ԱԳՐՈԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆ ԵՎ ՏԵԽՆՈԼՈԳԻԱ
Հայաստանի ազգային ագրարային համալսարան
AGRISCIENCE AND TECHNOLOGY АГРОНАУКА И ТЕХНОЛОГИЯ
Միջազգային գիտական պարբերական
ISSN 2579-2822

https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/
OPEN ACCESS

УДК 633.71:[631.523:581.132]
doi: 10.52276/25792822-2025.3-202

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОТОСИНТЕЗА АРОМАТИЧЕСКИХ СОРТОВ ТАБАКА И ПУТИ ОПТИМИЗАЦИИ СЕЛЕКЦИИ: КОЛИЧЕСТВО ЛИСТЬЕВ

Вардан Маркарян *к.б.н.*

margaryan_vardan@yahoo.com

СВЕДЕНИЯ

Ключевые слова:
диаллельный анализ,
количество листьев,
корреляции,
табак,
фотосинтез

Декларация интересов
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов, связанного с исследованием, авторством и/или публикацией данной статьи.

АННОТАЦИЯ

В шестой статье серии подведены итоги диаллельного анализа сортов табака Самсун по количеству листьев. У гибридов F_1 в основном выявлено промежуточное наследование, в регуляции которого ведущими оказались аддитивные и неаддитивные эффекты генов – с очевидным преимуществом первых. Генотип многолистного сорта С-47 наполнен аддитивными генами с рецессивным типом. Установлено их ведущее значение в увеличении облиственности. Предлагается пересмотреть систему подбора исходных пар, отбора и браковки в расщепляющихся популяциях для селекции многолистных форм с ускоренным темпом листообразования, высокой фотосинтетической активностью и ароматическим сырьем. С этой целью выделены перспективные сорта и ряд гибридных комбинаций.

Введение

Создание многолистных сортов и гетерозисных гибридов (ГГ) табака сортотипа Самсун является насущной задачей селекции. Особую хозяйственную ценность представляют формы, в генотипе которых количество листьев (КЛ) отрицательно коррелирует с темпом листообразования (ТЛ), а формирование, созревание и послеуборочная обработка большинства листьев с высокой фотосинтетической активностью протекает в благоприятных агроклиматических условиях, стимулирующих в них биосинтез и кумуляцию ароматических и других ценных веществ в необходимых кондициях.

Для реализации отмеченной задачи была поставлена цель провести генетический анализ (ГА) КЛ, выявить его обусловленность, наследуемость, а также корреляции (КР) с другими хозяйственно полезными (ХПП) и селекционно ценными признаками (СЦП), и с применением их результатов дополнить методику подбора родительских пар, отбора и браковки в потомстве гибридов и рекомендовать для селекции ценные сорта и перспективные гибриды табака.

Успех данной работы, помимо экономической значимости, представляет исключительный генетико-селекционный интерес и базируется на максимальном учете особенностей биологической природы признака.

В научной литературе вопросы гетерозиса (ГТ), комбинационной способности (КС) и ГА сортов табака по количественным признакам (КП) тесно взаимосвязаны. Целесообразность использования ГТ в табаководстве

© The Author(s).

впервые была отмечена И. Келрейтером в 1766 г. В дальнейшем с целью выявления и использования ГГ выполнены обширные исследования по изучению наследования КП у гибридов F_1 (East, Hayes, 1912, Allard, 1919, Осадчук, 1934, Терновский, 1953, Яковук, 1971, Носова, 1975). Отмечается, что по основным элементам продуктивности (ПД), в том числе и по КЛ, в F_1 проявляется промежуточное наследование или ГТ. Последний чаще наблюдается у гибридов, родительские формы которых близки по ПД или фенотипу, но разнятся по генотипу, а при их резком различии наблюдается неполное доминирование (НДМ) одного из родителей. Также отмечена зависимость ГТ от адаптивности к условиям среды и превосходство ГГ над исходными формами по устойчивости к болезням, ассортименту, качеству сырья и курительным свойствам. Среди прочих публикаций считаем целесообразным рассмотреть две значимые работы, которые имеют принципиальное значение в разработке теоретических и практических вопросов ГТ табака.

