

А. М. АГАДЖАНЫН

САМОНЕСОВМЕСТИМОСТЬ И ОДНОСТОРОННЯЯ ПЕРЕКРЕСТНАЯ НЕСОВМЕСТИМОСТЬ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ТОМАТА

Хорошо известно, что все формы *Lycopersicon esculentum* Mill. и *L. pimpinellifolium* (Zuslen) Mill., составляющие подрод *Eulycopersicon*, самосовместимы. Напротив, зеленоплодные виды подрода *Egiopersicon* (за исключением некоторых форм, например *L. hirsutum* var. *glabratum*) являются самонесовместимыми [1, 8—10, 12]. Самонесовместимость эта контролируется гаметофитно множественными аллелями локуса S [1, 5, 8—10, 12]

Льюис и Крау [8] установили, что при межвидовом сочетании самосовместимых и самонесовместимых форм удачными являются только те комбинации, в которых самосовместимые (SC) виды выступают в качестве материнского родителя, а самонесовместимые (SI)—отцовского, обратные же комбинации совершенно не удаются. Показано, что гены, контролирующие самонесовместимость, ответственны и за одностороннюю перекрестную несовместимость [8—10, 12]. Вместе с тем высказано предположение, что кроме этих генов здесь участвуют и гены-модификаторы [9, 10]. Наиболее вероятным механизмом, обеспечивающим гаметофитную и спорофитную системы несовместимости, является реакция подавления путем образования ингибиторов, специфично действующих лишь в отношении тех пыльцевых зерен или трубок, которые содержат те же аллели, что и столбик [5, 8, 13].

Настоящая работа в основном посвящена изучению самонесовместимости гибридов первого поколения между самосовместимыми *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* с самонесовместимым *L. hirsutum*, а также совместимым и несовместимым скрещиваниям F_1 с родительскими видами.

Материал и методика. Для межвидовой гибридизации использовалось большое количество сортов и форм обыкновенного томата *L. esculentum* (L. e.) и 2 образца смородинолистного томата *L. pimpinellifolium* (L. p.). В качестве другого компонента скрещивания брался образец волосистого томата *L. hirsutum* (L. h.) под номером 2021, полученный из ВНР.

Растения F_1 ряда комбинаций подвергались принудительному самоопылению (нераскрывшиеся еще цветки брались под изолятор) и использовались для возвратных скрещиваний во всех возможных направлениях. Растения F_1 в комбинациях L. e. × L. h. в основном проявляли сублетальный эффект, поэтому для опытов брались возникающие в некротических комбинациях единичные здоровые экземпляры и совершенно ви-

тальные в F_1 комбинации *L. e.* var *segasiforme* (вишневидный томат) \times *L. h.* и *L. p.* \times *L. h.* Скрещивание проводилось по общепринятой методике с применением предварительной кастрации цветков и пергаментных изоляторов.

Скрещивание L. esculentum и L. pimpinellifolium с L. hirsutum. Гибридизация между видами *L. e.* и *L. h.* осуществляется довольно легко и дает высокий процент завязывания плодов и семян, несмотря на то, что из-за значительной позднеспелости *L. h.* скрещивания проводились в несколько неблагоприятные, запоздалые сроки. За 1967—1971 гг. 83 сорта культурного томата и 7 образцов из полукультурных форм *L. e.* в качестве материнского компонента были скрещены с *L. h.* В общей сложности опылено 2427 цветков и получено 1035 плодов (42,6%). Полученные плоды, как правило, оказались нормально осемененными и лишь единичные из них были частично и полностью бессемянными. В 340 плодах подсчитывались семена, в каждом из которых в среднем было 106 семян.

Результаты скрещивания двух образцов *L. p.* с *L. h.* следующие. В 1969—1971 гг. 406 цветков *L. p.* (смородиновидный) опылено пылью *L. h.* и получено всего 33 плода (8,1%). Плоды были осеменены частично, и в среднем в одном плоде содержалось лишь 4 семени. Однако, когда вместо смородиновидного томата берется полученный из него ВИР-ом радиомутант с более крупными плодами, процент завязывания значительно увеличивается. В 1969—1970 гг. от опыления 94 цветков радиомутанта пылью *L. h.* получено 52 плода (55,3%). Скрещивание другого образца *L. p.* (кистевидный, *gascemigum*) с *L. h.* проведено в 1970 г., что дало 49,0% завязывания осемененных плодов (25 плодов из 51 цветка).

