



УДК: 663.71 : 631.526.32

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОТОСИНТЕЗА АРОМАТИЧЕСКИХ СОРТОВ ТАБАКА И ПУТИ ОПТИМИЗАЦИИ СЕЛЕКЦИИ: СОДЕРЖАНИЕ ЗЕЛЕННЫХ ПИГМЕНТОВ

В.А. Маркарян к.б.н

Национальный аграрный университет Армении

margaryan_vardan@yahoo.com

СВЕДЕНИЯ

Ключевые слова:

табак,
хлорофилл,
комбинационная способность,
диаллельный анализ,
корреляции,
селекция

АННОТАЦИЯ

Как отмечается во второй статье представленной серии, диаллельный анализ семи сортов табака сортотипа Самсун показал, что в генетическом контроле содержания зелёных пигментов преобладают аддитивные эффекты генов, которые у сортов с высокими показателями признака проявляют доминантный характер. Высокие положительные генетические корреляции между этим признаком и количеством листьев, их урожаем, периодом посадки-цветения, темпом листообразования и высотой растения, указывают на возможность использования этих признаков в качестве маркеров для идентификации ценных генотипов с положительным значением признака в гибридных популяциях. Рекомендованы некоторые предложения по оптимизации селекции ароматических сортов табака.

Введение

Важным направлением современной селекции восточных ароматических табаков типа Самсун является сочетание в генотипе перспективных сортов и гибридов количественных признаков, определяющих продуктивность, высокое качество и курительные достоинства сырья. Указанное возможно реализовать путём повышения фотосинтетической активности листьев и накопления в них необходимых продукционных веществ в оптимальном сочетании, что позволит также повысить востребованность их сырья на внутреннем и внешнем рынках. Согласно данным ряда авторов, среди многочисленных факторов, влияющих на интенсивность фотосинтеза, немаловажное значение придаётся содержанию хлорофилла (СХ) в листьях вегетирующего растения. Следовательно, знание закономерностей, определяющих те или иные изменения интенсивности

и продуктивности фотосинтеза, умение управлять этими изменениями в нужном направлении являются актуальными задачами генетики фотосинтеза табака.

Экспериментально доказано, что накопление СХ в листьях табака тесно связано с собственным возрастом листьев (по мере их старения оно постепенно снижается), их отдельных участков (от жилки к краям листа оно увеличивается), расположением на стебле (от нижних ярусов к верхним оно нарастает), с их анатомическим строением, биохимизмом и с онтогенетической разнокачественностью тканей. Отмечалось также, что динамика накопления хлорофилла зависит от условий внешней среды и особенностей сорта, а окраска листьев связана с индивидуальным развитием растения табака, и при её генетических исследованиях необходим учёт темпа роста родителей и гибридов, а также продолжительности вегетационного периода по

фазам развития растения. В связи, с этим сортоотыпы табака в процессе онтогенеза разнятся по окраске вегетирующих и зрелых листьев, темпам их созревания, а следовательно – и скоростью распада хлорофилла, что благотворно сказывается на послеуборочной обработке сырья. В мировой коллекции табака выделены четыре типа окраски листьев: серно-жёлтая, зелёная, зеленовато-сизая и зеленовато-жёлтая, в которых дифференцированы 11 подтипов (Смирнов А.И., 1954; Закарян Н.Е., 1966; Мордалёв В.М., 1972; Huszar J., 1979).

Обобщая результаты исследований, Любименко В.Н. и Паламарчук А.И. (1916) пришли к выводу, что у сортов и гибридов табака концентрация количества хлорофилла в пластидах имела наследственный характер. Из 21 гибрида F_1 у 13 обнаружено промежуточное наследование, у 4 гибридов – положительный гетерозис, у 3 – доминирование лучшего, а у 1 гибрида – худшего родителя. Также отмечалось, что при наследовании СХ у гибридов F_1 , F_2 и F_3 подтвердилось действие законов Менделя. Авторы выявили, что концентрация хлорофилла до определённого уровня способствовала увеличению содержания сухих веществ и другим продукционным процессам, а его дальнейшее накопление создавало «стрессовое состояние» и замедляло нормальный ход фотосинтеза.