При анализе обширного набора гибридов F_1 В.Н. Космодемьянский выявил, что характер проявления большинства КП у одних и тех же комбинаций по своей выраженности в разных экологических условиях сильно варьирует как по отдельным годам, так и за сезон (Космодемьянский, 1966). Аналогичным образом по основным компонентам ПД интенсивность гетерозисного эффекта (ГТЭ) по годам, в зависимости от изменяющихся условий среды, заметно варьирует – от сильной выраженности вплоть до угасания. Доказано, что ГТЭ наблюдается в результате доминирования (ДМ) – с благоприятным сочетанием генов. Успех гетерозисной селекции (ГС) обеспечивается подбором родительских пар по принципу их близости по фенотипу и в данных условиях – по комплексу компонентов ПД, проявляющих ДМ. Автором созданы и районированы ГГ (Гибрид 11, Гибрид 17), ПД которых в F_2 близка продуктивности гибридов F_1 или превосходит ее.

П.М. Нерсесяном и др. экспериментально доказано, что уровень урожайности родительских пар не является критерием для проявления ГТ по ПД (Нерсесян и др., 1983). В этом исключительная роль придается характеру наследования ее компонентов. Притом выявлено, что гетерозисное состояние последних осуществляется дискретно, а ГТ отмечается в тех случаях, когда их наследованию характерно сверхдоминирование (СДМ). На основе ЦМС авторами внедрен ГГ Самсун-49, который по урожаю на 25 % превосходит промышленные сорта и имеет улучшенный ассортимент сырья. Отмечено, что работой одного гибридизатора за сезон обеспечивается посадка табака на 200 га.

Практическое использование ГТЭ и его закрепление в потомстве тесно связано с ГА и оценкой общей и специфической комбинационной способности (ОКС, СКС) исходных форм с помощью генетико-математических моделей. Впервые на сортах табака трубоогневой сушки применялись модели Гриффинга и Хеймана (Jinks, Hayman, 1953, Matzinger, et al., 1962). В них оценивается КС разных групп сортов по ХПП без проведения каких-либо теоретических обобщений. В ряде случаев достоверной была аддитивная варианса, в других – доминантная. Так как полученные результаты применимы исключительно в потомстве анализируемых форм и не могут быть экстраполированы на другие комбинации, в дальнейшем проводились аналогичные исследования с целью выделения из разных сортотипов ценных форм для селекции. В этом аспекте определенный интерес представляет работа B. Povilaitis (Povilaitis, 1970), в которой проведена апробация моделей Гриффинга (I и II модели), Хеймана и Робинсона на трех КП: КЛ, высота растений (ВР) и продолжительность периода посадки-цветения (ППЦ). По моделям Гриффинга получены идентичные результаты анализа КС. При этом достоверными явились варианса ОКС, СКС и реципрокные эффекты. Методом Робинсона выявлена такая же картина лишь по КЛ, а по остальным КП значимыми были лишь варианса ОКС. По модели Хеймана определена существенность аддитивных и доминантных эффектов генов по ВР и ППЦ, наследованию которых характерно СДМ. Однако не все компоненты генотипической вариансы КЛ были значимыми, и имело место его неполное ДМ.

Представленный обзор показывает, что в литературе нет единого мнения по главным вопросам – принципам подбора родительских пар, генетическим причинам проявления ГТ и его закреплении в потомстве. В ряде работ в числе важнейших критериев оценки исходных форм считаются ПД, высокая биологическая активность (темп роста), позднеспелость и прочие признаки, а в других оспаривается роль ПД и приоритетом принимаются его структурные элементы. Мнения ученых расходятся также касательно роли действия генетических систем: в ряде случаев ГТЭ связывается со СДМ, в других – ДМ и эпистазом. Интересно, что все указанные выводы подкрепляются фактическими данными. Впрочем, они едины в мнении о ключевой роли среды обитания в проявлении ГТЭ – благоприятно влияющей на рост и развитие организма, а также о превосходстве ГГ по сравнению с районированными сортами по рентабельности, качеству и ассортименту сырья. Выделяется важность применения системного подхода для поиска лимитирующих факторов фотосинтеза и продукционного процесса растений (Стасик и др., 2016).