Скрещивание L. hirsutum с L. esculentum. Несмотря на успешное скрещивание обыкновенного томата с волосистым, при использовании последнего в качестве отцовского родителя скрещивания в обратном направлении совершенно не удаются. В 1967, 1969—1971 гг. 496 цветков *L. h.* опылено пылью *L. e.* (сорта Талалихин 186, Аргаванд 45, Midseason 427 и Вишневидный красный томат) и не получено ни одного плода.

Выше было отмечено [8], что скрещивание самосовместимого вида с самонесовместимым может быть успешным только в том случае, когда в качестве отцовской формы выступает самонесовместимый вид. О том, что у использованного нами образца *L. h.* сильно выражена самонесовместимость, говорят следующие факты. В 1968—1971 гг. принудительно-му самоопылению подвергнут 681 цветок, но не получено ни одного плода. Кроме того, в 1971 г. на 9 пространственно изолированных участках выращено по одному растению *L. h.*, и хотя они обильно цвели, цветки при отцветании опадали, не образовав плодов.

Принудительное самоопыление гибридов F_1 L. esculentum \times L. hirsutum и L. pimpinellifolium \times L. hirsutum. Опыты показывают, что у межвидовых гибридов F_1 происходит полное доминирование самонесовместимости. В 1969 г. принудительное самоопыление 53 цветков F_1 *L. e.* (Талалихин 186) \times *L. h.* не дало положительных результатов. В 1971 г.

опыт был значительно расширен. С этой целью взято 16 фенотипически здоровых растений некротических комбинаций (первые 6 комбинаций табл. 1) и 34 растения витальных в F_1 комбинаций (последние 4 комбинации табл. 1). И как видно из табл. 1, результаты изолированного самоопыления цветков полностью повторились.

На тех же растениях одновременно проводились и возвратные скрещивания с родительскими видами.

Скрещивания гибридов F_1 с материнской формой. В 1971 г. 463 цветка различных гибридов F_1 L. e. \times L. h. и L. p. \times L. h. опылены пылью соответствующих материнских форм, но не получено ни одного плода (табл. 1). Таким образом, эти скрещивания оказываются совершенно несовместимыми. Сходную природу имеет и следующий факт. В 1970—1971 гг. 296 цветков F_1 L. e. var. cerasiforme (Вишневидный красный томат) \times L. h. опылены пылью 8 различных сортов и форм L. e. и L. p., в том числе и пылью материнской формы, однако завязывания плодов не наблюдалось.

Скрещивания гибридов F_1 с отцовской формой. В то время как возвратное скрещивание гибридов F_1 с материнскими формами абсолютно безрезультативно, гибридизация с отцовским видом волосистого томата, напротив, дает вполне удовлетворительное завязывание осемененных плодов. В 1969—1970 гг. на растениях F_1 ряда комбинаций L. e. \times L. h. прокастрировано 272 цветка и опылено пылью L. h., что дало 85 плодов (31,2%). В аналогичных опытах 1971 г., где участвовали гибриды F_1 от скрещивания L. p. и других форм L. e. с L. h., процент завязывания плодов составил 35,9% (табл. 1).

Скрещивание материнских форм с гибридами F_1 . Из всех возможных беккроссов эти скрещивания оказались наиболее успешными. В 1968—1971 гг. 13 сортов и форм L. e. и радиомутант смородиновидного томата в качестве материнских компонентов скрещивались с соответствующими гибридами F_1 , полученными от гибридизации этих форм с волосистым томатом, в результате чего от 611 опыленных цветков получен 271 плод (44,4%). О высоком уровне завязывания плодов при этом варианте возвратных скрещиваний говорят и следующие данные: в 1970 г. 183 цветка 7 различных форм L. e. и радиомутанта смородиновидного томата опылено пылью F_1 L. e. var. cerasiforme \times L. h. и получено 98 плодов (53,6%).

