

Կայքէջ՝ anau.am/hy/tegheskagir

УДК: 633.71:631.526/527

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОТОСИНТЕЗА У АРОМАТИЧЕСКИХ СОРТОВ ТАБАКА И ПУТИ ОПТИМИЗАЦИИ СЕЛЕКЦИИ: ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА

В.А. Маркарян

Национальный аграрный университет Армении

margaryan_vardan@yahoo.com

СВЕДЕНИЯ

Ключевые слова:

табак,
интенсивность фотосинтеза,
комбинационная способность,
диаллельный анализ,
корреляции,
селекция

АННОТАЦИЯ

В первой статье представленной серии по результатам диаллельного анализа семи сортов табака сортотипа Самсун установлено, что генетическая обусловленность признака интенсивности фотосинтеза в основном - результат действия аддитивных генов, которые проявили рецессивный характер у сорта с высоким показателем признака.

С учетом наличия высоких положительных генетических корреляций между этим признаком и размерами и количеством листьев, указанные признаки рассмотрены в качестве средства идентификации перспективных генотипов с высоким показателем интенсивности фотосинтеза в старших гибридных поколениях. Результаты исследований выявили конкретные пути оптимизации селекции ароматических сортов табака.

Введение

Проблемы повышения ароматичности и конкурентоспособности сырья, получаемого из отечественных сортов табака сортотипа Самсун, были и остаются актуальными направлениями селекции. За последние десятилетия были решены важнейшие задачи, связанные с их продуктивностью, иммунностью и комплексной устойчивостью к основным болезням и вредителям, и по этим показателям отечественные сорта, несомненно, превосходят аналогичные сорта восточных табаков. Однако, несмотря на это, они всё ещё уступают последним по ароматичности и ряду физических, физиологических и химических признаков.

Именно этим и объясняется их недостаточная востребованность на мировом рынке.

Данную проблему возможно решить путём использования в процессе селекции высокоароматических, но малопродуктивных греческих, турецких, абхазских и кубанских Самсунов в качестве доноров для местных сортов. При этом в процессе селекции у перспективных генотипов увеличения содержания ароматических веществ в накапливаемых ассимилятах возможно достичь путём повышения фотосинтетической активности растений – благодаря генетическому улучшению аппарата фотосинтеза генетико-селекционными методами. Поэтому выведение ароматических сортов с высокой интенсивностью фотосинтеза требует

последовательного изучения комбинационной способности, генетического контроля, наследования, наследуемости и корреляций этого сложного физиологического признака.

В научной литературе почти отсутствуют работы по генетике фотосинтеза, дыханию и другим важным аспектам, связанным с накоплением ассимилятов в табаке. Более того, указанные продукционные процессы и вещества селекцией практически не затронуты. Проведенные исследования касаются лишь физиологического аспекта динамики интенсивности фотосинтеза в онтогенезе и его зависимости от эндогенных и внешних условий выращивания (Михайлова, 1983; Рубин, 1971). Что касается селекции других сельскохозяйственных растений (пшеница, картофель, хлопчатник и др.), то отмечается, что в процессе селекции у культурных сортов произошла потеря активности фотосинтетического аппарата, и по интенсивности фотосинтеза они значительно уступают своим диким сородичам (Быков, Зеленский, 1982; Газиянц, 1991; Милторп, 1978; Насыров, 1982; Evans, 1975). Следует также отметить, что исследование генетических основ фотосинтеза и идентификация высокопродуктивных и ароматических генотипов по фенотипам у табака представляют особый интерес не только для частной генетики и селекции, но и в целом для селекции самоопыляющихся культур. Это объясняется тем, что как объект исследования для генетики фотосинтеза табак является уникальной культурой, у которой товарная продукция формируется именно из листьев растения, то есть – фотосинтетическим аппаратом. Его малейшие изменения не только фиксируются визуально, но и подвергаются измерению и более того – количественной оценке. И поэтому последовательное увеличение, и особенно улучшение урожайности табака путём повышения его фотосинтетической продуктивности за счёт генетического улучшения этого аппарата генетико-селекционными методами является актуальнейшим направлением современной селекции.