По данным Н.Ф. Анищенко (1946), СХ у разных сортов табака варьировалось от 1.734 до 4.427 мг/л, и на основании этого сорта были объединены в четырёх группах: с желто-зеленой, светло-зеленой, зеленой и темно-зеленой окраской листьев. Автор не наблюдал тесной зависимости между СХ в листьях и продуктивностью растений. Однако он выявил значительную сопряжённость между продуктивностью и размерами ассимиляционной поверхности и продолжительностью её функционирования, а также с продолжительностью вегетационного периода. На СХ большое влияние оказывали условия минерального питания и водоснабжения. У 19 сортов вычислены также коэффициенты корреляций между скоростью потери воды листьями при томлении и распадом в них хлорофилла, которые колебались от 0.570 до 0.950. Следует также отметить, что у гибридов F_1 , родительские сорта которых имели близкие или различные СХ, наблюдались два типа наследования: отрицательный гетерозис и промежуточное наследование.

В работе З.П. Беляковой (1965) показано, что у трёх сортов табака с разной окраской листьев имел место одинаковый качественный состав пигментов, которые не изменялись в онтогенезе листа и в процессе его томления. Однако их количественный состав изменялся в зависимости от сорта, погодных условий, ярусного расположения и физиологического состояния. Во

влажные годы СХ накапливалось больше, чем в сухие. Также, в листьях верхних ярусов его содержание превосходило нижние. В период интенсивного роста листьев накапливалось максимальное количество зелёных и жёлтых пигментов, которые значительно уменьшались при созревании. СХ в листьях достаточно изменялось в течение суток: ранним утром оно достигало своего максимума, затем в жаркие часы дня значительно сокращалось, а к концу дня достигало второго максимума и вновь сокращалось в тёмное время суток. У сортов с тёмной окраской листьев, по сравнению со светлой, накапливалось больше сухого вещества, углеводов, азотистых веществ, и наблюдалась высокая активность ферментов, а также в них легко и быстро разрушался хлорофилл при созревании и томлении. Однако по качественным показателям сырья существенных различий между ними установлено не было.

Н.Е. Закарян (1966) экспериментально доказал наличие достаточно выраженной сопряжённости между интенсивностью фотосинтеза и СХ. В период массового цветения растений, когда происходила мобилизация всей деятельности растения для формирования репродуктивных органов, продукты распада хлорофилла служили не только строительным материалом, но и источником энергии для обеспечения фотосинтетической деятельности растения табака.

Зависимость интенсивности фотосинтеза от содержания и накопления хлорофилла в зелёном листе наблюдал также С.И. Лебедев (1982). Автором отмечено, что при повышении СХ в листьях происходило постепенное увеличение поглощения сначала в сине-фиолетовой и красной, а затем в жёлто-зелёной и красной областях спектра. Если содержание зелёных пигментов в жёлтом листе очень мало, то при увеличении их количества в значительной мере повышался коэффициент поглощения, и уменьшались коэффициенты отражения и пропускания лучей. Формирование и накопление хлорофилла с некоторым запасом создало благоприятные условия для интенсивного фотосинтеза в утренние и вечерние часы, когда температура воздуха умеренная, напряжение водного фактора невысокое, и нет перегрева растений. По заключению автора, количество хлорофилла – важный фактор, влияющий на работоспособность фотосинтетического аппарата.

В трёх фазах онтогенеза шести сортов и их диаллельных гибридов, вегетирующих с различной окраской листьев, а также с двумя сортами-тестерами табака Е.Г. Баранова (2016) проводила количественную оценку основных пигментов (хлорофилл «а» и «в», каротиноиды) и выявила их генетическую детерминацию. По данным автора, у изученного материала СХ варьировалось в пределах 0.3-10.8 мг/л, и, что интересно, меньшее накопление пигментов отмечено у сортов с рецессивны-

ми аллелями желтой окраски листа, а максимальное – у тёмно-зеленолистного сорта и сортов с доминантными аллелями желтой окраски листа. Взаимодействие генных систем, определяющих разные пигменты в разные фазы вегетации, происходило, в основном, по типу комплементарного эпистаза с различными эффектами: аддитивного действия генов, неполного доминирования в локусах либо сверхдоминирования. Ввиду того, что в фазе бутонизации различия в содержании зелёных пигментов в листьях среднего яруса растений достаточно велики и обнаруживаются визуально, то из соображений целесообразности предложено количественную оценку пигментов проводить именно в этой фазе.