Скрещивание отцовской формы с гибридами F_1 . Эти возвратные скрещивания удаются чрезвычайно редко и трудно. Зимой 1967—1968 гг. в теплице опылено 24 кастрированных цветка волосистого томата пылью F_1 L. e. (Midseason 427) \times L. h. и получено 5 плодов, содержавших всего 13 семян. В 1970 г. от опыления 26 цветков L. h. пылью F_1 L. e. var. cerasiforme \times L. h. завязалось 3 плода. Однако скрещивания 1971 г., проводимые в более широких масштабах (180 цветков), оказались совершенно безуспешными. Таким образом, вопросы совместимости в этих скрещиваниях нуждаются в детальном изучении.

Таблица 1

Результаты принудительного самоопыления и возвратных скрещиваний межвидовых гибридов F₁, 1971 г.

F ₁	Количество растений	Принудительное самоопыление F ₁		Опыление кастрированных цветков F ₁ пыльцой материнской формы		Опыление кастрированных цветков F ₁ пыльцой отцовской формы		
		количество цветков	количество завязавшихся плодов	количество цветков	количество завязавшихся плодов	количество цветков	количество завязавшихся плодов	% завязывания
Армянский штамбовый 152, L. e. × L. h.	2	40	0	23	0	24	11	45,8
Сибирский скороспелый, L. e. × L. h.	3	32	0	31	0	37	12	32,4
Midseason 427, L. e. × L. h.	4	52	0	90	0	102	36	35,3
Manitoba, L. e. × L. h.	2	36	0	37	0	43	15	34,9
California, L. e. × L. h.	3	67	0	62	0	72	23	31,9
Victor, L. e. × L. h.	2	54	0	43	0	47	26	55,3
Вишневидный красный, L. e. × L. h.	16	121	0	92	0	190	69	36,3
Вишневидный желтый, L. e. × L. h.	14	304	0	—	—	—	—	—
Кистевидный, L. p. × L. h.	3	27	0	70	0	75	22	29,3
Смородиновидный, L. p. × L. h.	1	25	0	15	0	17	4	23,5
Всего	50	758	0	463	0	607	218	35,9

Обсуждение результатов. Приведенный в статье экспериментальный материал показывает, что у гибридов F_1 от скрещивания самосовместимых видов *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* с диким самонесовместимым видом *L. hirsutum* наблюдается полное доминирование самонесовместимости. Аналогичные результаты получены на гибридах F_1 *Petunia axillaris* \times *P. violaceae* [11], *L. esculentum* \times *L. peruvianum* [12], *L. esculentum* (сорт Tiny Tim) \times *L. hirsutum* [9].

При возвратных скрещиваниях гибридов F_1 с родительскими видами обнаруживается, что из четырех возможных беккроссов не удается только один, а именно когда самосовместимые виды используются в качестве опылителей. Из совместимых беккроссов два получаются легко, а скрещивание в направлении *L. hirsutum* ♀ \times F_1 ♂ — с большим трудом. Сходные данные приводит Мартин [9] при скрещиваниях упомянутого выше гибрида F_1 с родительскими формами.

Таким образом, и возвратные скрещивания подчиняются правилу Льюиса и Крау [8], согласно которому гибридизация между самосовместимыми (SC) и самонесовместимыми (SI) видами бывает успешной только в том случае, когда самосовместимый вид выступает в качестве материнского компонента.

Односторонняя перекрестная совместимость и самосовместимость вообще возникли в результате постепенных мутаций гена самонесовместимости [7—8, 14]. Последовательность мутационного изменения гена самонесовместимости SI и возникновение самосовместимого аллеля SC Льюис и Крау [8] представляют образованием двух промежуточных самосовместимых аллелей (Sc и гипотетического Sc'): $SI \rightarrow Sc \rightarrow Sc' \rightarrow SC$. Эта схема предполагает взаимную совместимость по крайней мере пары аллелей SI и Sc, Sc и Sc', Sc' и SC, иначе мутация SC элиминировалась бы. Следовательно, имеется два больших класса аллелей локуса S-самонесовместимые (SI), обозначаемые через $S_1, S_2, S_3 \dots S_n$, и самосовместимые—Sc, Sc' и SC.

