

3. Bradford M. E. *Analit. Biochem.*, 72, 248—254, 1976.
4. Greaser M. L., Gergely G. *J. Biol. Chem.*, 246, 4226—4233, 1971.
5. Jones T. L., Ogunro E. A., Samarel A. M., Ferguson A. G., Iasch M. *Amer. J. Physiol.*, 245, H294—H299, 1983.
6. Laemli U. K. *Nature*, 227, 680—685, 1970.
7. Lapresle C., Webb T. *Biochem. J.*, 81, 455—492, 1962.
8. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. I. *J. Biol. Chem.*, 193, 265—275, 1951.
9. Press E. M., Proteu R. R., Cerba J. *Biochem. J.*, 74, 501, 1960.
10. Schwarts W. N., Blind J. W. C. *Biochem. J.*, 167, 811—820, 1977.
11. Widerander B., Kirahka H., Schaper S., Jualler M., Kay J. Eds. Kostka V., W. de Gruyter. 117—121, Berlin, 1985.

ТРАНСГРЕССИВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У ТАБАКА

В. А. МАРКАРЯН

Ариэльский сельскохозяйственный институт, Ереван

Установлено, что в расщепляющихся гибридных популяциях у табака проявление положительных трансгрессий по количеству листьев зависит от эффекта общей комбинационной способности родительских сортов, а их частота и степень — от типа наследования признака в F_1 . Перспективные линии в большей степени отмечались в потомстве гибрида, у которого в F_1 обнаружен отрицательный гетерозис и детерминация высокого показателя признака осуществляется рецессивными полигенами.

Հաստատված է, որ միախառն ճեղքավորվող հիբրիդային սերունդներում աճի քանակի գծով դրական տրանսգրեսիաների դրսևորումը կախված է ոչ զուգակցությամբների մեղաշված ներքին ընդհանուր կոմբինացիոն ակտիվության էֆֆեկտից, իսկ նրանց համախառնությունը է «առիճանք» առաջին սերնդում համակներին մասնորոնակ արդյունք: Հետազոտային 'զմեռք մեծ քանակությամբ հայտնարերվել են համակազմա ոչ զուգակցությամբ սերնդում, որոնց F_1 -ում կլամազել է բարձրագույն հետերոզիս, իսկ ուսումնասիրվող համակների բարձր ցուցանիշը պայմանավորվել է սերնդի ղեկերի գերոններությամբ:

It is ascertained, that in tobacco disintegrating hybrids generations the display of positive transgressions of a number of leaves depends on the effects of general combining ability of parents' sorts, but their frequency and degree on the type heritable in F_1 . Perspective lines are mainly discovered in which in F_1 negative heterosis is observed and the high indicator of the investigated quality is connected with the activity of recessive genes.

Растения табака — трансгрессивная изменчивость — комбинационная способность — рецессивные полигены.

Впервые у внутривидовых гибридов табака трансгрессивную изменчивость по количеству и размерам листа наблюдали еще в 1921 г. [12]. В дальнейшем положительные трансгрессии были установлены также по количеству [2, 6, 8, 10, 14] и размерам листьев [9], продуктивности [3—5, 7] и другим признакам. В этих работах отмечает-

Сохранения ОКС — общая комбинационная способность, СКС — специфическая комбинационная способность, РЭ — реципрокный эффект.

ся зависимость проявления трансгрессий от генотипов скрещиваемых пар. При этом важное место придается характеру наследования признаков в F_1 и направленному отбору в старших поколениях. В большинстве случаев трансгрессивные формы выщепляются в таких гибридных комбинациях, в которых наблюдается полное или частичное доминирование признаков лучшего родителя, промежуточное наследование или сверхдоминирование в первом поколении. Установлено также, что трансгрессии не с одинаковой степенью и частотой наблюдаются по всем количественным признакам. По ряду признаков они обнаруживаются чаще, а по остальным—редко или вовсе не отмечаются. В результате направленного отбора часть трансгрессирующих признаков легко приводится в гомозиготное состояние, а другие—сравнительно трудно.

Из приведенного обзора следует, что вопросы трансгрессивной изменчивости у табака обсуждаются в литературе начала нынешнего столетия и этот феномен изучен все еще недостаточно.

В работе приводятся результаты серии экспериментов по выявлению с помощью методов математической генетики генетических причин проявления трансгрессий по количеству листьев и возможности ее прогнозирования на раннем этапе селекции. Вопросы трансгрессивной изменчивости изучали именно по количеству листьев, поскольку этот признак является не только одним из важнейших компонентов продуктивности, но и обнаруживает сильный полиморфизм среди промышленных сортов, легко поддается учету, по сравнению с другими признаками очень слабо подвержен модификационной изменчивости и, следовательно, имеет преимущественно незначительную паратипическую вариабельность.