Следует отметить, что обсуждаемая проблема у табака и по настоящее время имеет приоритетное значение, а продолжение работ с новым исходным материалом стимулирует развитие теории ГТ и способствует выработке эффективных методов и принципов селекции.

В зависимости от гибридных комбинаций табака у одноименных признаков отмечается вариативная роль компонентов генотипической вариансы в проявлении признаков, и, следовательно, изменчивы показатели наследуемости в широком (H^2) и узком смысле (h^2) хотя последние по КЛ чаще всего имеют повышенные и стабильные значения (Robinson, et al., 1954, Matzinger, et al., 1960, Povilaitis, 1964, Нерсесян, 1982).

Представленный обзор показывает, что проявление ХПП – результат действия и взаимодействия разных генетических систем. В одних случаях детерминация признака обусловлена аддитивными, в других – доминантными эффектами генов или эпистазом. Показатели наследуемости зависят от гибридной комбинации и средового фактора, H^2 – от степени паратипической изменчивости, а h^2 – от величины аддитивной вариансы признака. Важно отметить, что эти коэффициенты у разных ХПП можно сопоставить лишь в пределах одного опыта и того же гибрида, после чего позволительно судить об эффективности отбора. Поэтому планомерное изучение изменчивости и наследуемости ХПП табака отечественной селекции весьма актуально, а применение его результатов – важный фактор повышения эффективности селекции.

Материал и методы

Обоснование выбора родительских пар [сорта 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.)], их характеристика, схема получения диаллельных гибридов, методика закладки опыта, способ подсчета и измерений КП, методы лабораторных анализов и модели генетико-статистического анализа приведены в 1-й статье данной серии (Маркарян, 2019а). У сортотипа табака Самсун по облиственности сильно развит полиморфизм, генетическая детерминация (ГД) которого реализуется сложной системой действия и взаимодействия полигенов – с различным характером и направлением действия. По сравнению с другими ХПП фенотипическая выраженность КЛ практически не поддается модификационной изменчивости, имеет слабую паратипическую варианту и является почти константным сортовым признаком. Примечательно, что техника его учета достаточно проста, а ошибка полевого опыта – неизмеримо мала.

H^2 и h^2 вычисляются, соответственно, отношением генотипической и аддитивной вариансы популяций к общей фенотипической следующими формулами:

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_E^2}, \quad \sigma_g^2 = \sigma_L^2 - \sigma_E^2, \quad h^2 = \frac{2\sigma_G^2}{2\sigma_G^2 + \sigma_S^2 + \sigma_e^2};$$

где: σ^2_g – генотипическая варианса, σ^2_L – варианса гибридов, σ^2_E – случайная варианса, σ^2_G – варианса ОКС, σ^2_S – варианса СКС, σ^2_e – случайная варианса.

Результаты и анализ

Дисперсионным анализом доказана высокая существенность средних показателей КЛ сортов и гибридов, их вариансов ОКС и СКС, что выявило ключевую роль аддитивных и неаддитивных эффектов генов (АЭГ, НЭГ) в детерминации признака. При этом АЭГ в 7.6 раз превосходили НЭГ (табл. 1).

Таблица 1. Дисперсионный анализ средних значений и комбинационной способности сортов и гибридов табака по КЛ*

Источник изменчивости	Число степеней свободы	Средний квадрат MS признака
Общий	83	139.12
Повторность	2	20.27
Вариант	27	414.11**
Случайный	54	6.02
ОКС	6	17577.15**
СКС	21	2309.78**
Ошибка	54	0.040

**P < 0.001

*Составлена автором.

