.Breeders Assoc.Rep.*, 1908, 4, p.296-301.
344. Singleton W. R. *Genetics*, -1943. 28.
345. Sinoh R., Saxena V.C. Reaction of cauliflower varieties against fusarial wilt and efficacy of some fungicides. *Intern.J.trop.Plant Dis*, 1990; t8, №1, -p. 109-114
346. Sprague G.F. Tatum L. A. General versus specific combining ability in single crosses of corn. - *J.Amer.Soc.Agron.*, 1942, v.34, 4, p.923-932.
347. Srivastava L. M., Sawney V. K., Taylor I.E P Gibberellic acid-induced cell elongation hypocotyle // *proc. Nat. Acad. Sci.* - 1975. - V. 72, N. 3. - P. 1107-1111.
348. Stadler L. J. Some observations on gene variability and spontaneous mutation. *Spag Memorial Lectures*, Michigan, State Coll. Press, 1939.
349. Stout A.B. Pollen-tube behaviour in Brassica pekinensis with reference to self-incompatibility in fertilisation // *Amer. J. Bot.* – 1931. – V. 18, № 3-4. – P. 686 – 695.
350. Stubbe H., Pirschle K. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1940, s. 58.
351. Stubbe H. L. *Abstammungs und Vererbungslehre*, 1953, 85, s. 450.
352. Sulaman W. et al. Loss of callos in the stigma pepillae does not affect the Brassica self-incompatibility phenotype. –*Plant*, -1997; -vol. 205, p.327
353. Swarup V. et al. Studies on hybrids vigour in cabbage.- *Ind.J.Genet.Plant Breed.*, 1963, v.23, 1, p.90-100.
354. Swarup V. et al. Inheritance of some quantitative characters in cabbage. - *Ind.J.Genet.Plant Breed.*, 1965, v.25, 1, p.57-64.
355. Tatebe T. Studies on the genetics of self- and cross-incompatibility in Japanese Radish.- *J.Hort.Assoc.Japan.*, 1944. v.15, 1, 61-73.

356. Tatebe T. Studies on the self-incompatibility of the common cabbage. II. On inhibiting substance. J. Hortic. Assoc. Jap. - 1955. - Vol. 24, N 3. - P. 168-174.
357. Tyatebe T. Further studies on the inhibiting substance that prevents the self-fertilization of the Japanese radish. I. J. Hortic. Assoc. Jap. - 1959. - Vol. 28, N 4. - P. 288-290.
358. Thompson K.F. Self-incompatibility in marrow-stem kale *Brassica oleraceae* var. *acephala*. - Demonstration of a sporophytic system. - J. Genet., 1957, v.55, 1, 45-60.
359. Thompson K.F. et al. Self-incompatibility in marrow stem kale (*Brassica oleraceae* var. *acephala*). - Genetics, 1959, v.56, 3, p.325-340.
360. Thompson K.F. Triple cross hybrid kale. - Euphytica, 1964, v.13, 2, p.173-177.
361. Thompson K.F., Taylor J. P. Identical s-alleles in different botanical varieties of *Brassica oleraceae*. - Natura, -1965, v.208, 5007, -p.306-307.
362. Thompson K.F., Taylor J.P. Non-linear dominance relationships between S-alleles. - Heredity. - 1966. - V. 21, № 3. - P. 345 - 362.
363. Thompson K.F. et al. The breakdown of self-incompatibility in cultivars of *Brassica oleraceae*. - Heredity, -1966b, v.21, 4, -p.637-648.
364. Thompson K. F. Competitive interaction between two S-alleles in a sporophytically - controlled incompatibility system // Heredity. - 1972. - Vol. 88, N. 1. - P. 1-7.
365. Tokeda H, Cenpikdee U., Chauhan Y.S., Ancha S., Hossain M.M., rashad H.R., Baiguin H., Talwar H.S., Senboku T., Yashima S., Yfnagihara S., Shono M. Studies in heat tolerance ja *Brassica* vegetables and legumes at the International collaboration research section from 1992 to 1996. /ITRCAS working rep. - 1999. №14. - p.17-29.
- 366.
367. Wang X. et al. Analysis of proteins and free amino acids in stigma and pollen of proteins and compatible lines of cabbage. - Acta hortic. Sinica., -1991; T.18, № 1, p. 91-93.