Исследователи расходятся во мнении относительно параметров, применяемых для характеристики фотосинтеза. Большинство из них подчёркивают важность окраски листьев, их структуры и расположения и, следовательно, в качестве важных показателей повышенной фотосинтетической продуктивности выделяют тёмно-зелёные уплотнённые листья с вертикальным расположением. Несмотря на это, существует также мнение, что показатель окраски листьев слабо коррелирует с интенсивностью фотосинтеза, и, таким образом, высокая концентрация хлорофилла не является источником повышения продуктивности фотосинтеза. В этом аспекте несомненный интерес представляет табак с его многообразием окраски листьев.

Материалы и методы

Экспериментальные исследования проводились на Армянской опытной станции табаководства. В работе использовали семь сортов табака сортотипа Самсун: Самсун 47 (С-47), Самсун 55 (С-55), Самсун 36 (С-36), Самсун 224 (С-224), Самсун 27 (С-27), Самсун Бафра (С.Б.), Самсун Маден (С.М.) и их прямые гибриды, полученные по диаллельной схеме скрещивания. Исходные сорта характеризовались контрастностью по всем изучаемым количественным признакам, особенно по окраске листьев (от тёмно-зелёного до светло-жёлтого), и были выведены в разных географических и эколого-климатических условиях. Так, сорта С-47, С-55 и С-36 выведены в предгорье Арапатской равнины, являются высокоурожайными, позднеспелыми, высокорослыми, со светло-зелёной (С-47), тёмно-зелёной (С-36) и жёлтой (С-55) окраской листьев. Сорта С-224 и С-27 принадлежат абхазской селекции, дают средний урожай, среднеспелые, среднерослые, со светло-зелёными листьями, и по ароматичности превосходят наши местные сорта. Турецкие сорта С.Б и С.М выделялись как скороспелостью, высокой ароматичностью, низкой урожайностью и низкорослостью, так и тёмно-зелёными листьями.

В течение двух лет сорта и гибриды изучали в трёхкратной повторности при полной рандомизации вариантов во всех повторениях. Учётные делянки P_1 , P_2 и F_1 занимали 7 м² площади. Все подопытные растения при раскрытии первого цветка были промаркированы, пронумерованы. Были измерены следующие признаки табака: количество листьев (КЛ), длина (ДЛ) и ширина (ШЛ) листа, высота растений (ВР), а также вычислены период посадки-цветения (ППЦ) и темп листообразования (ТЛ). Последний был рассчитан как отношение периода от посадки рассады до цветения к количеству листьев. Содержание сухого вещества (ССВ) определялось на двух листах среднего яруса, взятых из каждого ранее цветущих 20 растений варианта. Из этих же листьев брались образцы для определения интенсивности фотосинтеза (ИФ) и дыхания (ИД) - манометрическим методом на аппарате Варбурга (Семихатова О.А., Чулановская М.В., 1965), при освещении 45-50 тыс. люкс и $t=30^{\circ}\text{C}$, общая продолжительность экспозиции - 30 минут. Содержание зелёных пигментов (хлорофилла «а» и «б») определялось спектрофотометрическим методом на СФ-26. Расчёты количества пигментов проводили по формуле Шлыка (Гродзинский, 1973). Биологическая повторность опыта 4-6 кратная. Дегустация образцов ферментированного табачного сырья проводилась на Ереванском экспериментальном табачном комбинате.

Генетико-математическая обработка исходных данных проводилась методами Фишера (Фишер, 1954),

Таблица 1. Дисперсионный анализ средних значений признака и комбинационной способности сортов и гибридов табака по интенсивности фотосинтеза

Источник изменчивости	Число степеней свободы	Средний квадрат MS признака
Общий	83	3.516
Повторность	2	0.054
Вариант	27	7.386*
Случайный	54	1.709
ОКС	6	869.103*
СКС	21	127.007*
Ошибка	54	0.570

* $P < 0.001$

Гриффинга [модель I, метод 2] (Griffing, 1956) и Хеймана (Hauman, 1958), а коэффициенты генетической, фенотипической и паратипической корреляций вычислялись методом ковариационного анализа (Hazel, Lush, 1942).

Результаты и анализ

Результатами дисперсионного анализа доказана высокая значимость различий показателей сортов и гибридов, а также вариантов общей и специфической комбинационной способности (ОКС, СКС) по интенсивности фотосинтеза, что указывает на преобладающую роль аддитивных и неаддитивных эффектов генов в генетическом контроле признака. Однако следует отметить, что аддитивные эффекты генов почти в 7 раз преобладали над неаддитивными эффектами (таблица 1).