Сорта и гибриды имеют высоко значимые показатели КЛ, что характерно также разнице их значений, эффектам ОКС ($\hat{g}_i$), вариансэффектам ОКС (σ^2G_i) и СКС (σ^2S_i). Сорта по многолистности компонуются в четырех группах: наивысший показатель имеет сорт С-47, который превосходил ближайший сорт С-36 почти на 25 листьев, а малолистный сорт С.М. – на 54 листа. Последующие 2 группы составляют соответственно сорта С-36 и С-55 и сорта С.Б. и С-27.

Очевидно, что разница между указанными группами достоверна, а внутри групп она незначительна (табл. 2).

Таблица 2. Результаты анализа комбинационной способности сортов табака по КЛ (шт./растение)*

Сорт	С-47	С-55	С-36	С-224	С-27	С.Б.	С.М.	$\hat{g}_i$	σ^2G_i	σ^2S_i
С-47	**83.09**	63.49	64.81	59.78	48.01	50.39	42.92	12.380	153.251	31.022
С-55	63.49	**56.90**	54.43	54.93	46.54	47.14	37.55	3.749	14.051	2.505
С-36	64.81	54.43	**58.23**	54.80	47.35	49.27	40.20	4.797	23.012	1.107
С-224	59.78	54.93	54.8	**49.90**	45.57	43.29	35.67	1.076	1.156	2.433
С-27	48.01	46.54	47.35	45.57	**38.82**	38.10	29.92	-5.670	32.143	7.865
С.Б.	50.39	47.14	49.27	43.29	38.1	**40.83**	33.10	-4.577	20.947	5.439
С.М.	42.92	37.55	40.20	35.67	29.92	33.10	**29.50**	-11.755	138.183	9.966

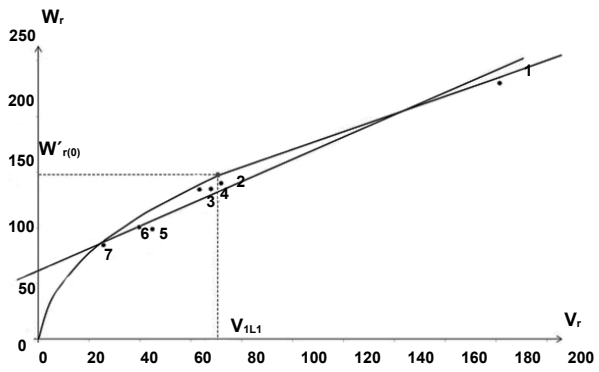
$HCP_{0.05}$=4.108; ($\hat{g}_i$-$\hat{g}_j$)= 0.558

*Составлена автором.

Ранжирование сортов по значениям КЛ и ТЛ выявило их очевидные несоответствия. Сорт С.Б. имел 5-й показатель по КЛ, однако по ТЛ уступил лишь сорту С-47, что представляет определенный селекционный интерес. У гибридов F_1 наследованию КЛ характерно отсутствие позитивного и отрицательного ГС и преобладание промежуточного типа. Из 21 гибрида последний тип наблюдается у 14, у 3 – неполное и у 2 – полное ДМ родительской формы с низким, а у 2 – неполное ДМ с высоким показателем признака. Следует отметить, что оценка сортов и их гибридов лишь по КЛ недостаточна для определения их перспективности в качестве источника трансгрессий. Поэтому следует оценить КС исходных форм, распознать ГД признака и роль генных систем, причастных к его проявлению.

Исследуемые сорта существенно отличаются по значению $\hat{g}_i$. В отличие от других КП, по КЛ наблюдается полное соответствие между показателями сортов и их $\hat{g}_i$. Так, сорта С-47 и С-36 имеют максимальные значения $\hat{g}_i$, а С.М. и С-27 – минимальные. При этом важный вклад в проявление КЛ внесли АЭГ, которые от 20.8 (С-36) до 3.9 (С.Б.) раза превзошли НЭГ. Обратное наблюдается лишь у сорта С-224, где это превосходство составляет 2.1 раза. Следовательно, в процесс селекции целесообразно включить сорта С-47, С-36 и С.Б., а также универсальные гибриды С-47хС.Б., С-47хС-36 и С-36хС.Б., которые ценны как источники позитивных трансгрессий, а сорт С-224 – включить в набор сортов для ГС.

