

П. М. НЕРСЕСЯН, Ж. Г. СААКЯН

ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ И ПРОЯВЛЕНИЕ ГЕТЕРОЗИСА ПРИ МЕЖСОРТОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ТАБАКА

Явление повышенной мощности гибридных растений по сравнению с родительскими формами, именуемое гетерозисом, впервые было отмечено Кельрейтером на табаке еще в 1768 г. С тех пор накопился довольно большой фактический материал в отношении проявления гетерозиса как у перекрестноопыляющихся, так и у самоопыляющихся культур, в том числе у табака [5, 6, 7, 11, 12]. Однако до настоящего времени все еще нет единой признанной теории, объясняющей генетическую природу гетерозиса. Мало того, недостаточно изучены закономерности проявления гетерозиса в онтогенезе развития организма и пути использования гибридной мощности в производстве.

Работами ряда авторов [2, 6, 13] отмечены случаи проявления гетерозиса преимущественно или лишь на ранних фазах развития гибридов. Многочисленными исследованиями [1, 7, 9, 10, 15] установлено, что фенотипический эффект гетерозиса проявляется по-разному в зависимости от того и условий произрастания культуры. Наконец имеются данные [3, 7—10, 14], доказывающие дискретный характер реализации гетерозиса, т. е. относительно независимое проявление отдельных признаков и свойств растений, в результате чего, как правило, имеет место неравномерное увеличение всех признаков и свойств. Часто гетерозис обнаруживается лишь на отдельных частях и органах растений и в зависимости от степени и комплекса увеличивающихся элементов эффект проявления его бывает различным.

Следовательно, получение высокогетерозисных гибридов сельскохозяйственных растений во многом зависит от комбинационной способности используемых при гибридизации сортов в качестве родительских форм, обеспечивающих возможно большее число благоприятно измененных признаков.

Цель настоящей работы заключалась в выявлении высокопродуктивных гибридных комбинаций и изучении некоторых закономерностей проявления гетерозиса на табаке.

Исследования проводились методом топкросса в 1966 г. и диаллельного скрещивания в 1967 г. В качестве анализатора при топкроссе применялся комплексноиммунный к табачной мозаике и мучнистой росе сорт Трапезонд 3072, который скрещивался с пятью

сортами табака, обладающими различными морфолого-биологическими признаками. Для диаллельного скрещивания использовали три резко отличающиеся друг от друга своими морфобиологическими и хозяйственными признаками и свойствами сорта: Самсун 935, Остролист 11, Остролист 75.

Скрещивание по каждой комбинации производилось между двумя растениями соответствующих родительских сортов. На этих же растениях определенная часть цветков оставлялась для получения контрольных семян. В обоих случаях до завершения оплодотворения цветки брались под индивидуальные изоляторы.

Изучение гибридов по методу топкросса проводилось в четырехкратной повторности, а по методу диаллельных скрещиваний в трехкратной повторности при однорядковой деланке длиной 20 м. В каждой повторности гибриды высаживались между рядками исходных родительских форм. Все повторности одной комбинации размещались друг возле друга, т. е. каждая последующая комбинация размещалась после высадки рассады всех повторностей предыдущей.

Исследованиями установлено, что в начальный период жизни рост и развитие гибридов в зависимости от комбинации протекали с различной интенсивностью. Гибриды комбинации С-27 $\times$ Т-3072, С-935 $\times$ Т-3072 и М-2935 $\times$ Т-3072 росли значительно быстрее, чем соответствующие родительские сорта. У гибридов комбинации С-23 $\times$ Т-3072 первоначально рост соответствовал росту более быстрорастущего родителя, тогда как гибриды комбинации Т-30 $\times$ Т-3072 в этом отношении характеризовались промежуточным типом наследования. При диаллельном же скрещивании гибриды двух комбинаций (С-935 $\times$ О-75 и С-935 $\times$ О-11) по интенсивности роста начального периода жизни превосходили родительские сорта, а гибриды комбинации О-11 $\times$ О-75 занимали промежуточное между родительскими формами положение.

