

П. М. НЕРСЕСЯН, Ж. Г. СААКЯН

РОЛЬ ОТБОРА В УСИЛЕНИИ ТРАНСГРЕССИВНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В СТАРШИХ ПОКОЛЕНИЯХ МЕЖСОРТОВЫХ ГИБРИДОВ ТАБАКА

Трансгрессии, как случаи проявления в старших поколениях гибридов форм с выраженностью признака, выходящей за пределы обоих исходных родителей, представляют значительный теоретический и практический интерес. Они служат источником получения таких форм, которые по выраженности определенного признака превосходят наилучшие показатели.

Однако генетическая природа трансгрессивной изменчивости и пути ее практического использования изучены все еще недостаточно. На культуре табака трансгрессии в различных поколениях межсортowych гибридов наиболее полно и всесторонне исследованы Космодемьянским [3, 4], установившим, что положительные трансгрессии по продуктивности (рост, число и размер листьев), появляющиеся во втором и последующих поколениях гибридов, путем селекционного отбора на соответствующий признак можно закрепить в потомстве на уровне, близком к F_1 и выше.

Придерживаясь мнения [3] о том, что в силу дискретного характера проявления гетерозиса, как общее понятие мощности развития, не приложим к случаям увеличения отдельных частей растения, при изложении полученных нами данных будем пользоваться термином «трансгрессия» также по отношению выхода величины признака за пределы родительских форм в первом поколении гибридов.

Одним из важных признаков продуктивности табака является число листьев на растении, от характера наследования которого при гибридизации во многом зависит проявление общего гетерозиса.

Результаты проведенных нами скрещиваний (табл. 1), а также данные ряда исследователей [1—6] позволяют утверждать, что по типу наследования количества листьев в зависимости от комбинации гибриды носят самый различный характер: от отрицательной до положительной трансгрессии с различной степенью выраженности признака.

Это обстоятельство натолкнуло нас на мысль о проверке возможности сохранения наблюдаемых в F_1 положительной трансгрессии или доминантного проявления многолистности в старших поколениях гибридов путем селекционного отбора. Было интересно выявить также характер формирования листьев у гибридов старших поколений в комбина-

циях с отрицательной трансгрессией и рецессивным типом наследования многолистности.

Исследования в этом направлении в ряде случаев увенчались заметным успехом. По двум гибридным комбинациям получены особенно четкие результаты, заслуживающие внимания не только в теоретическом, но и в практическом отношении.

Таблица 1

Характер наследования количества листьев у гибридов первого поколения

Комбинации	Число листьев		
	P ₁	F ₁	P ₂
Самсун 27 × Трапезонд 3072	47,8	43,4	50,0
Самсун 935 × Трапезонд 3072	53,7	48,2	50,6
Самсун 23 × Трапезонд 3072	39,2	40,8	51,3
Трапезонд 30 × Трапезонд 3072	30,3	38,5	49,2
Мариланд 2935 × Трапезонд 3072	42,3	46,9	48,5
Мариланд 2935 × Остролист 75	42,9	47,7	42,4

При этом наиболее характерная особенность наших исследований заключалась в том, что по мере возрастания генераций до пятого поколения трансгрессивная изменчивость увеличивалась (табл. 2).

Таблица 2

Ход нарастания трансгрессивной изменчивости по поколениям гибридов

Сорта и гибриды	Количество листьев по поколениям гибридов			
	F ₁ —1963	F ₂ —1964	F ₃ —1965	F ₄ —1966
Самсун 935	46,0	45,8	49,5	52,7
С-935 × Т-3036 среднее	33,7	36,7	55,8	70,8
С-935 × Т-3036 лучшее растение	36,0	50,0	65,0	76,0
Трапезонд 3036	32,6	33,5	33,6	35,1
Остролист 11	29,2	28,8	29,0	30,9
О-11 × О-75 среднее	39,8	27,2	42,8	48,4
О-11 × О-75 лучшее растение	42,0	42,0	46,0	52,0
Остролист 75	38,6	39,1	40,2	42,8

Приведенные в табл. 2 данные показывают, что посев в каждой последующей генерации семенами индивидуально отобранных по количеству листьев растений приводил к постепенному увеличению трансгрессивной изменчивости соответствующего признака. При этом интересно, что гибриды изучаемых комбинаций по характеру наследования количества листьев в F₁ проявили противоположную картину. Гибриды комбинации С-935×Т-3036 унаследовали число листьев по типу мало-

лиственного родителя, тогда как у гибридов комбинации О-11×О-75 отмечалось доминирование многолистности. Последнее обстоятельство послужило причиной того, что в среднем гибриды второго поколения данной комбинации в результате расщепления и в связи с этим появления растений типа малолистного родителя по числу листьев уступали гибридам первого поколения.