ГА сортов по модели Хеймана доказал отсутствие эпистаза и несущественность однородности разности W_r-V_r. Последняя подтверждается также коэффициентом корреляции (КК) W_r и V_r ($r_{Wr/Vr}$=+0.991). Все основные и дополнительные компоненты генотипической изменчивости имели высоко значимые показатели. НДМ КЛ в F_1 утверждается расположением линий регрессии на графике (рис.) и показателем средней степени доминантности $(\hat{H}_1/D)^{1/2}$=0.438. Параметр $\hat{H}_2/4\hat{H}_1$=0.152 выявляет резкую асимметрию распределения генов с положительными и отрицательными эффектами у сортов. У них отношение сумм доминантных генов (ДГ) к рецессивным (РГ) превышает единицу, что указывает $[(4D\hat{H}_1)^{1/2}+F/(4D\hat{H}_1)^{1/2}-F=1.878]$ на преобладание общего числа первых групп генов над вторыми. Что касается числа полигенов, контролирующих КЛ, то оно больше единицы ($h^2/\hat{H}_2$=1.417).



1. С-47; **2.** С-55; **3.** С-36; **4.** С-224; **5.** С-27; **6.** С.Б.; **7.** С.М.

Рис. График (W_r, V_r) по признаку “количество листьев” *(составлен автором).*

На графике сорта сосредоточены в трех частях линии регрессии. Сорт С-47 расположен в ее верхней части, что означает насыщенность (95 %) генотипа РГ; сорта С-36, С-55 и С-224 локализованы в центре графика, и их концентрация достигает до 45 %, а

сорта С-27, С.Б. и С.М. размещены в нижнем конце, и их генотипы заполнены максимальным числом ДГ (до 75 %). Следовательно, выявляется решающий вклад РГ в обусловленность и увеличение КЛ, что доказывается значениями КК между x_p и W_r+V_r ($r_{Xr/Wr+Vr}=+0.961\pm0.055$) и параметром направления ДМ для каждого сорта ($F_r=345.81\sim380.63$). В связи с этим для получения многолистных форм с высоким ТЛ предлагаются гибриды, ценные как в ГС, так и в классической селекции (С-47хС.Б. и С-36хС.Б.). При этом следует внести ряд поправок в тактику отбора, поскольку ожидаемые генотипы могут появиться по мере их гомозиготации в F_3-F_5, при этом уместно увеличить число выборок в F_2-F_3 и в то же время воздержаться от жестких отбраковок.

Таким образом, установлен решающий вклад аддитивных генов с рецессивным характером как в ГД высоких показателей КЛ, так и в их увеличение в потомстве гибридов.

Перед отбором крайне важно выявить относительную роль действия генотипа и внешней среды в фенотипической выраженности селектируемых признаков. В этом контексте показатель наследуемости признаков представляет особый интерес, позволяющий объективно судить о селекционной ценности гибридов, эффективно провести отбор и определить его интенсивность в популяциях. В настоящей работе гибриды F_1 по совокупности имели по КЛ очень высокие показатели коэффициентов наследуемости ($H^2=0.958$, $h^2=0.813$), указывающие на значительную гетерогенность их генотипов и, следовательно, большую вероятность проведения эффективного отбора в старших гибридных поколениях.