Допустим для простоты, что у *L. hirsutum* имеется всего лишь три аллеля несовместимости (S_1, S_2 и S_3), что является минимальным условием для функционирования гаметофитной системы. Поскольку S-аллели препятствуют самооплодотворению, то популяция *L. h.* будет состоять из трех групп генотипов— S_1S_2, S_1S_3 и S_2S_3 ,—внутри которых растения несовместимы друг с другом точно так же, как и при самооплодотворении.

Допустим далее, что использованные нами виды *L. e.* и *L. p.* представлены одним только аллелем самосовместимости—SC. Тогда и популяция F_1 подразделяется на 3 группы: S_1SC, S_2SC и S_3SC .

Результаты приведенных в статье многочисленных опытов показывают, что пыльца, несущая рецессивный фактор SC, нанесенная на рыльца любого генотипа F_1 (SISC) и самонесовместимого вида *L. hirsutum* (SISI), не дает положительных результатов. В соответствии с гаметофитной системой несовместимости, которая характерна для всего семейства Solanaceae, это означает, что хотя пыльцевые зерна с SC-аллелем

и прорастают, образовавшиеся трубки прекращают свой рост в тканях столбика, имеющих хотя бы один аллель несовместимости.

Если пыльца $L. e.$ и $L. p.$, несущая только фактор SC , полностью элиминирует в столбиках $SISI$ и даже $SISC$, то следует предположить, что при искусственном или естественном опылении гетерогенной пылью рылец тех же генотипов подавление пылевых трубок с SC -аллелем будет происходить более интенсивно ввиду возможной конкуренции с пылевыми трубками генотипа SI . Поэтому оплодотворение осуществляется только за счет пылевых зерен с доминантным фактором SI , но негомологичным с аллелями несовместимости пестика. Вот почему самоопыление изолированных цветков в различных комбинациях F_1 оказалось безуспешным.

Вообще совместимость гетерогенной пыли в пестиках генотипов, образуемых четырьмя аллелями локуса S , будет такой, как это показано в табл. 2.

Таблица 2

Совместимость гетерогенной пыли на различных генотипах

♀	♂												
	SC	$IS_1:IS_2$		$IS_1:IS_3$		$IS_2:IS_3$		$IS_1:ISC$		$IS_2:ISC$		$IS_3:ISC$	
$SCSC$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S_1S_2	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-
S_1S_3	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
S_2S_3	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
S_1SC	-	-	+	-	+	+	+	-	-	+	-	+	-
S_2SC	-	+	-	+	+	-	+	+	-	-	-	+	-
S_3SC	-	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-

Знак „плюс“ означает совместимость, знак „минус“ — несовместимость.

Прежде всего видно, что в популяциях $L. h.$ ($SISI$) и F_1 ($SISC$) только $1/3$ мужских гамет способна давать совместимые комбинации с яйцеклетками собственных популяций. Однако уровень межпопуляционной совместимости будет серьезно отличаться в зависимости от того, какую популяцию взять в качестве опылителя. Так, совместимость пыли $L. h.$ на генотипах F_1 составит $2/3$, при реципрокных же опылениях совместимость пыли F_1 будет составлять всего лишь $1/6$. Нетрудно поэтому понять, почему беккроссы в направлении $L. h. \text{♀} \times F_1 \text{♂}$ так трудно было получать.

Конечно, при увеличении числа аллелей SI повышается совместимость пыли обеих популяций. Но если уже при 40—50 аллелях SI совместимость пыли $L. h.$ внутри своей популяции и на генотипах F_1 практически составляет 100%, то внутри- и межпопуляционная совместимость пыли F_1 только приближаются к максимально возможному для него уровню (не более 50%).