Дальнейшие исследования показали, что положительную трансгрессию по числу листьев в старших поколениях гибридов представляется возможным получить даже в тех комбинациях, где растения характеризовались отрицательной трансгрессией (табл. 3).

Таблица 3

Трансгрессии по числу листьев в различных поколениях гибридов С-959—II×Т-3072

Сорта и гибриды	Количество листьев по поколениям гибридов			
	F ₁ —1965	F ₂ —1966	F ₃ —1967	F ₄ —1968
Самсун 959—II	50,6	52,3	49,6	50,6
С-959—II×Т-3072, среднее . . .	42,9	54,8	60,0	69,1
С-959—II×Т-3072, лучшее растение	44,0	80,0	69,0	80,0
Трапезонд 3072	48,5	50,2	47,9	49,0

В 1967 г. гибриды пятого поколения первых двух комбинаций все-сторонне изучались в сравнении с соответствующими гибридами F₁ и родительскими сортами. Исследования проводились в трехкратной повторности при однорядковой делянке длиной 20 м. В каждой повторности гибриды обеих категорий размещались между рядками исходных родительских сортов.

Учеты и измерения признаков, определяющих мощность (рост, число листьев и размер листа), производились на 25 растениях в каждой делянке. Длина вегетационного периода (число дней от посадки до 75% цветения растений) определялась по данным наблюдений, проводимых на всех растениях.

Средние из трех повторностей данные учетов и измерений приводятся в табл. 4.

Как следует из приведенных в табл. 4 данных, в обеих комбинациях трансгрессивное состояние по числу листьев было закреплено уже в пятом поколении гибридов. Это подтверждается также данными 1968 г. по результатам исследования гибридов F₆ соответствующих комбинаций в целях селекции. Одновременно гибриды F₅ значительно превосходили соответствующие родительские сорта и гибриды первого поколения по длине вегетационного периода и высоте, хотя отбор по этим признакам не производился.

Благодаря своей многолистности гибриды F₅, по сравнению с соответствующими родительскими сортами и гибридами первого поколения, выгодно отличались также по общей листовой поверхности одного рас-

Таблица 4

Сравнительные данные биометрических показателей и длины вегетационного периода гибридов и исходных родительских сортов

Сорта и гибриды	Длина вегетационного периода, дни	Высота растений, см	Число листьев	Размер листа	
				длина, см	ширина, см
Самсун 935	92	134,2	45,0	28,0	16,1
C-935×T-3036 F ₁	80	136,2	34,6	39,7	20,7
C-935×T-3036 F ₅	118	154,4	61,2	36,2	16,5
Трапезонд 3036	98	130,5	35,1	44,2	18,6
Остролист 11	97	140,8	28,4	52,1	28,1
O-11×O-75 F ₁	108	139,4	36,0	52,4	23,9
O-11×O-75 F ₅	134	165,4	51,3	51,2	21,4
Остролист 75	113	118,4	41,7	50,9	19,1

тения. Хорошей иллюстрацией сказанного служат данные урожайности сухой массы листьев табака (табл. 5).

Таблица 5

Сравнительные данные урожайности гибридов и исходных родительских сортов

Сорта и гибриды	Урожай сырья по повторениям опыта, ц/га			
	I	II	III	среднее
Самсун 935	20,4	23,1	23,8	22,4
C-935×T-3036 F ₁	37,7	40,3	39,5	39,2
C-935×T-3036 F ₅	47,8	46,1	45,3	46,4
Трапезонд 3036	39,1	36,4	36,1	37,2
Остролист 11	41,0	43,3	43,0	42,4
O-11×O-75 F ₁	45,2	45,4	43,3	44,6
O-11×O-75 F ₅	55,2	59,9	60,6	58,6
Остролист 75	37,1	41,9	37,9	39,0

В отношении урожайности гибриды пятого поколения исследуемых комбинаций превосходили не только своих родителей, но и гибриды первого поколения на 20—30%.

Конечно, из приведенного фактического материала не следует, что по числу листьев в исследуемых комбинациях проявляются лишь положительные трансгрессии. Во втором поколении этих гибридов в результате расщепления довольно часто обнаруживались растения, по числу листьев значительно уступающие обоим родительским сортам. Но нас, с точки зрения селекции, подобные формы не интересовали и дальнейшая работа над ними не велась. Однако можно не сомневаться, что за-

крепление состояния отрицательной трансгрессии в старших поколениях гибридов стоило бы значительно меньшего труда.