Совмещение в генотипе множества ХПП требует учета их КР. Проблема усугубляется тем, что у одной и той же комбинации между генетической (r_g), фенотипической (r_p) и паратипической (r_e) КР довольно часто встречается разнонаправленность их показателей, неоднократно зафиксированная в статьях настоящей серии (Маркарян, 2019a; 2019b; 2020; 2021; 2024). Поэтому отбор по единичным КП или по их ограниченному количеству чреват необратимыми потерями ценных генотипов и продлением сроков селекции. Результаты анализа КК между КЛ и важнейшими ХПП (УСЛ, ДЛ, ШЛ, ППЦ, ВР) свидетельствуют о положительной, высокой, стабильной и достоверной значимости r_g и r_p, что согласуется с данными других авторов (Павлюк, Жигалкина, 2018). Аналогичные КК со средними данными присущи случаям с ИФ и содержанием зеленых пигментов, а их отсутствие – с ИД. В сопряженности с ТЛ и КФП имеют место отрицательные, средние и существенные КК. При этом r_g и r_p разительно превалируют над r_e, а показатели r_g – сильнее r_p. Лишь в 3 случаях (ТЛ, ССВ и КФП) r_e с высоко значимыми показателями превысил r_g и r_p (табл. 3).

Таблица 3. Генетические (r_g), фенотипические (r_p) и паратипические (r_e) корреляции количества листьев с другими признаками****

Признак	Коэффициенты корреляций (КК)		
	r_g	r_p	r_e
КЛ х ДЛ[1]	0.783***	0.750***	0.072
КЛ х ШЛ[2]	0.769***	0.741***	0.054
КЛ х ВР[3]	0.881***	0.868***	0.181
КЛ х ППЦ[4]	0.959***	0.945***	0.181
КЛ х ТЛ[5]	-0.234*	-0.231*	-0.564***
КЛ х УСЛ[6]	0.849***	0.839***	-0.026
КЛ х ССВ[7]	0.003	-0.019	-0.240*
КЛ х ИФ[8]	0.312**	0.272*	0.014
КЛ х ИД[9]	0.067	0.059	0.009
КЛ х КФП[10]	-0.234*	-0.233*	-0.241*
КЛ х Х“a+b”[11]	0.365**	0.277*	-0.050
КЛ х Х“a”[12]	0.363**	0.280*	-0.045
КЛ х Х“b”[13]	0.555***	0.427***	-0.087

*P<0.05,**P<0.01, *** P<0.001

[1]Длина листа; [2]ширина листа; [3]высота растений; [4]период посадки-цветения; [5]темп листообразования; [6]урожай сухих листьев; [7]содержание сухого вещества; [8]интенсивность фотосинтеза; [9]интенсивность дыхания; [10]коэффициент фотосинтетической продуктивности; [11]хлорофилл “a+b”; [12]хлорофилл “a”; [13] хлорофилл “b”

**** Составлена автором.

Следовательно, у набора сортов Самсун с увеличением КЛ на растении нарастают основные ХПП и СЦП, ускоряется ТЛ, повышается фотосинтетическая активность, подавляется диссимиляция и создаются условия для синтеза и накопления ароматических и других ценных веществ.

Заключение

Установлено, что генетическая регуляция КЛ совершается классической схемой полимерных признаков, а его ГД – совместными действиями АЭГ и НЭГ со значительным преобладанием первых. Доказана решающая роль РГ с аддитивным характером в увеличении облиственности, которыми максимально насыщен генотип сорта С-47. При

этом средовые факторы не играют существенной роли. Учитывая результаты ГА сортов и гибридов, особенности наследования, наследуемости, ГК и КР КЛ в F_1, рекомендуется скорректировать методику подбора родительских пар, отбора и отбраковки в гибридном потомстве для селекции многолистных форм с высокой фотосинтетической активностью, ускоренным ТЛ и ароматическим сырьем. Выявлено, что ожидаемые ценные трансгрессивные формы с высоким ТЛ могут расщепляться в потомстве гибридов по мере их гомозиготации. Ввиду этого требуется расширить число выборок в F_2-F_3 и избегать жестких отбраковок в F_3-F_5. Отбор рекомендуется проводить по типу листа ароматичного сорта С.Б., а по ТЛ – многолистных сортов С-36 и С-47. Для указанной цели выделены сорта (С-47, С-36, С.Б.) и гибриды с двойным (ГТ и селекция) назначением (С-47хС.Б., С-47хС-36, С-36хС.Б.), а также получены ЦМС-аналоги материнских форм.