Материал и методика. Исследования проводились на экспериментальной базе Армянской опытной станции по табаку НИПО «Табак». По дигрессивной схеме скрещивали семь сортов табака (Самсун 36, Самсун 959-11, Трапезонд 42, Трапезонд 10, Остроград 44, Юбилейный и Иммуный 580), контрастных по количеству листьев, и получили 42 прямых и реципрокных гибридов, которые в 1981—1982 гг. изучали в четырехкратной повторности при полной рандомизации вариантов во всех повторениях. Каждая делянка опыта занимала 7 м². В дальнейшем исследовании продолжали из трех гибридных комбинаций. Опыт закладывали в трехкратной повторности и в каждую повторность включили три блока, куда входили родительские сорта, гибриды F_1 , F_2 и F_3 . У первой гибридной комбинации F_1 состояла из 17 семей, а у второй и третьей—по 30 семей. Блоки, а также варианты в блоках размещали по принципу полной рандомизации. Площадь учетных делянок у P_1 , P_2 , F_1 и F_2 составляла 10,5 м², а у гибрида F_3 —21 м². Количественную оценку трансгрессии проводили по методике Воскресенской и Шпота [1], а комбинационную способность в детерминацию признака определяли по моделям Гриффина [11] и Хеймана [13].

Результаты и обсуждение. Результаты дисперсионного анализа показали, что изучаемые сорта и гибриды, а также варианты ОКС и СКС достоверно различаются по количеству листьев (табл. 1). Последнее обстоятельство указывает на то, что генетическая детерминация количества листьев обеспечивается системой, включающей как аддитивные, так и неаддитивные эффекты генон, в которой аддитивные эффекты имеют более важное значение. Недостоверность реципрок-

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа количества листьев и комбинационной способности сортов табака

Источник варьирования	Средний квадрат	
	1981 г.	1982 г.
Вариантов	53,79*	107,21*
ОКС	126,60*	162,60*
СКС	11,65*	14,81*
РЭ	0,54	0,84
Ошибка	1,09	0,51

* $P < 0,01$.

ных эффектов свидетельствует о незначительном значении цитоплазматических генов в проявлении признака.

Многолиственностью и высоким показателем эффекта ОКС (q_1) характеризуются сорта Самсун 36, Самсун 959-11 и Остролист 44 (табл. 2). В зависимости от комбинации у гибридов F_1 отмечены отрицательный гетерозис, неполное доминирование и промежуточное наследование признака. Эффекты ОКС в основном соответствуют показателям сортов. Факт несоответствия имел место лишь во втором году исследования у сортов Самсун 959-11 и Остролист 44.

Соотношение вариантов эффектов ОКС ($\sigma^2_{q_1}$) и СКС ($\sigma^2_{s_1}$) свидетельствует о более значительной роли аддитивных эффектов генов в детерминации количества листьев, чем неаддитивные эффекты. Исключением составляют сорта Самсун 959-11 и Остролист 44.

Наиболее полная информация о генетической детерминации исследуемого признака получена с помощью полигенного анализа Хейматта, который имеет ряд ограничений. Одним из них является необходимость отсутствия эпистаза и генетическом контроле признака. Это доказано однородностью разности $W_T - V_T$ с помощью критерия F , которая соответственно по годам равнялась 0,402 и 0,239, и при $n=5$ (число степеней свободы) была недостоверной.

Расположение линии регрессии и величина степени доминантности $(H_1/D) \frac{1}{2} = 0,698$ и $0,683$ свидетельствуют о неполном доминировании малого числа листьев. Поскольку количество листьев мало подвержено паратипической изменчивости, графики зависимости, так же, как генетические компоненты изменчивости, в разные годы дают однотипную информацию. Это подтверждается также идентичным расположением сортов вдоль линии регрессии. Сорта Самсун 959-11 и Самсун 36 с максимальным числом листьев располагаются у верхнего конца линии регрессии; у них самая высокая сумма вариантов и коварианс, т. е. многолиственность сортотипа Самсун контролируется почти полностью рецессивными генами. Большее число листьев сорта Остролист 44 управляется равным соотношением доминантных и рецессивных генов. Все сорта с малым набором листьев концентрируются в нижней части линии регрессии, что указывает на доминантный характер генов, обуславливающих малое число листьев.