368. Watts L. E. Investigations in to the breeding system of cauliflower *Brassica oleracea* var. botrutis (L.). I. Stadies of incompatibility. –Euphytica, -1963, -v. 12, № 3, p. 89-97.
369. Watts L. E. Investigations in to the breeding system of cauliflower. - Euphytica, -1965, -v.14, № 1, p. 67-77.
370. White H. Bacterial spot of radish and turnip. - Phytopathology, 1930, 20. p.653-662.
371. Wrice G. Genetic mechanisms for hybrid seed production. –Vortrage fur Pflanzenz uchtung. Berlin, Hamburg. S.1, -1989, s. 389-378.
372. Yajima M., Hagashi T. Workshop on heat-tolerance of crops, JIRCAS OSS, October 7-9, -1997, -JJIRCAS workingrep. –1999, № 14, -p. 46-53.
373. Yongian W.G.W., Yiwei J., Lirong Z. The inheritanse of hightemperature tolerance in Chinese cabbage. – Acta hortic, sinica. –1997. –vol. 24. № 2. – p. 141-144.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку продолжительность вегетационного периода (2000 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	115,12	10,80	1,28
Генотипическая	99	219,98	20,65	1,39
Повторности	1	75,65	7,10	3,94
Случайные откл.	99	10,66		

Таблица 2

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку продолжительность вегетационного периода (2001 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	118,62	20,37	1,28
Генотипическая	99	232,51	39,94	1,39
Повторности	1	10,13	1,74	3,94
Случайные откл.	99	5,82		

Таблица 3

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку средняя масса кочана (2000 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	0,44	3,72	1,28
Генотипическая	99	0,76	6,45	1,39
Повторности	1	0,44	3,76	3,94
Случайные откл.	99	0,12		

Таблица 4

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку средняя
масса кочана (2001 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	0.48	5.81	1.28
Генотипическая	99	0.88	10.55	1.39
Повторности	1	1.11	13.29	3.94
Случайные откл.	99	0.08		

Таблица 5

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку средняя
масса кочана (по Гриффингу, 1956) (2001 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
ОКС	9	4.65	121.75	1.97
СКС	45	0.15	4.01	1.48
Рэ	45	0.16	4.18	1.48
Случайные откл.	99	0.04		

Таблица 6

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку высота
наружной кочерыги (2000 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	25.95	10.25	1.28
Генотипическая	99	49.48	19.54	1.39
Повторности	1	15.20	6.00	3.94
Случайные откл.	99	2.53		

Таблица 7

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку высота
наружной кочерыги (2001 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
Общая	199	31.15	167.21	1,28
Генотипическая	99	59.55	4.22	1.39
Повторности	1	9.57	6.54	3,94
Случайные откл.	99	2,96		

Таблица 8

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку высота
наружной кочерыги (по Гриффингу, 1956) (2001 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
ОКС	9	247.85	167.31	1,97
СКС	45	6,25	4,22	1,48
Рэ	45	9.69	6.54	1.48
Случайные откл.	99	1.48		

Таблица 9

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку диаметр
розетки листьев (2000 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
Общая	199	87,81	9,83	1,28
Генотипическая	99	166.94	18,70	1,39
Повторности	1	63.39	7.10	3.94
Случайные откл.	99	8,93		

Таблица 10

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку диаметр
розетки листьев (по Гриффингу, 1956) (2000 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
ОКС	9	279.71	62.65	1.97
СКС	45	68.04	15.24	1.48
Рэ	45	59.66	13.36	1.48
Случайные откл.	99	4,46		

Таблица 11

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку диаметр
розетки листьев (2001 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
Общая	199	57.64	10.90	1.28
Генотипическая	99	110.53	20.91	1.39
Повторности	1	4.32	0.82	3.94
Случайные откл.	99	5,29		

Таблица 12

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку диаметр
розетки листьев (по Гриффингу, 1956) (2001 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
ОКС	9	175,96	66,58	1,97
СКС	45	50.53	19.12	1,48
Рэ	45	35.86	13.57	1,48
Случайные откл.	99	2,64		

Таблица 13

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
жаростойкость (2002 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
Общая	199	6,67	291,61	1,28
Генотипическая	99	13,38	504,74	1,39
Повторности	1	0,01	0,02	3,94
Случайные откл.	99	0,03		

Таблица 14

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку
жаростойкость (по Гриффину, 1956) (2002 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
ОКС	9	56,61	4270,40	1,97
СКС	45	1,67	126,12	1,48
Рэ	45	1,73	130,23	1,48
Случайные откл.	99	0,01		