Литература

1. Космодемьянский В.Н. Проявление гетерозиса в различных поколениях гибридов табака. В кн.: Гетерозис в растениеводстве. - Ставрополь, 1966. - С. 193-210.
2. Маркарян В.А. Генетические аспекты фотосинтеза ароматических сортов табака и пути оптимизации селекции: интенсивность фотосинтеза // Агронаука и технология. - N 2 (66). - 2019a. - С. 76-81. https://journal.anau.am/index.php/anau/article/view/146.
3. Маркарян В.А. Генетические аспекты фотосинтеза ароматических сортов табака и пути оптимизации селекции: содержание зеленых пигментов // Агронаука и технология. - N 3 (67). - 2019b. - С. 69-75. https://journal.anau.am/index.php/anau/article/view/171.
4. Маркарян В.А. Генетические аспекты фотосинтеза ароматических сортов табака и пути оптимизации селекции: интенсивность дыхания // Агронаука и технология. - N 1 (69). - 2020. - С. 79-85. https://journal.anau.am/index.php/anau/article/view/219.
5. Маркарян В.А. Генетические аспекты фотосинтеза ароматических сортов табака и пути оптимизации селекции: коэффициент фотосинтетической продуктивности // Агронаука и технология. - N 1 (73). - 2021. - С. 66-72. https://journal.anau.am/index.php/anau/article/view/276.
6. Маркарян В.А. Генетические аспекты фотосинтеза ароматических сортов табака и пути оптимизации селекции: урожай сухих листьев // Агронаука и технология. - N 1 (85). - 2024. - С. 38-44. https://journal.anau.am/index.php/anau/article/view/612.
7. Нерсесян П.М. Компоненты изменчивости и наследуемость некоторых количественных признаков у табака // Генетика. - N 6 - Т. 18. - 1982. - С. 993-998.
8. Нерсесян П.М., Саакян Ж.Г., Манукян Л.С. Эффективность использования гибридов табака с цитоплазматической мужской стерильностью // Сельскохозяйственная биология. - N 6. - Т. 18. - 1983. - С. 78-80.
9. Носова П.П. Изучение гетерозиса у некоторых межсортовых гибридов табака. Сб. тр. ВИТИМ. - Вып. 164. - Краснодар, 1975. - С. 23-29.
10. Осадчук Е.А. Гетерозис как фактор повышения урожайности табака / Бюллетень Никитского бот. сада. - Вып. 12. - Ялта: Крымгосиздат, 1934. - 40 с.
11. Павлюк И.В., Жигалкина Г.Н. Зависимость числа листьев от продолжительности вегетационного периода у новых сортов табака // Наука, техника и образование. - N 8 (49). - 2018. - С. 62-65.
12. Стасик О.О., Киризий Д.А., Прядкина Г.О. Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных культур // Физиология растений и генетика. - N 3. - Т. 48. - Киев, 2016. - С. 232-251.
13. Терновский М.Ф. Межсортовые скрещивания табака с иммунными сортами. - Сб. тр. ВИТИМ. - Вып. 148. - Краснодар, 1953. - С. 60-70.
14. Яковук А.С. Физиологические особенности гетерозисных растений табака. В кн.: Физиология с.-х. растений. - Т. 11. - М., 1971. - С. 247-257.
15. Allard, H. A. (1919). Gigantism in Nicotiana tabacum and its alternative inheritance. The American Naturalist, 53(626), 218-233.
16. East, E. M., & Hayes, H. K. (1912). Heterozygosis in evolution and in plant breeding (No. 243). US Government Printing Office. - 53 p.
17. Jinks, J. L. Hayman, B. I. (1953). Analysis of diallel crosses. Maize Genetics Cooperation Newsletter, 27, 48-54.
18. Matzinger, D. F., Mann, T. J., & Robinson, H. F. (1960). Genetic variability in flue-cured varieties of Nicotiana tabacutn. I Hicks broadleaf×Coker 139 // Agronomy Journal. - 52, pp. 8-11.
19. Matzinger, D. F., Mann, T. J., & Cockerham, C. C. (1962). Diallel crosses in Nicotiana tabacum // Crop Sci. - 2. - N 5, pp. 383-386.