Однако наблюдаемое на начальном этапе жизни растений различие в росте между гибридами и родительскими сортами не сохранилось до конца вегетации. В конечном итоге лишь в одной комбинации (С-935 $\times$ Т-3072) по высоте гибриды явно превосходили своих родителей. Почти во всех остальных случаях высокорослость наследовалась доминантно или находилась в близком к нему состоянии с незначительным положительным или отрицательным отклонениями.

В отношении характера наследования признаков наибольший интерес представляет количество листьев, от которого во многом зависит проявление общего гетерозиса. Из полученных нами данных (табл. 1, 2) следует, что изучаемые гибриды по типу наследования количества листьев резко отличаются друг от друга. Гибриды одних комбинаций образовали меньшее число листьев, чем малолистный родительский сорт. В другой комбинации количество листьев наследовалось по типу малолистного родителя. В третьем случае наследование количества листьев носило промежуточный характер, а у гибридов комбинации М-2935 $\times$ Т-3072 доминировала многолистность. Здесь интересно отметить, что в наших исследованиях была выявлена одна комбинация (М-2935 $\times$ О-75), гибриды которой по количеству листьев превосходили даже многолистный родительский сорт. Некоторое различие в характере наследования количества листьев при межсортовой гибридизации табака отмечено и в литературе

Таблица 1

Биометрические показатели и длина вегетационного периода по вариантам опыта при методе топкросса (среднее из 4-х повторностей)

Варианты опыта	Число дней от посадки до 75% цветения	Высота растений, см	Количество листьев	Размер листа		
				длина, см	ширина, см	площадь, см ²
Самсун 27	124	125,4	47,8	27,8	16,2	302
С-27 × Т 3072	123	144,2	43,4	38,2	20,0	510
Трапезонд 3072	148	142,4	50,0	42,8	17,2	491
Самсун 935	136	164,5	53,7	31,3	17,6	368
С-935 × Т 3072	133	178,1	48,2	41,0	21,2	580
Трапезонд 3072	149	145,8	50,6	42,9	17,5	501
Самсун 23	115	123,8	39,2	36,0	20,7	497
С-23 × Т 3072	126	135,1	40,8	41,9	21,9	612
Трапезонд 3072	152	134,1	51,3	40,7	17,8	483
Трапезонд 30	118	124,3	30,3	43,8	22,8	666
Т-30 × Т 3072	132	147,4	38,5	45,7	22,9	701
Трапезонд 3072	152	152,5	49,2	42,5	19,7	556
Мариланд 2935	157	130,2	43,3	44,7	22,2	661
М-2935 × Т 3072	145	161,9	46,9	46,5	22,8	707
Трапезонд 3072	146	164,9	48,5	45,0	19,5	585

[3—5, 10], однако авторы этих работ как общую закономерность склонны признать доминирование меньшего числа листьев.

Анализ полученных нами и имеющихся в литературе данных позволяет рассматривать количество листьев у табака как сложный полигенный признак, находящийся в коррелятивной связи с высотой растения, продолжительностью вегетационного периода и энергией роста. Результаты сложного взаимосвязанного и взаимообусловленного наследования этих признаков имеют непосредственное отношение к характеру проявления количества листьев в гибридном потомстве. Исходя из сказанного, различный тип наследования количества листьев гибридами, становится понятным, если допустить наличие определенных генов, контролирующих динамику закладки листьев независимо от интенсивности и характера проявления названных признаков. Следовательно, количество листьев у гибрида будет больше в случае доминирования позднеспелости по цветению растений, медленного темпа роста, большей высоты стебля и более учащенного характера закладки листа.