Сопоставление усреднённых показателей сортов

и гибридов, а также эффектов ОКС ($\hat{g}_i$) и вариантов эффектов ОКС ($\sigma^2 G_i$) и СКС ($\sigma^2 S_i$) показало резкие различия.

Высокими показателями интенсивности фотосинтеза выделялись сорта С-47, С-55, С-36 и С-27, а низкими – С-224 и С.М. Следует отметить, что из отмеченных сортов С-55 является желтолистным. Характерной особенностью наследования признака в F_1 было отсутствие негативного гетерозиса. У 7 гибридов обнаружено полное доминирование лучшего родителя, у 6 гибридов – худшего родителя, у 6 гибридов – промежуточное наследование признака, и лишь у гибридов С-47хС-224 и С-224хС-27 наблюдался положительный гетерозис. Интересно отметить, что родительские сорта у этих двух гибридов по обсуждаемому признаку резко различались, и даже в первом случае эта разница была высокодостоверной (таблица 2).

Сорта с высокими показателями признака обладали аналогичными показателями $\hat{g}_i$. Исключение составил сорт С-224, у которого, по сравнению с другими сортами, был самый низкий показатель ИФ, однако при этом достаточно высокий показатель $\hat{g}_i$. Он внёс исключительный вклад в проявление позитивного гетерозиса у вышеуказанных двух гибридов и выделялся как ценный исходный материал для селекции. Имело место также и обратное явление: у сорта С.М. наблюдался достаточно высокий показатель признака, при этом сорт показал худший результат по $\hat{g}_i$. Для раскрытия генетической природы этих несоответствий мы опирались на нижеприведённые данные, полученные с помощью диаллельного анализа признака по модели Хеймана.

Соотношение вариантов эффектов $\sigma^2 G_i$ и $\sigma^2 S_i$ показало важную роль неаддитивных эффектов генов в генетической обусловленности анализируемого признака, так как у всех сортов варианта эффектов СКС превалировала над вариансой эффектов ОКС.

Таблица 2. Результаты анализа комбинационной способности по интенсивности фотосинтеза (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2, \text{час}$)

Сорт	С-47	С-55	С-36	С-224	С-27	С.Б.	С.М.	$\hat{g}_i$	$\sigma^2 G_i$	$\sigma^2 S_i$
С-47	11.83	11.87	11.78	14.92	11.73	8.26	8.81	0.471	0.187	3.398
С-55	11.87	11.06	9.78	12.67	10.92	10.21	11.59	0.263	0.034	0.638
С-36	11.78	9.78	10.59	8.74	10.35	11.58	11.82	-0.174	-0.005	1.493
С-224	14.92	12.67	8.74	8.74	14.21	9.93	10.27	0.157	-0.010	4.879
С-27	11.73	10.92	10.35	14.21	10.49	9.86	9.75	0.109	-0.023	1.628
С.Б.	8.26	10.21	11.58	9.93	9.86	10.24	12.32	-0.462	0.179	2.141
С.М.	8.81	11.59	11.82	10.27	9.75	12.32	9.47	-0.365	0.098	2.022

HCP_{0.01}=2.86; ($\hat{g}_i - \hat{g}_j$)=0.285

Всеобъемлющая информация о генетической детерминации ИФ получена с помощью модели Хеймана. Одним из ограничений этой модели является необходимость отсутствия эпистаза в генетическом контроле исследуемого признака, что и было доказано однородностью разности $W_r - V_r$ с помощью критерия t , который оказался несущественным при $n=5$ степеней свободы.

На графике зависимости (W_r, V_r) линия регрессии существенно не отличалась от линии единичного наклона, что доказано значениями коэффициента корреляций r_{W_r/V_r} (+0.655) и коэффициента регрессии b_{W_r/V_r} (+0.286). Очевидно также, что линия регрессии пересекает ось OW_r ниже начала координат, тем самым доказывая наличие сверхдоминирования в генетической детерминации признака. Это подтверждалось также показателем средней степени доминантности $(\hat{H}_1/D)^{1/2}$, которая была больше единицы (рис.).