Из полученных в целом по опыту данных явствует, что в результате гибридизации и обычного селекционного отбора на определенный признак получены новые высокопродуктивные формы, особенно ценные гибриды комбинации О-11×О-75, которые в настоящем под названием Остролиста 43 и 44 проходят стационарное и широкое производственное испытание. На примере этих гибридов можно сказать, что впервые созданы многолистные сорта крупнолистной формы восточных табаков типа Остролист. Помимо практического результата, на наш взгляд, проведенные исследования не лишены также теоретического значения.

При объяснении полученных данных мы исходим из того, что трансгрессия по определенному признаку является частным случаем проявления общего гетерозиса. Уровень гетерозиса в F_1 прямо пропорционален числу и степени положительно трансгрессирующих признаков, в сумме определяющих общую мощность гибрида. Подобное представление позволяет считать, что гетерозис и трансгрессивная изменчивость имеют одну и ту же генетическую природу.

Между тем, полученные нами данные по трансгрессивной изменчивости в различных поколениях гибридов не укладываются в рамки господствующих концепций, объясняющих эффект гетерозиса при скрещивании. Эти факты особенно трудно объяснить с позиции теории гетерозиготности, или сверхдоминирования Шелла и Иста [7, 9, 10], согласно которой наблюдаемый у гибридов F_1 резко выраженный гетерозис по мощности (вследствие гетерозиготности) в последующих поколениях по мере гомозиготизации постепенно снижается. В этом отношении значительный интерес представляет теория благоприятных доминантных факторов, обоснованная Джонсом [8], и как известно, допускающая возможность получения в старших поколениях гибридов трансгрессии по определенному признаку на уровне его проявления в F_1 при полном доминировании и даже немного выше в случае неполного доминирования факторов. Однако эта теория сталкивается с определенными трудностями при объяснении случаев проявления отрицательной трансгрессии в F_1 и заметно высокой положительной трансгрессии в последующих генерациях. Последнее обстоятельство, с точки зрения теории благоприятных доминантных факторов, особенно трудно объяснить в отношении тех комбинаций, где гибриды F_1 по данному признаку характеризуются отрицательной трансгрессией.

Таким образом, хотя теория благоприятных доминантных факторов, по сравнению с теорией сверхдоминирования, является более приемлемой в смысле сохранения удержания эффекта гетерозиса в старших поколениях гибридов, тем не менее она в современном ее представлении не может осветить все стороны этого вопроса.

Всесторонний анализ полученного нами материала, с учетом результатов других исследователей, указывает на необходимость внесения некоторых дополнений и поправок в теорию Джонса. На наш взгляд,

для проявления гетерозиса, во-первых, не все доминантные факторы являются благоприятными, а во-вторых, важная роль при этом часто принадлежит рецессивным генам. Иначе говоря, в определенных случаях полезные (в смысле обеспечения гетерозиса) признаки контролируются не доминантными, а благоприятными рецессивными генами. Следовательно, если скрещиваются сорта, определенная доля уровня мощности которых контролируется рецессивными генами, вследствие взаимного подавления благоприятных рецессивов неблагоприятными доминантами в F_1 может иметь место отрицательная трансгрессия. Если же скрещиваются сорта, которые наряду с благоприятными рецессивами обладают большим числом благоприятных доминантов, потомство будет гетерозисным.

Благодаря расщеплению и рекомбинации генов в последующих поколениях с помощью многократного индивидуального отбора осуществляется накопление благоприятных доминантных и рецессивных факторов в гомозиготном состоянии. И так как сравнительно благоприятное сочетание определенных генов (доминантных и рецессивных) в гомозиготном состоянии достигается на различном этапе отбора, трансгрессивная изменчивость до известной генерации может возрастать.

Такое представление о природе гетерозиса (трансгрессии) вполне соответствует результатам работ по наследованию числа листьев у табака. Полученные данные позволяют утверждать, что число листьев, как сложный количественный признак, контролируется двумя группами несцепленных генов. При этом гены одной группы обуславливают длину вегетационного периода, а другой—частоту закладки листьев. Число листьев равно отношению продолжительности вегетационного периода на частоту закладки листа (время образования одного листа). Следовательно, если исходить из независимого наследования факторов, ответственных за число листьев, и допустить, что определенная часть генов из этого комплекса действует благотворно в рецессивном состоянии, нетрудно объяснить всевозможные формы проявления трансгрессивной изменчивости.

Таким образом, важная роль при получении положительной трансгрессии в старших поколениях межсортных гибридов принадлежит многократному отбору на соответствующий признак, обеспечивающему накопление благоприятных факторов в гомозиготном состоянии.