В отношении размера листа наблюдалось независимое наследование длины и ширины. При этом по длине листа гибриды превосходили своих родителей лишь в том случае, когда последние по данному признаку обладали примерно равными показателями. Если же родительские сорта по длине листа явно отличались, то в зависимости от степени их разли-

Таблица 2

Биометрические показатели и длина вегетационного периода по вариантам опыта при диаллельном скрещивании (среднее из 3-х повторностей)

Варианты опыта	Число дней от посадки до 75% цветения	Высота растений, см	Количество листьев	Размер листьев		
				длина, см	ширина, см	площадь, см ²
Остролист 11	97	140,8	28,4	52,1	28,1	974
O-11 × O-75	108	139,4	36,0	52,4	23,9	835
Остролист 75	113	118,4	41,7	50,9	19,1	650
Самсун 935	109	158,0	47,5	35,5	21,4	506
C-935 × O-11	94	156,9	32,2	45,3	27,5	875
Остролист 11	98	155,2	29,2	51,8	26,5	910
Самсун 935	116	154,8	49,3	34,2	20,2	461
C-935 × O-75	107	151,3	38,3	46,0	24,1	739
Остролист 75	113	108,8	38,5	47,8	18,4	587

Таблица 3

Урожай сухой массы листьев по вариантам опыта при методе топкросса

Варианты опыта	Урожай сырья по повторениям опыта, ц/га					Выход I и II товарных сортов, %
	I	II	III	IV	среднее	
Самсун 27	24,0	24,2	25,6	27,9	25,4	3,9
C-27 × T 3072	42,0	43,0	41,3	43,1	42,4	22,1
Трапезонд 3072	38,3	44,8	42,8	44,3	42,5	47,8
Самсун 935	29,8	30,5	34,6	35,7	32,7	8,9
C-935 × T 3072	53,9	50,6	51,1	50,9	51,6	22,5
Трапезонд 3072	44,8	42,8	42,1	39,5	42,3	36,7
Самсун 23	38,1	41,6	43,4	41,8	41,2	7,3
C-23 × T 3072	53,9	53,6	47,2	49,2	51,0	15,3
Трапезонд 3072	35,3	37,0	40,1	39,0	37,9	27,7
Трапезонд 30	38,8	38,1	42,8	41,3	40,3	15,2
T-30 × T 3072	45,4	47,6	46,3	48,9	47,1	25,9
Трапезонд 3072	42,4	45,0	45,8	46,7	45,2	35,7
Мэриланд 2935	50,3	48,9	53,4	57,2	52,5	13,9
M-2935 × T 3072	68,9	70,4	71,7	75,0	71,5	26,5
Трапезонд 3072	56,4	54,1	55,0	51,0	54,1	49,6

ция гибриды занимали промежуточное положение или приближались к длиннолистному родителю.

При наследовании ширины листа, вероятно, большее значение имеют не абсолютные показатели скрещиваемых сортов, а форма пластинки

листа, характеризующая отношением ширины к длине. По ширине листа гибриды превосходили своих родителей тем больше, чем выше у последних показатель отношения ширины к длине.

Характер наследования количества и размера листьев у гибридов табака в конечном итоге и определяет уровень их урожайности. В наших исследованиях наибольший урожай обеспечил гибрид комбинации М-2935×Т-3072, что можно рассматривать как результат суммарного эффекта доминантного наследования благоприятных генов, контролирующих количество, длину и ширину листьев. Наблюдаемый по урожаю явный гетерозис у гибрида комбинации С-935×Т-3072 является следствием увеличения размера листа в основном за счет ширины.

Таблица 4

Урожай сухой массы листьев по вариантам опыта при диаллельном скрещивании

Варианты опыта	Урожай сырья по повторениям, ц/га				Выход I и II товарных сортов, %
	I	II	III	среднее	
Остролист 11	41,0	43,3	43,0	42,4	15,7
О-11 × О-75	45,2	45,4	43,3	44,6	20,5
Остролист 75	37,1	41,9	37,9	39,0	14,6
Самсун 935	33,3	32,8	30,8	32,3	4,6
С-935 × О-11	36,8	37,3	34,5	36,2	8,9
Остролист 11	42,0	41,3	40,8	41,3	12,3
Самсун 935	29,8	27,2	32,3	29,8	4,7
С-935 × О-75	51,7	49,3	48,9	50,0	12,4
Остролист 75	35,7	39,3	36,0	37,0	14,1