Приведённый краткий обзор литературы свидетельствует о наличии противоположных подходов к оценке роли зелёных пигментов в фотосинтетической активности растения. Причём интересно отметить, что все выводы базируются на убедительных экспериментальных данных, подтверждающих как важную, так и незначительную роль накопления СХ в повышении продуктивности фотосинтеза. Несмотря на актуальность и перспективность исследований по генетике фотосинтеза табака, в научной литературе почти отсутствуют работы в данной области. Более того, не велись селекционные работы по протекающим при фотосинтезе продукционным процессам и синтезируемым при этом важным веществам, в том числе – и по хлорофиллу. Фактически, выполненные исследования касались лишь физиологического аспекта динамики СХ в онтогенезе и его зависимости от разных условий.

Следовательно, для решения актуальных задач селекции ароматических сортов и гибридов табака необходимо оценить исходный материал по комбинационной способности, раскрыть генетическую детерминацию, наследование, наследуемость и сопряжённость важнейших количественных признаков, способствующих повышению интенсивности фотосинтеза и продуктивности растений, в том числе – и по зелёным пигментам.

Материалы и методы

Обоснование выбора и подробную характеристику исходного материала [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], использованного в данной работе, методики полевых и лабораторных исследований, а также модели и методы генетико-математического анализа подробно представлены в первой статье данной серии (Маркарян В.А., 2019). Следует также отметить, что по признакам содержания

хлорофилла «а», «b» и «a+b» (Х«а», Х«b», Х«a+b») отдельно проводились генетические анализы сортов и гибридов по моделям Фишера, Гриффинга и Хеймана. Полученные результаты по всем генетическим параметрам оказались идентичными, и более того – коэффициенты генетических, фенотипических и паратипических корреляций между этими пигментами оказались высокодостоверными, а по годам имели высокую повторяемость и составляли, соответственно, 0.999, 0.995 и 0.990, что и позволило в данной публикации представить результаты генетического анализа суммарного содержания этих зелёных пигментов в виде хлорофилла «a+b».

Результаты и анализ

Проведённый дисперсионный анализ средних значений сортов и гибридов, а также вариантов общей и специфической комбинационной способности (ОКС, СКС) по СХ «a+b» показал их высокую значимость, что указывает на важность роли аддитивных и неаддитивных эффектов генов в генетической детерминации признака. Очевидно также, что в этой обусловленности аддитивный вклад генов более чем в 6.9 раза превышал неаддитивные эффекты (таблица 1). Включённые в эксперимент сорта и гибриды, а также их эффекты ОКС ($\hat{g}_i$) и вариант-эффекты ОКС ($\sigma^2 G_i$) и СКС ($\sigma^2 S_i$) резко разнились по анализируемому признаку. Максимальное накопление СХ наблюдалось у сортов С-36 и С-47, а минимальное – у сорта С-55. Существующие различия между сортами были достоверными или высокодостоверными.

Таблица 1. Дисперсионный анализ средних значений признака и комбинационной способности сортов и гибридов табака по содержанию хлорофилла «a+b»

Источник изменчивости	Число степеней свободы	Средний квадрат M_s признака
Общий	83	1.524
Вариант	27	2.594*
Повторность	2	0.183
Случайный	54	1.038
ОКС	6	76.214*
СКС	21	11.031*
Ошибка	54	0.346

* $P < 0.001$

Таблица составлена автором

Таблица 2. Результаты анализа комбинационной способности по содержанию хлорофилла «a+b» (мг/л)*

Сорт	C-47	C-55	C-36	C-224	C-27	С.Б.	С.М.	$\hat{g}_i$	$\sigma^2 G_i$	$\sigma^2 S_i$
C-47	4.236	4.200	4.000	3.351	3.529	3.651	2.884	0.529	0.258	0.335
C-55	4.200	1.435	2.011	2.061	1.733	4.359	1.349	-0.750	0.541	0.943
C-36	4.000	2.011	4.959	2.779	4.304	3.412	2.876	0.441	0.174	0.440
C-224	3.351	2.061	2.779	2.748	2.468	3.933	2.626	-0.290	0.063	0.175
C-27	3.529	1.733	4.304	2.468	3.609	3.808	3.306	0.115	-0.008	0.271
С.Б.	3.651	4.359	3.412	3.933	3.808	3.328	3.308	0.422	0.157	0.637
С.М.	2.884	1.349	2.876	2.626	3.306	3.308	2.388	-0.467	0.197	0.149