Таблица 15

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
солеустойчивость (2002 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
Общая	199	4,52	6,64	1,28
Генотипическая	99	8,37	12,30	1,39
Повторности	1	3,12	4,59	3,94
Случайные откл.	99	0,68		

Таблица 16

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку
солеустойчивость (по Гриффингу, 1956) (2002 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
ОКС	9	37,95	111,53	1,97
СКС	45	1,21	3,54	1,48
Рэ	45	0,41	1,22	1,48
Случайные откл.	99	0,34		

Таблица 17

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
лежкость (2000 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	6,67	291,61	1,28
Генотипическая	99	13,38	504,74	1,39
Повторности	1	0,01	0,02	3,94
Случайные откл.	99	0,03		

Таблица 18

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку лежкость
(по Гриффингу, 1956) (2000 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
ОКС	9	56,61	4270,40	1,97
СКС	45	1,67	126,12	1,48
Рэ	45	1,73	130,23	1,48
Случайные откл.	99	0,01		

Таблица 19

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
лежкость (2001 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	157.43	8.71	1,28
Генотипическая	99	298.30	16.51	1,39
Повторности	1	7.61	0.42	3,94
Случайные откл.	99	18,07		

Таблица 20

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку лежкость
(по Гриффингу, 1956) (2001 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
ОКС	9	911.75	100.92	1,97
СКС	45	83,97	9,29	1,48
Рэ	45	61,81	6,84	1,48
Случайные откл.	99	9.03		

Таблица 21

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
содержание аскорбиновой кислоты (2001 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	399	118.05	12,28	1,00
Генотипическая	99	446,59	46,47	1,24
Повторности	3	11,73	1,22	2,60
Случайные откл.	297	9.61		

Таблица 22

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку
содержание аскорбиновой кислоты (по Гриффину, 1956)(2001 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
ОКС	9	262.08	109.09	1,88
СКС	45	63,90	46.47	1,35
Рэ	45	129.31	1.22	1.35
Случайные откл.	297	2,40		

Таблица 23

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
содержание редуцирующих сахаров (2001 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
Общая	399	0,97	9.21	1,00
Генотипическая	99	3.57	34.11	1.24
Повторности	3	0,07	0.66	2,60
Случайные откл.	297	0,10		

Таблица 24

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку
содержание редуцирующих сахаров (по Гриффину, 1956)(2001 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера. факт.	Критерий Фишера. теор.
ОКС	9	2,32	88,49	1,88
СКС	45	0,85	32,44	1,35
Рэ	45	0,65	24.91	1,35
Случайные откл.	297	0,03		

Таблица 25

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
содержание растворимых сухих веществ (2001 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	299	0.73	8.81	1.19
Генотипическая	99	2.02	24.31	1.32
Повторности	2	1.20	14.47	3.04
Случайные откл.	198	0.08		

Таблица 26

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку
содержание растворимых сухих веществ (по Гриффину, 1956) (2001 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
ОКС	9	1.95	70.40	1.92
СКС	45	0.57	20.71	1.42
Рэ	45	0.52	18.69	1.42
Случайные откл.	198	0.03		

Таблица 27

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
"устойчивость к фузариозному увяданию" (2000 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	0.60	19.06	1.28
Генотипическая	99	1.18	37.31	1.39
Повторности	1	0.03	0.91	3.94
Случайные откл.	99	0.03		

Таблица 28

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
"устойчивость к фузариозному увяданию" (2001 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	0.64	13.47	1,28
Генотипическая	99	1.24	26.04	1,39
Повторности	1	0.20	4.32	3,94
Случайные откл.	99	0.05		

Таблица 29

Дисперсионный анализ комбинационной способности
самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку
"устойчивость к фузариозному увяданию" (по Гриффингу, 1956) (2001 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
ОКС	9	4.31	181.71	1,97
СКС	45	0.22	9.41	1,48
Рэ	45	0.27	11.54	1,48
Случайные откл.	99	0.02		

Таблица 30

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
"устойчивость к слизистому бактериозу" (2000 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	0.41	1.28	1,28
Генотипическая	99	0.77	1.39	1,39
Повторности	1	0.25	3.89	3,94
Случайные откл.	99	0.06		

Таблица 31
Дисперсионный анализ комбинационной способности самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку "устойчивость к слизистому бактериозу" (по Гриффингу, 1956) (2000 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
ОКС	9	2.05	63.30	1.97
СКС	45	0.25	7.83	1.48
Рэ	45	0.18	5.53	1.48
Случайные откл.	99	0.03		