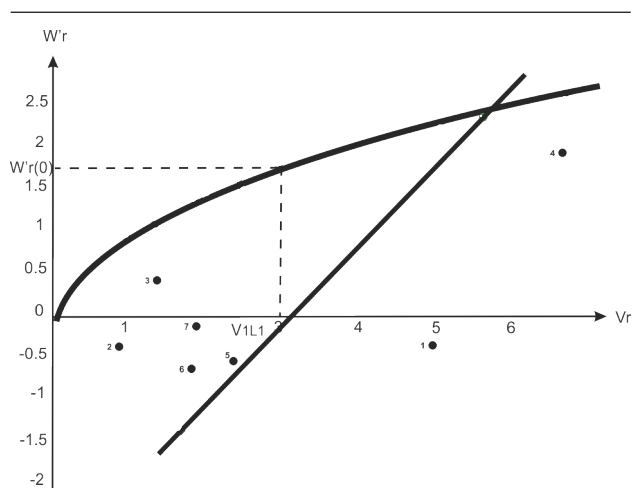


Рис. График зависимости (W_r, V_r) по интенсивности фотосинтеза: 1. С-47; 2. С-55; 3. С-36; 4. С-224; 5. С-27; 6. С.Б.; 7. С.М.

Расположение сортов вдоль линии регрессии показало, что некоторые сорта с высоким показателем ИФ сгруппировались ближе к центру и с некоторым сдвигом к нижней части линии регрессии (сорта С-55, С-27 и С.Б.), что свидетельствовало о преобладающей роли доминантных полигенов в проявлении признака. Максимальное накопление рецессивных генов наблюдалось у сорта С-224, который располагался у верхней части линии регрессии. Фактически, низкий показатель ИФ у этого сорта, обладающего достаточно высоким значением $\hat{g}_i$, находился под контролем рецессивных генов. Однако, очевидна также важность

этих генов в детерминации высокого показателя признака у сорта С-47 с наивысшим показателем $\hat{g}_i$. Этим и объясняются причины вышеуказанных несоответствий между показателями признака и $\hat{g}_i$. Следовательно, генетическая детерминация признака с высоким и низким значениями осуществлялась рецессивными генами, которые по величине $\hat{g}_i$ обеспечивали также превосходство над остальными сортами, что следует учитывать в селекции на интенсивность фотосинтеза при участии указанных сортов.

В целом, у исследуемого набора сортов изменение показателя признака в сторону возрастания управлялось доминантными полигенами, что подтверждается также значением вычисленного коэффициента корреляций между показателем признака (x_p) и суммой вариантов и коварианс $(W_r + V_r)$, имевшей отрицательное значение ($r_{x_p/(W_r+V_r)} = -0.430$). Тем не менее, вычисленный параметр F_r , характеризующий направление доминирования для каждого отдельного сорта с его гибридами, подтвердил результаты графического анализа, указывающие на то, что проявление высокого значения признака у сортов С-47 и С-224 является результатом действия рецессивных полигенов, которые превалируют над доминантными действиями генов и у них параметр F_r имел отрицательное значение и равнялся, соответственно, -2.458 и -10.186. Остальные же сорта характеризовались положительным значением этого параметра, что указывало на важность доминирования высокого значения признака.

Таблица 3. Генетические (r_g), фенотипические (r_p) и паратипические (r_e) корреляции интенсивности фотосинтеза с другими количественными признаками

Признак	Коэффициенты корреляций		
	r_g	r_p	r_e
ИФ x КП	0.312**	0.272*	0.014
ИФ x ДЛ	0.345***	0.300**	0.071
ИФ x ШЛ	0.330**	0.292**	0.091
ИФ x ВР	0.225*	0.201	0.081
ИФ x ППЦ	0.261*	0.229*	0.045
ИФ x ТЛ	-0.230*	-0.144	0.086
ИФ x ССВ	-0.221*	-0.083	0.148
ИФ x УСЛ	0.273*	0.227*	-0.266*
ИФ x ИД	0.051	0.040	-0.086
ИФ x Х«а»	-0.064	-0.052	-0.025
ИФ x Х«б»	-0.068	-0.051	-0.016
ИФ x Х«а+б»	-0.066	-0.051	-0.020

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

Важность роли рецессивных полигенов в проявлении положительных значений некоторых хозяйственно-ценных признаков (количество листьев, содержание сухого вещества, темп листообразования и пониженное содержание никотина) у сортов и гибридов табака и перспективность их использования в селекции представлены в наших ранних публикациях (Маркарян В.А., 1982; Симонгулян Н.Г., Маркарян В.А., 1987; Маркарян В.А., 1994).