Для получения положительной трансгрессии по числу листьев подбор пар при гибридизации должен производиться на основе учета длины вегетационного периода и интенсивности образования листа.

Պ. Մ. ՆԵՐՍԻՍՅԱՆ, Ժ. Գ. ՍԱՀԱՅԿԱՆ

**ԸՆՏՐՈՒԹՅԱՆ ԴԵՐԸ ԾԽԱՆՈՏԻ ՄԻՋՍՈՐՏԱՅԻՆ ՀԻՔՐԻԳՆԵՐԻ ԱՎԱԳ
ՍԵՐՈՒՆԳՆԵՐՈՒՄ ՏՐԱՆՍԳՐԵՍԻՎ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅԱՆ ՈՒԺԵՂԱՑՄԱՆ ԳՈՐԾՈՒՄ**

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Տրանսգրեսիվ փոփոխությունների ուսումնասիրման հետազոտությունները տարվել են հետևյալ հիբրիդային զուգակցություններում Սամսուն 935×Տրապիզոնդ 3036, Օստրոլիստ 11×Օստրոլիստ 75 և Սամսուն 959×Տրապիզոնդ 3072:

Հետազոտությունների արդյունքից հաստատվել է, որ երբ ցանքը կատարվել է ըստ տերևների քանակի ընտրված անհատական բույսերի յուրաքանչյուր հաջորդ գեներացիայում տեղի է ունենում համապատասխան հատկանիշի տրանսգրեսիվի աստիճանական մեծացում: F_5 -ի հիբրիդների բերքատվությունը, իրենց բազմատերևության շնորհիվ գերազանցել են ոչ միայն իրենց ծնողական ձևերին, այլև հիբրիդային առաջին սերնդին:

Ստացված տվյալները թույլ են տալիս անելու հետևյալ եզրակացությունները.

Հետերոզիսը և տրանսգրեսիան ունեն միևնույն գենետիկական բնույթը:

Մի քանի բարդ քանակային հատկանիշների նկատմամբ հետերոզիսի (դրական տրանսգրեսիա) առաջացման համար բարենպաստ ազդեցություն կարող են ունենալ որոշ գեներ դոմինանտ, իսկ մյուսները՝ ռեցեսիվ վիճակում: Այստեղ կարելի է խոսել դոմինանտ և ռեցեսիվ ֆակտորների հավասարազոր նշանակության մասին:

Միջսորտային հիբրիդների բարձր սերունդներում դրական տրանսգրեսիայի ստացման համար կարևոր դեր է խաղում համապատասխան հատկանիշի բազմակի ընտրությունը, որը ապահովում է բարենպաստ ֆակտորների կուտակմանը հոմոզիգոտ վիճակում:

Ծխախոտի տերևների քանակը ղեկավարվում է երկու, մեկը մյուսից անկախ, ժառանգվող գեների խմբով, որոնցից մեկը պայմանավորում է վեգետացիոն շրջանի տևողությունը, իսկ մյուսը՝ տերևների առաջացման հաճախականությունը (ինտենսիվությունը):

Գոյություն ունի կորելատիվ կապ տերևների քանակի, բույսերի բարձրության և աճման էներգիայի միջև: Ընդ որում, որպես կանոն տերևների քանակը բույսերի բարձրության հետ կորելացվում է դրականորեն, իսկ աճման էներգիայի հետ՝ բացասականորեն:

Միջսորտային հիբրիդիզացիայի դեպքում ըստ տերևների քանակի դրական տրանսգրեսիայի ստացման համար զույգերի ընտրությունը պետք է կատարել հիմք ընդունելով վեգետացիոն շրջանի տևողությունը և տերևների առաջացման ինտենսիվությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бучинский А. Ф. Тр. Кубанского СХИ, вып. 9 (37), 1964.
2. Качан К. Ф. Сб. научно-исследовательских работ ВИТИМ, вып. 150, Краснодар, 1958.

3. Космодемьянский В. Н. Сб. работ по селекции, генетике и семеноведению табака и махорки, вып. 143, Краснодар, 1941.
4. Космодемьянский В. Н. Гетерозис в растениеводстве. Ставрополь, 1966.
5. Яковук А. С. Сб. научно-исследовательских работ ВИТИМ, вып. 150, Краснодар, 1958.
6. Bawolska M., Berbec J., Konczerewicz A. Roczniki Nauk Rolniczych t. 81—A—4, 1960.
7. East E. M., Hayes H. K. U. S. Bur. Plant Industry Bull., 1912.
8. Jones D. F. Genetics, 2, 1917.
9. Shull G. H. Botan. Gaz., 52, 1911.
10. Shull G. H. Am. Naturalist, 45, 1911.