Таблица 2. Количество листьев у сортов и гибридов F_1 , эффекты ОКС (q_1) и дисперсии за факторов ОКС ($\sigma_{q_1}^2$) и СКС ($\sigma_{s_1}^2$)

Сорт	Самсун 36	Самсун 959-11	Трапезонд 42	Трапезонд 10	Острелист 44	Юбилейный	Иммунный 580	\hat{q}_1	$\sigma_{q_1}^2$	$\sigma_{s_1}^2$
Самсун 36	54.34	55.60	44.69	44.81	50.76	42.84	43.94	5.406	29.163	10.105
	53.61	54.49	41.65	42.30	48.25	40.35	39.34	4.812	23.123	10.620
Самсун 959-11	55.16	49.04	59.66	39.36	44.78	39.01	39.95	1.531	2.279	10.847
	51.24	51.30	37.37	39.70	43.65	39.51	33.63	2.132	4.512	12.046
Трапезонд 42	45.60	47.35	40.02	39.11	49.82	49.05	37.43	-2.129	4.465	1.325
	42.9	38.65	37.01	36.84	40.42	37.84	35.24	-2.817	7.905	1.882
Трапезонд 10	44.64	39.91	38.70	36.14	40.76	38.95	38.74	-2.578	6.577	1.535
	42.35	38.15	37.0	31.77	40.79	36.25	35.77	-2.857	8.188	1.253
Острелист 44	47.34	41.01	41.32	41.89	49.51	43.35	41.74	1.720	3.102	0.681
	45.78	45.27	41.35	41.99	51.21	17.39	0.65	3.499	12.211	2.239
Юбилейный	42.69	38.88	39.95	39.68	43.05	40.96	41.51	-1.570	2.398	4.592
	41.72	37.16	38.33	37.60	43.86	39.97	38.81	-1.376	1.700	5.366
Иммунный 580	43.60	49.12	46.97	39.80	40.65	40.89	37.99	-2.441	5.894	1.851
	39.72	36.47	34.89	36.04	40.20	39.24	36.70	-3.413	19.821	3.138

$$s_x = \frac{1.017}{0.689}; s_d = \frac{1.481}{0.975}; НСР_{05} = \frac{2.902}{1.911} \cdot (\hat{q}_1 - \hat{q}_j) = \frac{0.393}{0.270}$$

* Примечание. в числителе приведены данные 1981 г., в знаменателе—1992 г.

Следовательно, в данной группе сортов изменения количества листьев в сторону возрастания управляются рецессивными генами, что подтверждается также величиной коэффициента корреляции между показателем признака (x_p) и суммой вариантов и коварианс ($W_1 + V_1$), который равен $r_{x_p, W_1 + V_1} = 0,204$ и $0,203$, а также параметром F , который в оба года у сортов Самсун 959-11 ($F = -78,51$ и $-84,45$) и Самсун 36 ($F = -39,35$ и $-55,27$) имел отрицательное значение. Эта информация исключительно важна для селекционеров, поскольку при вовлечении указанных сортов в гибридизацию ценные трансгрессивные формы могут выплываться в старших гибридных поколениях, по мере перехода положительных рецессивных полигенов в гомозиготное состояние.

Именно поэтому представляло исключительный интерес изучение наследования количества листьев в потомстве гибридов, родительскими формами которых являлись вышеотмеченные сорта, и в первом гибридном поколении у них наблюдался положительный (Самсун 36 × Самсун 959-11) или отрицательный (Самсун 959-11 × Остролист 44) гетерозис, а также промежуточное (Самсун 36 × Трапезонд 42) наследование.

Как следует из данных, приведенных в табл. 3, в комбинации С-36 × С-959-11 у гибридов F_2 появляются трансгрессивные формы, их достаточно много и в семьях F_3 , но степень и частота трансгрессий в большинстве семей ниже, чем в F_2 . Из 17 изученных семей лишь у 9 наблюдалось трансгрессивное расщепление и только у двух семей — степень и у пяти — частота трансгрессий выше по сравнению с гибридом F_2 . Следует также отметить, что у всех семей выплывают отдельные растения, которые по количеству листьев превосходят исходные генотипы в F_2 .

У гибрида С-959-11 × О-44 из 30 изученных семей F_3 трансгрессивные формы наблюдались у 9. У 8 семей степень и частота трансгрессий была гораздо выше, чем в популяции F_2 . У 5 семей средний показатель признака достоверно превосходил исходные растения в F_2 , а у остальных — наблюдалось заметное снижение показателя признака в популяциях F_3 . Частота и степень трансгрессий у этой комбинации была более выраженной, чем у предыдущей.

У гибридной комбинации С-36 × Т-42 в популяции F_2 не обнаружены растения, которые превосходят лучший родительский сорт. В потомстве одного растения, отобранного из F_2 , выплывались формы, которые по максимальному значению признака превосходили аналогичный показатель в F_2 и лучшего родителя. У остальных семей показатель количества листьев значительно уступал исходному растению, хотя большинство семей F_3 по максимальному значению признака превосходили его.