Особый интерес представляют данные относительно сопряжённости ИФ табака с формирующими урожай хозяйственно-важными признаками, а также с содержанием хлорофилла и интенсивностью дыхания.

Анализ вычисленных коэффициентов корреляции показал, что по всем парам признаков, как правило, генетические корреляции, по сравнению с фенотипическими и паратипическими, были сильнее. Интересно, что из 12 случаев у 8-ми пар признаков r_g имели достоверную значимость, а у 9-ти - $r_p > r_e$. Фактически, коэффициенты паратипической корреляции не только оказались самыми слабыми, но и характеризовались несущественными показателями, и лишь в одном случае (ИФ x УСЛ) этот коэффициент имел достоверную значимость с отрицательным значением. Однако у данной пары r_g и r_p имели достоверные значения с положительными знаками (таблица 3).

У изученного набора сортов и гибридов ИФ положительно сопряжена с количеством и размерами листьев, ВР, ППЦ и УСЛ. У этих пар признаков коэффициенты r_g и r_p характеризовались достоверными значениями, при этом r_e оказались очень слабыми и несущественными. Следует также отметить, что обнаружены отрицательные корреляции между ИФ с ТЛ и ССВ, причем r_g оказались достоверными, а r_p - незначимыми.

Полученные данные свидетельствуют также об отсутствии значительных коррелятивных связей между ИФ и содержанием зелёных пигментов (хлорофилла «а», «b» и «a+b»), а также с ИД. Тем не менее, в корреляциях с пигментами все коэффициенты обладали отрицательными значениями, а с ИД – это характерно лишь для r_e .

Заключение

Подводя итоги проведённой работы, можно заключить, что полимерные гены, контролирующие ИФ, одновременно проявляют аддитивные и неаддитивные эффекты. При этом аддитивный вклад родительских сортов существенно превалировал над межаллельными и межгенными взаимодействиями. Высокими показателями ИФ отличались сорта как с зелёной (С-47

и С-36), так и жёлтой (С-55) окраской листа, что указывало на посредственную роль зелёных пигментов в формировании, и тем более – в развитии ИФ. Последнее доказано также данными об отсутствии сопряжённости между ИФ и содержанием хлорофилла «а» и «b».

Генетическим анализом установлены определённые соответствия между показателями ИФ и $\hat{g}_i$. Отмечены также случаи их несоответствия, что объяснялось ключевой ролью рецессивных полигенов в детерминации как низкого, так и высокого показателя признака. Важно отметить, что в обоих случаях эти гены имели высокие показатели $\hat{g}_i$. Ввиду этого, в целях селекции в качестве доноров на повышение ИФ рекомендовано использовать сорта С-47 и С-224, с условием, что будет изменена стратегия отбора и оценки перспективных линий с тем, чтобы обеспечить на раннем этапе селекции одновременное увеличение как числа гибридных популяций, так и выборки в них. Необходимо также откладывать жёсткую браковку на более поздние гибридные поколения - по мере постепенного накопления рецессивных генов и их перехода в гомозиготное состояние, что позволит сохранить и выявить ценные трансгрессивные формы. Что касается гетерозисной селекции, то целесообразно в качестве родительских пар использовать продуктивные и устойчивые к основным болезням и вредителям местные сорта С-47 и С-36 и высокоароматические абхазские и турецкие сорта С-27, С.Б. и С.М.

Изложенная стратегия основывается как на выявленных достоверных положительных генетических корреляциях ИФ с основными компонентами продуктивности, так и на соответствующих дегустационных (курительных) достоинствах табачного сырья анализируемых сортов и гибридов.

Вычисленные слабые и отрицательные значения корреляций ИФ с зелёными пигментами приводят к выводу, что накопление хлорофилла в листьях табака, а, следовательно, и тёмный цвет листьев, не могут являться критерием для идентификации форм, перспективных с точки зрения высокого показателя ИФ. Такими надёжными ориентирами зарекомендовали себя важнейшие показатели продуктивности – размеры ассимиляционной поверхности листа (ДЛ и ШЛ), а также КЛ, которые имели высокие положительные значения генетических корреляций с ИФ.

Литература

1. Быков О.Д., Зеленский М.И. Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных культур // Сельскохозяйственная биология. - 1982. - Т. 17. - N 1. - С. 14-26.