Итак, общая продуктивность гибрида определяется не уровнем урожайности скрещиваемых сортов, а наследованием благоприятных генов, контролирующих сложные количественные признаки, об этом свидетельствуют полученные нами при диаллельном скрещивании данные. Сорт Остролист 11 является более урожайным, чем О-75. Однако гибриды комбинации С-935×О-11 по урожаю не обеспечили гетерозис и значительно уступали гибридам комбинации С-935×О-75, отличавшимся сравнительно большим числом листьев.

Почти во всех комбинациях товарное качество сырья носило промежуточный характер. Лишь в одной комбинации, где оба родительские сорта обладали относительно высоким качеством сырья, гибриды по выходу высших товарных сортов превосходили исходные формы.

Таким образом, проявление гетерозиса при межсортовой гибридизации табака в основном обусловлено наследованием сложных количественных признаков, при этом оно носит дискретный характер по разным признакам. Часто увеличение одних органов или частей гибридного растения осуществляется без существенного изменения других.

Характер наследования гибридами количества листьев во многом зависит от коррелирующих с ним признаков и свойств (высота растений, энергия роста, продолжительность вегетационного периода) скрещиваемых сортов.

Длина и ширина листа наследуются независимо друг от друга. По длине листа гибриды превосходят своих родителей, если последние обладают соответствующими равными показателями. При наследовании ширины листа важное значение имеет показатель отношения ширины к длине у родительских сортов. Как правило, по ширине листа гибриды превосходят своих родителей тем больше, чем выше у последних этот показатель.

Уровень урожайности скрещиваемых сортов табака не является критерием повышения общей продуктивности гибрида.

На основе изучения особенностей скрещиваемых сортов, а также исходя из закономерностей наследования количества листьев и размера можно с большей вероятностью прогнозировать проявление гетерозиса при межсортовой гибридизации табака.

Армянская опытная станция по табаку
ВИТИМ

Поступило 20.IX 1969 г.

Պ. Մ. ՆԵՐՍԻՍՅԱՆ, Ժ. Գ. ՍԱՀԱԿՅԱՆ

**ՈՐՈՇ ՔԱՆԱԿԱԿԱՆ ՀԱՏԿԱՆԻՇՆԵՐԻ ԺԱՌԱՆԳՄԱՆ ԲՆՈՒՅԹԸ ԵՎ
ՀԵՏԵՐՈՉԻՍԻ ԴՐՍԵՎՈՐՈՒՄԸ ԾԵԱԽՈՏԻ ՄԻՋՍՈՐՏԱՅԻՆ
ՀԻՔՐԻԳԱՅՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿ**

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հետազոտություններից պարզվել է, որ ուսումնասիրվող հիբրիդները մեկը մյուսից խիստ տարբերվում են տերևների թվի և բույսերի բարձրության ժառանգման տիպով: Որոշ կոմբինացիաների հիբրիդները կազմակերպել են ավելի քիչ թվով տերևներ, քան քիչ տերևավոր ծնողական ձևեր: Մյուս կոմբինացիայում տերևների թիվը ժառանգվել է քիչ տերևներ ունեցող ծնողական ձևի հատկանիշը: Երրորդ դեպքում տերևների թվի ժառանգումը կրել է միջանկյալ բնույթ, իսկ Մ-2935 Տ-3072 կոմբինացիայի հիբրիդները դոմինանտել են բազմատերևությունը: Նույնը կարելի է ասել նաև բույսերի բարձրության վերաբերյալ:

Ինչ վերաբերում է տերևների չափերին, ապա դիտվել է երկարության և լայնության անկախ ժառանգում: Հիբրիդները տերևի երկարությամբ գերազանցում էին իրենց ծնողներին, եթե վերջինները տվյալ հատկությամբ ունեն համարյա հավասար ցուցանիշներ: Տերևի լայնությամբ հիբրիդները առավել աչքի են ընկել, երբ ավելի բարձր է եղել ծնողական սորտերի, կամ նրանցից որևէ մեկի տերևի լայնության և երկարության հարաբերության ցուցանիշը:

Մեր ուսումնասիրություններում հումքի ամենաբարձր բերքը ապահովել է Մ-2935—Տ-3072 հիբրիդային կոմբինացիան, որը կարելի է դիտել որպես

տերևների երկարությունը, լայնությունը և թիվը հսկող բարենպաստ գենների դոմինանտ ժառանգման գումարային էֆեկտի արդյունք:

Ս-935 × Տ-3072 կոմբինացիայի հիբրիդների մոտ նկատվող բերքի ակըն-հայտ հետերոզիսը արդյունք է տերևի չափերի մեծացման:

Ստացված տվյալների հիման վրա կարելի է անել հետևյալ եզրակացու-թյունները:

Ծխախոտի միջսորտային հիբրիդացման ժամանակ հետերոզիսի երևան գալը հիմնականում պայմանավորված է բարդ քանակային հատկանիշների ժառանգմամբ:

Միջսորտային հիբրիդացման ժամանակ տարբեր հատկանիշների նկատ-մամբ հետերոզիսի երևան գալը կրում է դիսկրետ բնույթ:

Հաճախ հիբրիդային բույսի որոշ օրգանների կամ մասերի ավելացում իրականացվում է առանց մյուս օրգանների կամ մասերի էական փոփոխության:

Հիբրիդների մոտ տերևների թվի ժառանգման բնույթը շատ բանով կախ-ված է խաչաձևող սորտերի մի շարք հատկանիշներից և հատկություններից (բույսի բարձրությունը, աճման էներգիան, վեգետացիոն շրջանի տևողությու-նը), որոնք կոռելացվում են նրա հետ:

Տերևի երկարությունը և լայնությունը ժառանգվում են միմյանցից անկախ: Խաչաձևող սորտերի բերքատվության մակարդակը չի հանդիսանում հիբ-րիդի ընդհանուր բերքատվության չափանիշ:

Խաչաձևող սորտերի առանձնահատկությունների ուսումնասիրության հիման վրա, ինչպես նաև, ելնելով տերևի չափերի և թվի ժառանգման օրինա-չափություններից, մեծ հավանականությամբ կարելի է կանխագուշակել հետ-երոզիսի զրոսկորումը ծխախոտի միջսորտային հիբրիդացման դեպքում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Болсунов И. И. Сб. работ по селекции, генетике и семеноведению табака и махорки, том II, вып. 132, Краснодар, 1936.
2. Болсунов И. И. Сб. рабо.: по селекции табака и махорки, вып. 139, Краснодар, 1939.
3. Бучинский А. Ф. Тр. Кубанского с/х института, вып. 1 (29), 1954.
4. Бучинский А. Ф. Тр. Кубанского с/х института, вып. 9 (37), 1964.
5. Терновский М. Ф. Селекция и семеноводство, 1, 1953.
6. Томаровский П. Ф. Тр. Казахского н/и института земледелия, т. VI, 1959.
7. Осадчук Е. А. Зап. Ник. бот. сада, бюллетень 12, 1934.
8. Качан К. Ф. Сб. научно-исследовательских работ ВИТИМ, вып. 150, 1958.
9. Космодемьянский В. Н. Сб. работ по селекции табака, вып. 110, Краснодар, 1934.
10. Космодемьянский В. Н. Сб. работ по селекции, генетике и семеноведению табака и махорки, вып. 143, Краснодар, 1941.
11. Есаулов Е. А. Табак, 2, 1957.
12. Пушкарева К. В. Табак, 1, 1952.
13. Циков Д. К. Природа, 9, 1956.
14. Яковук А. С. Сб. научно-исследовательских работ ВИТИМ, вып. 150, 1958.
15. Яковук А. С. В кн.: Гетерозис в растениеводстве. Ставрополь, 1966.