Таблица 32
Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку "устойчивость к слизистому бактериозу" (2001 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	0.58	33.66	1.28
Генотипическая	99	1.15	66.45	1.39
Повторности	1	0.36	20.87	3.94
Случайные откл.	99	0.02		

Таблица 33
Дисперсионный анализ комбинационной способности самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку "устойчивость к слизистому бактериозу" (по Гриффингу, 1956) (2000 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
ОКС	9	2.30	265.36	1.97
СКС	45	0.39	45.51	1.48
Рэ	45	0.41	47.61	1.48
Случайные откл.	99	0.01		

Таблица 34

Дисперсионный анализ изучаемых генотипов по признаку
"устойчивость к серой гнили" (2000 г.)

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
Общая	199	1.45	8.10	1.28
Генотипическая	99	2.62	14.65	1.39
Повторности	1	11,28	63.04	3,94
Случайные откл.	99	0.18		

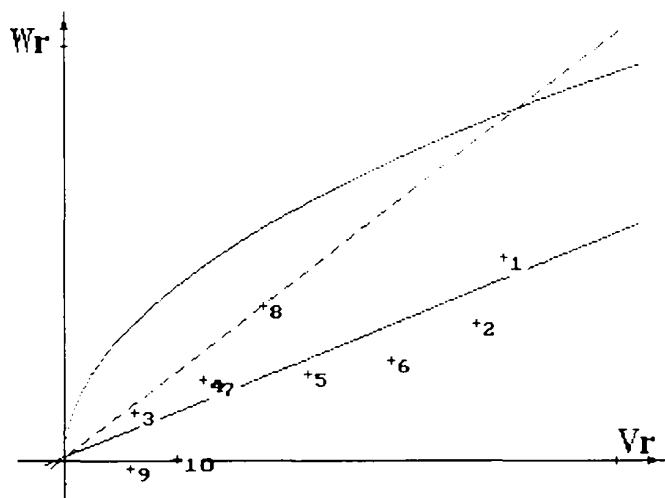
Таблица 35

Дисперсионный анализ комбинационной способности самонесовместимых линий белокочанной капусты по признаку "устойчивость к серой гнили" (по Гриффингу, 1956) (2000 г.)

Факторы варьирования	Число степеней свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, теор.
ОКС	9	9.33	104.31	1.97
СКС	45	0,78	8,67	1,48
Рэ	45	0,24	2.70	1,48
Случайные откл.	99	0.09		

Рисунок 1

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий по содержанию растворимых сухих веществ (начало хранения)



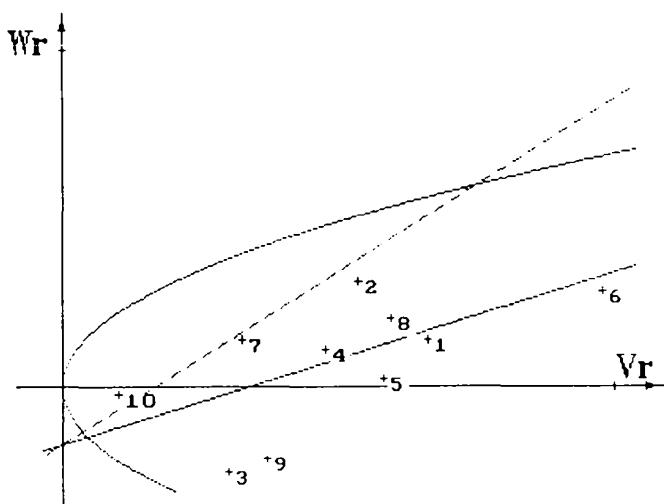
Вариансы и ковариансы признака

	W_r	V_r
1	0.49	0.80
2	0.33	0.74
3	0.12	0.13
4	0.20	0.25
5	0.21	0.44
6	0.24	0.59
7	0.19	0.27
8	0.38	0.36
9	-0.02	0.12
10	0.01	0.20
Ср	0.21	0.39

-----	линия еВ	наклона
-----	$W_r = b \cdot V_r + a$	
a =	0.01	
b =	0.53	
парабола	$W_r = \sqrt{V_r \cdot U_r}$	
$U_r =$	0.88	

Рисунок 2

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий по содержанию растворимых сухих веществ (конец хранения)