2. Газиянц С.М. Генетические аспекты фотосинтеза хлопчатника: Диссертация на соиск. уч. степ. доктора биол. наук. - Т. 1991. - С. 326.
3. Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. - Киев, 1973. - С. 591.
4. Маркарян В.А. Диаллельный анализ сортов табака по компонентам продуктивности // Тез. докл. юбил. сессии Арм. ОГИС им. Н.И. Вавилова. - Ереван. - 1982. - С. 57.
5. Маркарян В.А. К проблеме селекции табака на низкое содержание никотина // Селекция и семеноводство. - М. - РАСХН. - 1994. - N 2. - 18-22
6. Михайлова Т.П. Физиологические основы регулирования созревания листьев табака: Автореферат диссертации на соиск. уч. степ. доктора биол. наук. - М., 1983. - С. 55.
7. Милторп Ф.Л. Подходы к физиологии урожая // Физиол. и биохим. культ. раст. - 1978. - Т. 10. - N 4. - С. 339-349.
8. Насыров Ю.С. Генетика фотосинтеза в связи с проблемами селекции // Сельскохозяйственная биология. - 1982. - Т. 17. - N 6. - С. 834-840.
9. Семихатова О.А., Чулановская М.В. Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. - М., 1965. - С. 168.
10. Симонгулян Н.Г., Маркарян В.А. Общие закономерности действия рецессивных полигенов в популяциях табака и хлопчатника // Генетика. - 1987. - Т. 23. - N 7. - С. 1255-1266.
11. Физиология сельскохозяйственных растений / Под ред. Б.А. Рубина. - Т. 11. - М., 1971. - С. 392.
12. Фишер Р.А. Статистические методы для исследователей. - М., 1954. - С. 268.
13. Griffing, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems// Austral J. Biol. Sci. - 9, - pp. 463-493.
14. Evans, L.T. (1975). The physiological basis of crop yield. In Crop Physiology. Ed. by L.T. Evans. Cambridge Univ. Press. London.
15. Hayman, B.I. (1958). The theory and analysis of diallel crosses // Genetics - 43, - pp. 63-85.
16. Hazel, L.N., Lush, I.L. (1942). The efficiency of three methods of selection // Journ. of Heredity - 33, - pp. 393-399.

ԱՄՓՈՓԱԳԻՐ

Ծխախոտի բուրավետ սորտերի ֆոտոսինթեզի գենետիկայի հայեցակետերը և սելեկցիայի օպտիմալացման ուղիները. ֆոտոսինթեզի ինտենսիվությունը

Ներկայացվող շարքի առաջին հոդվածում ծխախոտի Սամսուն սորտատիպի յոթ սորտերի դիալել անալիզի արդյունքներով հաստատվել է, որ ֆոտոսինթեզի ինտենսիվությունը հիմնականում պայմանավորված է ադիտիվ գեների ազդեցությամբ, որոնք բարձր ցուցանիշով սորտի մոտ դրսևորել են ռեցեսիվ բնույթ: Ըստ ֆոտոսինթեզի ինտենսիվության և տերևի չափերի ու քանակի միջև դրական բարձր գենետիկական համահարաբերակցական կապերի առկայության՝ այդ հատկանիշները դիտարկվել են որպես հիբրիդային ավագ սերունդներում ֆոտոսինթեզի ինտենսիվության բարձր ցուցանիշով հեռանկարային գենոտիպերի նույնականացման միջոց:

Հետազոտության արդյունքներով նշվել են բուրավետ սորտերի սելեկցիայի օպտիմալացման կոնկրետ ուղիներ:

ABSTRACT

Genetic Aspects of Photosynthesis of Aromatic Tobacco Varieties and Optimization Ways of Selection: Rate of Photosynthesis

In the first article of the presented series results of diallel analysis of seven tobacco varieties of "Samsun" species have been introduced which have proved that the genetic factor in the rate of photosynthesis is largely influenced by the effect of additive genes, which have demonstrated recessive character against the variety with high indices.

Related to the existence of positive, high genetic correlation between the mentioned property and size and quantity of leaves, the abovementioned features have been observed as a means of identification of perspective genotypes endowed with high index of photosynthesis rate in the older hybrid generations. The research outcomes have indicated the specific ways for optimal selection of aromatic tobacco varieties.

Принята: 16.04.2019 г.
Рецензирована: 10.05.2019 г.