HCP_{0.05}=1.672; ($\hat{g}_i - \hat{g}_j$)=0.222

* Таблица составлена автором

Анализом наследования признака в F_1 выявлено, что у гибридов отсутствовали случаи позитивного и негативного гетерозиса. Из 21 гибрида у 14 имело место промежуточное наследование, у 3 гибридов обнаружено полное доминирование лучшего, а у 4 гибридов – худшего родителя. Следует также отметить, что в случаях полного доминирования лучшего родителя, как правило, одним из родительских пар был сорт С.Б., при этом у 2-х гибридов он отличался наиболее высокими показателями признака, а вторые пары имели с ним как близкие (C-224xС.Б.), так и существенно отличающиеся показатели (C-55xС.Б.) СХ (таблица 2).

Сопоставлением показателей признака сортов и $\hat{g}_i$ выявлены определённые соответствия между ними. Так, высокими показателями этих параметров отличались сорта C-47 и C-36 - с некоторыми сдвигами (у сорта C-36 обнаружен наибольшее накопление хлорофилла, однако по показателю $\hat{g}_i$ он значительно уступил C-47), а их низкими показателями отмечены сорта C-55, С.М. и C-224. Прослеживались также некоторые несоответствия между этими параметрами у сортов C-27 и С.Б. Так, несмотря на то, что у сорта C-27 показатель признака определённо превосходил аналогичный показатель сорта С.Б., и эта разница была в пределах ошибки опыта, тем не менее, этот показатель значительно уступил последнему по показателю $\hat{g}_i$, и, что интересно, это превосходство оказалось существенным. К интерпретации указанных несоответствий обратимся при обсуждении результатов полигенного анализа сортов по модели Хеймана. Характерной особенностью генетической детерминации анализируемого признака у большинства сортов было превосходство неаддитивных эффектов генов над аддитивными эффектами, поскольку у них показатели $\sigma^2 S_i$ значительно превосходили $\sigma^2 G_i$. Исключение составил лишь сорт С.М., у которого обнаружено обратное явление.

Определённый интерес представляли результаты генетического анализа сортов по модели Хеймана. Для применения этой модели существует ряд ограничений, одним из которых является необходимость отсутствия неаллельных генных взаимодействий (эпистаза), что было доказано однородностью разности $W_i - V_i$ с помощью критерия t (0.204), которая при заданном числе степеней свободы оказалась недостоверной. В соответствии с коэффициентом корреляции между W_i и V_i ($r_{W_i/V_i} = +0.661$) на графике зависимости линия регрессии существенно не отличалась от линии единичного наклона. Расположением линии регрессии, которая пересекала ось OW_i ниже начала координат, а также показателем средней степени доминантности $(\hat{H}_1/D)^{1/2}$, которая равнялась 1.210, доказано наличие сверхдоминирования в генетической детерминации признака (рис.).

Расположение сортов вдоль линии регрессии показало, что некоторые сорта с высоким (C-47) и низкими (С.Б., C-224, С.М.) показателями СХ сгруппировались в нижней части линии регрессии, у которых генотипы более чем на 90 % насыщены доминантными полигенами. Интересно также отметить, что указанные сорта существенно отличались как по показателями признака, так и по $\hat{g}_i$. Остальные сорта сгруппировались с некоторым сдвигом ближе к центру линии регрессии (C-55, C-36, C-27), что свидетельствовало о преобладающей (75 %) роли доминантных полигенов в проявлении признака.

Сравнение расположения сортов C-27 и С.Б. на графике зависимости позволило понять вышеотмеченное несоответствие между их показателями признака и $\hat{g}_i$. По сути, у сорта С.Б. наблюдались полная насыщенность генотипа доминантными полигенами и присутствие в нём минимального числа рецессивных генов, и поэтому он располагался на самом нижнем конце линии регрессии.