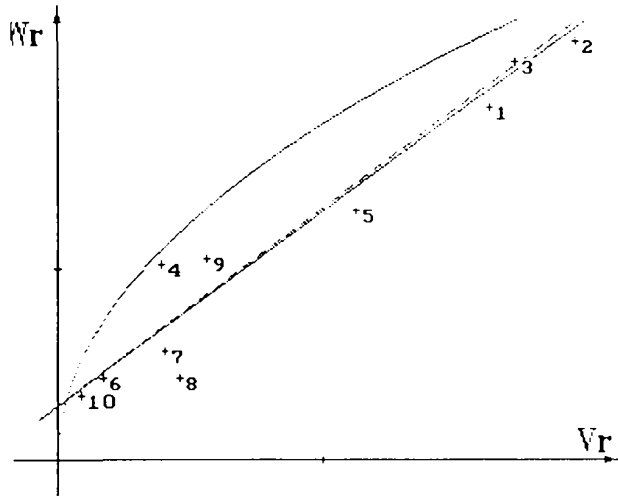


Вариансы и ковариансы признака

	W_r	V_r
1	0.14	0.66
2	0.31	0.53
3	-0.26	0.30
4	0.11	0.47
5	0.02	0.58
6	0.28	0.98
7	0.14	0.32
8	0.20	0.59
9	-0.22	0.37
10	-0.02	0.10
Ср	0.07	0.49

-----	линия еВ	наклона
-----	$W_r = b \cdot V_r + a$	
a =	-0.17	
b =	0.49	
парабола	$W_r = \sqrt{V_r \cdot U_r}$	
$U_r =$	0.48	

Регрессия ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) линий по устойчивости к серой гнили (2000 г.)



Вариансы и ковариансы признака

	W_r	U_r
1	1.84	1.63
2	2.20	1.95
3	2.08	1.72
4	1.02	0.39
5	1.31	1.12
6	0.42	0.17
7	0.56	0.40
8	0.43	0.46
9	1.06	0.56
10	0.34	0.09
Ср	1.12	0.85

-----	линия еѵ наклона
—————	$W_r = b \cdot U_r + a$
	$a = 0.28$
	$b = 0.99$
	парабола $W_r = \sqrt{U_r \cdot U_r}$
	$U_p = 3.07$

Таблица 36

Корреляционная зависимость между показателями ОКС по изучаемым признакам у самонесовместимых инбредных линий

	Средняя масса кочана, кг	Вегетационный период, суток	Розетка листьев, см	Лёжкость, %	Устойчивость к фузариозу, балл	Устойчивость к слиз. бактериозу, балл	Устойчивость к серой гнили, балл	Жаростойкость, балл	Солеустойчивость, балл	Витамин С, мг%	Ред. сахара, %	Растворимые сухие в-ва, %
Средняя масса кочана, кг	1											
Вегетационный период, суток	-0,36	1										
Розетка листьев, см	0,67	-0,40	1									
Лёжкость, %	-0,47	0,72	-0,68	1								
Устойчивость к фузариозу, балл	0,75	-0,01	0,39	-0,13	1							
Устойчивость к слиз. бактериозу, балл	0,89	0,61	0,59	-0,21	0,72	1						
Устойчивость к серой гнили, балл	-0,24	0,03	-0,61	0,96	-0,01	-0,01	1					
Жаростойкость, балл	0,75	-0,19	0,79	-0,63	0,74	0,69	-0,54	1				
Солеустойчивость, балл	0,75	-0,33	0,95	-0,71	0,56	0,66	-0,63	0,93	1			
Витамин С, мг%	-0,39	0,51	-0,18	0,30	-0,48	-0,17	0,30	-0,31	-0,21	1		
Редуцирующие сахара, %	-0,57	0,74	-0,58	0,79	-0,09	-0,37	0,64	-0,47	-0,55	0,21	1	
Растворимые сухие в-ва, %	-0,62	0,59	-0,65	0,90	-0,20	-0,39	0,79	-0,64	-0,70	0,14	0,80	1

Рисунок 4

Гибрид F₁ Хт5хБю1, конкурсное сортоиспытание 2002 г.



Рисунок 5

Гибрид F₁ Амф1хБю1, конкурсное сортоиспытание 2002 г.



Рисунок 6

Гибрид F₁ Дес4хБю1, конкурсное сортоиспытание 2002 г.



Рисунок 7

Стандарт: Amtrak F₁, конкурсное сортоиспытание 2002 г.