Таким образом, в расщепляющихся гибридных популяциях табака проявление положительных трансгрессий по количеству листьев зависит от эффекта общей комбинационной способности исходных

Таблица 3. Данные количественной оценки трансгрессии по количеству листьев

Родительские сорта и поколения растений у гибридов	Количество листьев на растении у гибрида F ₂	Количество листьев на растениях у исходных форм и гибридов		Степень трансгрессии	Частота трансгрессии
		максимальное значение	среднее значение		
Самсун 36XСамсун 959-11					
P ₁	—	60.6	51.1	—	—
P ₂	—	58.8	43.2	—	—
F ₁	—	63.0	47.7	—	—
F ₂	—	65.2	49.7	7.59	6.30
F ₂	48.0	63.0	52.6	3.96	5.32
F ₂	52.0	61.0	51.0	0.36	5.0
F ₂	60.0	67.8	49.1	11.80	6.59
F ₂	58.0	64.4	50.5	6.27	6.06
F ₂	59.0	64.4	51.5	6.27	6.52
F ₂	55.0	68.2	52.4	12.54	10.91
F ₂	47.0	63.0	45.3	3.96	3.14
F ₂	57.0	61.4	53.7	6.27	14.16
F ₂	55.0	62.6	48.9	3.20	6.74
Самсун 959-11XОстролет 44					
P ₁	—	58.0	46.4	—	—
P ₂	—	59.8	50.6	—	—
F ₁	—	54.8	43.9	—	—
F ₂	—	61.6	42.4	3.01	2.10
F ₂	47.0	65.2	48.5	9.03	8.26
F ₂	51.0	63.8	44.8	6.69	3.65
F ₂	50.0	69.2	53.5	15.72	21.59
F ₂	50.0	69.4	45.8	1.0	7.60
F ₂	51.0	65.6	55.0	9.70	35.71
F ₂	54.0	65.0	53.6	8.70	25.0
F ₂	58.0	65.6	52.0	9.70	16.88
F ₂	47.0	62.2	53.7	4.61	18.97
F ₂	43.0	64.6	45.2	8.03	6.49
Самсун 36XТравозид 42					
P ₁	—	59.0	51.1	—	—
P ₂	—	42.4	35.0	—	—
F ₁	—	50.0	35.5	—	—
F ₂	—	55.0	33.9	—	—
F ₂	51.0	61.4	45.6	4.07	10.45

форм, а частота и степень трансгрессий—от характера наследования признака в первом гибридном поколении. Установлено, что наиболее ценные трансгрессивные формы выделяются в потомстве гибридов, у которых в первом поколении проявляется отрицательный гетерозис, а высокие положительные значения признака у родительских сортов контролируются рецессивными полигенами. В такой ситуации селекционерам рекомендуется внести определенные коррективы в стратегию селекции, перенося жесткую браковку на более поздние сроки, поскольку ценные генотипы могут появляться в старших гибридных поколениях, по мере перехода генотипа в гомозиготное состояние.

ЛИТЕРАТУРА

1. Воскресенская Г. С., Шпота В. И. Докл. ВАСХНИЛ, 7, 18—20, 1967.
2. Давидович С. Б. Тр. Детскосельской акклиматиз. станц., 7, 7—35, 1923.
3. Даденко В. П. Сб. тр. ВИТИМ, 162, 10—17, 1974.

4. *Космодемьянский В. Н.* Сб. тр. ВИТИМ, 143, 3—28, 1941.
5. *Космодемьянский В. Н.* В кн.: Гетерозис в растениеводстве, 193—210, Старополь, 1966.
6. *Нерсесян П. М., Саакян Ж. Г.* Биол. журн. Армении, 23, 1, 26—33, 1970.
7. *Носова Н. Н.* Сб. тр. ВИТИМ, 164, 15—22, 1977.
8. *Паламарчук А. П., Богородский М. А.* Сб. тр. ВИТИМ, 110, 15—77, 1934.
9. *Chandry A. N., Munshi Z. J.* Agric. Res., 1, 1, 116—123, 1962.
10. *East E. M., Hayes H. K.* U. S. Dep. Agr. Bureau of Plant Industry, 243, 1—51, 1912.
11. *Griffing B.* Aust. Biol. Sci., 9, 463—483, 1956.
12. *Hayes H. K.* Bull. Connect. Agr. Exp. State, 171, 1—45, 1972.
13. *Hauman V. J.* Genetics, 39, 783—809, 1951.
14. *Smith H. H.* Iowa State College, Press, 161—171, 1952.

Поступило 23. I 1991 г.