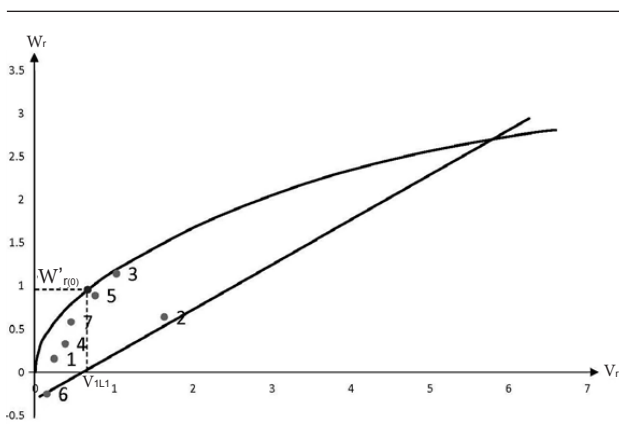


Рис. График (W_r , V_r) по признаку «Содержание хлорофилла «a+b»» 1. С-47; 2. С-55; 3. С-36; 4. С-224; 5. С-27; 6. С.Б.; 7. С.М.

Однако у сорта С-27 соотношение доминантных и рецессивных полигенов равнялось 90:10, и поэтому его точка на графике несколько сдвинута к центру линии регрессии, чем и объясняется существенное снижение его показателя $\hat{g}_i$ по сравнению с аналогичным показателем сорта С.Б. Фактически, у этих сортов схожие показатели признака регулируются разными генетическими системами. Данная информация принципиально важна для оптимизации отбора в гибридных популяциях с участием двух указанных сортов. Так, если в расщепляющихся поколениях гибридов при участии сорта С.Б. вероятность выщепления ценных генотипов высока на ранних поколениях - начиная с F_2 , то аналогичное явление в популяциях с участием сорта С-27 можно ожидать с некоторым опозданием, а именно с F_3 - F_4 . Необходимо также учесть, что в генетической детерминации признака у этих сортов преобладающее значение имели неаддитивные эффекты генов, что обязывает проявить осмотрительность при браковке на раннем этапе селекции. Представленное толкование причин несоответствий между показателями признака и $\hat{g}_i$, а также выявление генетической детерминации признака и сформулированные генетико-селекционные выводы и рекомендации вполне применимы также для корректировки отбора и браковки в гибридном потомстве сортов С-36 и С-47.

Таким образом, результаты графического анализа показали наличие разных групп генов, контролирующих увеличение исследуемого признака, хотя, несомненно, решающая роль в этом принадлежала доминантным генам. Это подтверждалось также коэффициентом корреляции между показателем признака (x_p) и суммой вариантов и коварианс ($W_r + V_r$), который имел отрицательный знак с несущественным значением ($r_{x_r/W_r+V_r} = -0.100 \pm 0.199$). Сделанный вывод о важности

доминирования высокого значения признака доказан также вычисленным параметром F_r , характеризующим направление доминирования для каждого отдельного сорта с его гибридами, который по всем сортам имел положительный знак и варьировался в пределах от 2.343 (С.М.) до 4.587 (С-55).

В расщепляющихся гибридных популяциях анализируемых сортов успех селекции во многом обусловлен разработкой и применением сбалансированной стратегии отбора и браковки, базирующейся на учёте существующих генетических корреляций между селективируемыми признаками. В этом аспекте определённый интерес представляет сопряжённость между СХ и количественными признаками, определяющими продуктивность табачного растения, а также между интенсивностью фотосинтеза и дыхания.

Интересно отметить, что вычисленные коэффициенты генетических (r_g) корреляций у 11-и пар признаков в 9-и случаях преобладали над фенотипическими (r_p) и паратипическими (r_e) корреляциями, из которых у 7-и пар они оказались существенными, при этом, из них в 2-х случаях (СХхВР и СХхТЛ) они имели невысокие показатели, в 3-х - средние (СХхКЛ, СХхППЦ и СХхИД) и по одному случаю - сильный (СХхУСЛ) и очень сильный (Х«a» x Х«b») показатели корреляций. Примечательно, что у анализируемых пар признаков отрицательные корреляции обнаружены лишь в 4 случаях, к тому же из них лишь у 2-х пар (СХхТЛ и СХхИД) сопряжённость оказалась достоверной. Также следует отметить, что при сильных и очень сильных генетических корреляциях r_p характеризовался аналогичными показателями, хотя и уступал соответствующим показателям r_g . Однако в таких ситуациях r_e оказался достаточно слабым и несущественным. Исключение имело место лишь у пары Х«a» x Х«b», у которой все коэффициенты корреляций одновременно были очень высокодостоверными. Следует также отметить, что при слабых и несущественных показателях r_g и r_p (Х«a+b» x ДЛ и Х«a+b» x ШЛ), r_e имел высокие показатели с достоверными значениями (таблица 3).