Так как оплодотворение яйцеклеток гибридных растений F_1 может происходить только за счет гамет с доминантным фактором SI , то в от-

ношении признака совместимости-несовместимости совершенно не имеет значения, скрестится F_1 с видом *L. h* или с растением противоположной группы F_1 . В обоих случаях в равном количестве получатся растения двух генотипов—SISI и SISC, а в дальнейших поколениях доля гетерозигот SISC в популяции неизменно будет уменьшаться. Не следует поэтому ожидать в F_2 и в последующих поколениях расщепления по данному важнейшему признаку (совместимости-несовместимости). И действительно, в опытах по принудительному самоопылению большого числа комбинаций F_2 ни в одном случае не было получено положительных результатов. По этой причине не удавались и скрещивания, где цветки F_2 и F_4 в комбинации *L. e.* (Midseason 427) \times *L. h.* опылялись пылью материнского сорта.

Таким образом, непосредственное использование гибридов в селекционных целях не представляется возможным. Поэтому для получения практически ценных результатов необходимо использовать обратные скрещивания культурного томата (\varnothing) с гибридами F_1 . А искусственное преодоление самонесовместимости гибридов расширит возможности создания нужных форм. Различные способы вызывания псевдосовместимости у самонесовместимых форм приведены в литературе [2, 4].

Анализ изложенного экспериментального материала приводит к следующим выводам.

Скрещивания самосовместимых видов *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* с диким самонесовместимым видом *L. hirsutum* осуществляются довольно легко и дают высокий процент завязывания плодов и семян. Однако при этом обнаруживаются реципрокные различия, выражающиеся в том, что при использовании *L. hirsutum* в качестве материнской формы такие скрещивания совершенно не удаются. У гибридов F_1 наблюдается полное доминирование самонесовместимости.

При скрещивании гибридов F_1 с родительскими видами несовместимыми оказываются только те сочетания, где *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* выступают в качестве опылителей. Остальные три беккросса совместимы в различной степени.

Пыльцевые трубки с рецессивным фактором SC задерживают свой рост в столбиках генотипов SISI и SISC. И поскольку оплодотворение яйцеклеток гибридов F_1 (SISC) происходит только гаметой SI, то исключается возможность выщепления в F_2 и последующих поколениях самосовместимых форм.

Поэтому для использования в селекционных целях наиболее целесообразными и ценными являются формы, полученные от возвратных скрещиваний культурного томата с гибридами F_1 .

Ա. Մ. ԱՂԱԶԱՆՅԱՆ

ԻՆՔՆԱԱՆՀԱՄԱՏԵՂԵԼԻՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵՎ ՄԻԱԿՈՂՄԱՆԻ ԽԱՉԱԶԵՎ
ԱՆՀԱՄԱՏԵՂԵԼԻՈՒԹՅՈՒՆԸ ՏՈՄԱՏԻ ՄԻՋՏԵՍԱԿԱՅԻՆ ՀԻՔՐԻԳՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հողվածում բերված են միակողմանի համատեղելիության վերաբերյալ տվյալներ տոմատի ինքնահամատեղելի և ինքնաանհամատեղելի տեսակների խաչաձևման ընթացքում: Փորձերի տվյալների հիման վրա քննարկվում են նաև համատեղելիության և անհամատեղելիության հարցերը միջտեսակային հիբրիդների առաջին սերնդի բույսերի և նրանց ծնողական ձևերի բոլոր հնարավոր հետադարձ զուգակցություններում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1971.
2. Лебедева З. В. Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство, 3, 31, 1969.
3. Малецкий С. И. Генетика, 5, 1, 159, 1969.
4. Суриков И. М. Генетика, 2, 158, 1965.
5. Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. М., 1968.
6. Худяк М. И., Банникова В. П. Цитология и генетика, 2, 2, 152, 1968.
7. Keep E. Canad. J. Genet. and Cytol, 10, 2, 253, 1968.
8. Lewis D. and Crowe L. K. Heredity, 12, 2, 233, 1958.
9. Martin F. W. Genetics, 50, 3, 459, 1964.
10. Martin F. W. Genetics, 56, 3, 391, 1967.
11. Mather K. Genetics, 45, 215, 1943.
12. McGuire D. C. and Rick Ch. M. Hilgardia, 23, 4, 101, 1954.
13. Pandey K. K. Evolution, 14, 98, 1960.
14. Pandey K. K. Amer. naturalist, 102, 927, 475, 1968.