20. Povilaitis, B. (1964). Inheritance of certain quantitative characters in tobacco. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 6(3), 472-479.

21. Povilaitis, B. (1970). Diallel analysis of crosses between flue-cured and burley tobacco cultivars. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 12(3), 484-489.

22. Robinson, H. F., Mann, T. J., & Comstock, R. E. (1954). An analysis of quantitative variability in Nicotiana tabacum // Heredity. - 8(3). - pp. 365-376.

Ծխախոտի բուրավետ սորտերի ֆոտոսինթեզի գենետիկայի հայեցակետերը և սելեկցիայի օպտիմալացման ուղիները. տերևների քանակը

Վարդան Մարգարյան

Բանալի բառեր՝ *դիալել վերլուծություն, ծխախոտ, համահարաբերակցություն, տերևների քանակ, ֆոտոսինթեզ*

Ա մ փ ո փ ա գ ի ր : Շարքի վեցերորդ հոդվածում ամփոփված են ծխախոտի Սամսուն սորտերի տերևների քանակի դիալել վերլուծության արդյունքները: F_1 հիբրիդների մոտ հիմնականում բացահայտվել է հատկանիշի միջանկյալ ժառանգում, որի կարգավորման հարցում գերիշխել են գեների ադիտիվ և ոչ ադիտիվ ազդեցությունները, ընդ որում՝ ակնհայտ գերակայել է ադիտիվը: Բազմատերև C-47 սորտի գենոտիպը հագեցած է ռեցեսիվ բնույթի ադիտիվ ազդեցության գեներով, որոնք առաջնային դեր են կատարում՝ նպաստելով տերևների քանակի ավելացմանը: Առաջարկվում է ինտենսիվ տերևառաջացմամբ, բարձր ֆոտոսինթետիկ ակտիվությամբ և հումքի բուրավետությամբ բազմատերև ձևերի սելեկցիայի համար վերանայել սկզբնական զույգերի ընտրության, ճեղքավորվող սերունդներում ընտրության ու խոտանման կարգը: Այդ նպատակով առանձնացվել են հեռանկարային սորտեր և մի շարք հիբրիդային զուգակցություններ:

Genetic Aspects of Photosynthesis of Aromatic Tobacco Varieties and the Optimization Ways of Selection: Quantity of Leaves

Vardan Margaryan

Keywords: *correlations, diallel analysis, photosynthesis, quantity of leaves, tobacco*

A b s t r a c t . It has been established that the genetic regulation of leaf quantity (QL) follows the classical model of polygenic traits, and that its genetic determination (GD) is governed by the combined action of additive and non-additive gene effects, with a pronounced predominance of additive effects. The decisive role of recessive genes with additive action in increasing leaf number has been demonstrated; the genotype of the multi-leaf variety S-47 is maximally enriched with these genes. Environmental factors were found to have no significant influence on QL expression. Based on the results of combining ability analysis, inheritance patterns, heritability estimates, genetic determination, and correlations of QL in F_1 hybrids, it is recommended to refine the methodology for selecting parental pairs, as well as for selection and culling in hybrid progenies. Emphasis should be placed on the selection of multi-leaf forms with high photosynthetic activity, an accelerated rate of leaf formation (RLF), and high-quality aromatic raw material. It was revealed that valuable transgressive forms with high RLF may segregate in hybrid progenies as homozygosity increases. Accordingly, it is advisable to expand population sizes in F_2–F_3 generations and to avoid stringent culling during F_3–F_5. Selection is recommended based on the leaf type of the aromatic variety SB and the RLF of the multi-leaf varieties C-36 and C-47. For these purposes, the varieties C-47, C-36, and SB, as well as hybrids with dual utility (heterosis and selection) (C-47×SB, C-47×C-36, C-36×SB), were selected, and cytoplasmic male sterility (CMS) analogs of the maternal forms were developed.

Получена: 27.03.2025 г.
Рецензирована: 18.04.2025 г.
Принята: 30.09.2025 г.