Таким образом, проанализированные в данной работе сорта и гибриды табака по содержанию зелёных пигментов положительно коррелировали с основными составляющими продуктивности: УСЛ, КЛ, ВР и ППЦ. При этом, у данных пар признаков коэффициенты r_g и r_p имели высокий уровень значимости, а r_e характеризовался низкими и недостоверными показателями. Установленные отрицательные корреляции с ИД и ТЛ указывали на то, что накопление зелёных пигментов способствовало уменьшению абсолютного показателя интенсивности дыхания и продолжительности закладки каждого листа, т.е., содействовало ускорению образования листьев в сжатые сроки.

Таблица 3. Генетические (r_g), фенотипические (r_p) и паратипические (r_e) корреляции содержания хлорофилла «a+b» с другими количественными признаками

Признак	Коэффициенты корреляций		
	r_g	r_p	r_e
Х«a+b» x КЛ ¹	0.365**	0.277**	-0.050
Х«a+b» x ДЛ ²	0.057	0.109	0.385***
Х«a+b» x ШЛ ³	0.075	0.113	0.363**
Х«a+b» x ВР ⁴	0.264*	0.225*	0.241*
Х«a+b» x ППЦ ⁵	0.298**	0.231*	0.025
Х«a+b» x ТЛ ⁶	-0.222*	-0.117	0.071
Х«a+b» x ССВ ⁷	-0.140	-0.049	0.058
Х«a+b» x УСЛ ⁸	0.437***	0.345**	0.153
Х«a+b» x ИД ⁹	-0.286**	-0.225*	-0.074
Х«a» x Х«b»	0.999***	0.995***	0.990***
Х«a+b» x ИФ ¹⁰	-0.066	-0.051	-0.020

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

¹Количество листьев; ²Длина листа; ³Ширина листа; ⁴Высота растений; ⁵Период посадки-цветения; ⁶Темп листообразования; ⁷Содержание сухого вещества; ⁸Урожай сухих листьев; ⁹Интенсивность дыхания; ¹⁰Интенсивность фотосинтеза.

Таблица составлена автором

Что касается сопряженности СХ с размерами листа (ДЛ и ШЛ) и ИФ, то выявленные коэффициенты корреляций свидетельствовали об отсутствии значительных коррелятивных связей. Между тем, высокая значимость r_e показала доминирующую роль факторов окружающей среды и условий возделывания растения при их влиянии на изменения СХ и размеров листа в сторону как увеличения, так и уменьшения.

Заключение

Полученные результаты доказывают, что характерная особенность СХ – сложная генетическая детерминация, сильная вариабильность и тесная взаимная сопряженность с другими изученными признаками.

Установлено, что генетический контроль СХ является результатом совместного действия аддитивных и неаддитивных эффектов генов, в котором более весомый вклад внесли аддитивные полигены. Высокими показателями признака и $\hat{g}_i$ отличались сорта С-36 и С-47, средними их значениями – сорта С-27 и С.Б., а низкими – сорта С-55 и С-224. Выделенные три группы сортов существенно отличались по указанным параметрам, однако внутри каждой группы они имели их близкие значения, а отмеченные различия в первой

группе оказались недостоверными. Несмотря на это, в указанных группах детерминация почти одинаковых показателей СХ – результат действия разных генетических систем, в том числе и с различным соотношением доминантных и рецессивных полигенов, которая обязывает внести определённые коррективы в стратегию отбора и браковки. Ввиду этого, в расщепляющихся гибридных популяциях, в которых одной из родительских пар были сорта С-47 или С.Б., у которых генотипы насыщены доминантными генами, рекомендовано жёсткую браковку начинать с F_2 , а в гибридных поколениях сортов С-36 или С-27, у которых в детерминации признака вовлечены также рецессивные гены, рекомендовано со строгой браковкой повреждать и начинать её не раньше, чем с F_3 – F_4 .

Ввиду сильной генетической сопряженности СХ с признаками УСЛ, КЛ, ППЦ, ТЛ и ВР, отбор в гибридных популяциях по этим признакам выявит продуктивные генотипы с высоким содержанием зелёных пигментов в листьях, а также с низким показателем ИД. Принимая во внимание отсутствие или наличие незначительной генетической корреляции между СХ и признаками ИФ, ССВ и размерами листа, для выявления продуктивных генотипов в расщепляющихся поколениях рекомендовано отбор и браковку не проводить по тёмно-зелёной окраске листа, поскольку при этом, высока вероятность утраты перспективных форм.

Литература

1. Анищенко Н.Ф. К изучению зелёной окраски у табака: Диссертация на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. - М., 1946. - 156 с.
2. Баранова Е.Г. Оценка количества пигментов сортов табака с различной окраской листьев // Международный научно-исследовательский журнал. - Екатеринбург. - 2016. - № 5 (47). - Ч. 6. - С. 8-11.
3. Белякова З.П. Изменение содержания пигмента в связи с общим обменом веществ в листьях табака: Диссертация на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. - Минск, 1965. - 163 с.
4. Закарян Н.Е. Метаболизм хлорофилла в листьях табака в зависимости от их ярусного расположения // Биол. журн. Армении. - Ер. - 1966. - Т. 19. - №12. - С. 70-76.
5. Лебедев С.И. Физиология растений. - М., 1982. - 463 с.
6. Любименко В.Н., Паламарчук А.И. Количество хлорофилла как наследственный признак *Nicotiana tabacum* L. // Труды Бюро по прикладной ботанике. - 1916. - № 9. - С. 463-478.

7. Маркарян В.А. Генетические аспекты фотосинтеза ароматических сортов табака и пути оптимизации селекции: Интенсивность фотосинтеза // Аграрная наука и технология. Национальный аграрный университет Армении. - № (66) 2. - 2019. - С. 1-6.
8. Мордалёв В.М. Генетическое изучение окраски листа у табака: Автореф. диссертации на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. - Краснодар, 1972. - 27 с.
9. Смирнов А.И. Физиолого-биохимические основы обработки табачного сырья. - М., 1954. - 460 с.
10. Huszar J. (1979). Genetic analysis of the different chlorophyll types of tobacco // Biologia (Bratislava). - 34. - 3. - pp. 219-225.

ԱՄՓՈՓԱԳԻՐ

Ծխախոտի բուրավետ սորտերի ֆոտոսինթեզի գենետիկայի հայեցակետերը և սելեկցիայի օպտիմալացման ուղիները. կանաչ պիգմենտների պարունակությունը

Ներկայացվող շարքի երկրորդ հոդվածում ամփոփված են ծխախոտի Սամսուն սորտատիպի յոթ սորտերի դիալել անալիզի արդյունքները: Հաստատվել է, որ կանաչ պիգմենտների պարունակությունը հիմնականում պայմանավորված է ադիտիվ գեների ազդեցությամբ, որոնք բարձր ցուցանիշով սորտերի մոտ դրսևորել են դոմինանտ բնույթ:

Ըստ կանաչ պիգմենտների պարունակության և չոր տերևների բերքի, տերևառաջացման տեմպի, տերևների քանակի, բուսածի շրջանի, բույսի բարձրության միջև դրական բարձր գենետիկական համահարաբերակցական կապերի՝ նշված հատկանիշները դիտարկվել են որպես հիբրիդային ավագ սերունդներում կանաչ պիգմենտների պարունակության բարձր ցուցանիշով հեռանկարային գենոտիպերի նույնականացման միջոց, և առաջարկվել են բուրավետ սորտերի սելեկցիայի օպտիմալացման կոնկրետ ուղիներ:

ABSTRACT

Genetic Aspects of Photosynthesis of Aromatic Tobacco Varieties and the Ways of Selection Optimization: the Content of Green Pigments

The results of diallel analysis of seven varieties of Samsun tobacco have been summed up in the second article of the presented series. The data testify that the green pigment content is largely affected by the impact of additive genes, which have demonstrated dominant characteristics in the high index varieties.

Due to the positive high genetic correlations between the green pigment content and dry leaf yield, leaf formation rate and their number, the plant blossoming period and its height, the mentioned properties have been observed as a means of identification of perspective genotypes with high index of green pigment content in the elder hybrid generations. Specific pathways of selection optimization for aromatic varieties have been also recommended.

Принята: 05.09.2019 г.
Рецензирована: 08.11.2019 г.