

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ S-АЛЛЕЛЕЙ В ПЫЛЬЦЕ
МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ТОМАТА

А. М. АГАДЖАНИЯ

В статье обсуждаются вопросы, связанные с изменением функциональной активности S-аллелей в пыльце межвидовых гибридов томата. Показано, что у гибридов между самосовместимыми и самонесовместимыми видами происходит снижение эффективности реакции S_1 -пыльцы по сравнению с S_1 -пыльцой, продуцируемой самонесовместимым родителем. Очевидно, что ослабление реакции S_1 -пыльцы у гетерозигот S_1S_c способствует повышению эффективности механизма односторонней несовместимости между самонесовместимыми и самосовместимыми видами. Однако по мере замещения генома самосовместимого вида геномом самонесовместимого происходит постепенное восстановление функциональной независимости S_1 -аллелей. Отмечено ослабление реакции S_1 -пыльцы и усиление активности пыльцы с аллелем S_c у гибридов между двумя самосовместимыми видами, несущими S_c и S_1 -формы аллелей S. Весьма вероятно, что S_c -пыльца активизируется также у гетерозигот S_1S_c .

Генетические системы самонесовместимости являются наиболее распространенными и совершенными механизмами, обеспечивающими перекрестное размножение у растений. Контролирующие эти системы S-гены относятся к числу древнейших [1, 2]. Содействуя аутбридингу и генетической рекомбинации, они играли ведущую роль в успешной эволюции цветковых растений [1, 3, 4]. Наоборот, межвидовая несовместимость, как известно, препятствует свободному обмену генов между видами и способствует сохранению их генетической целостности.

В настоящей статье обсуждаются результаты изменения активности S-аллелей в пыльце межвидовых гибридов томата.

Материал и методика. Опыты проводились в 1968—1977 гг. Объектом исследования в основном служили самонесовместимый (SI) вид *L. hirsutum* (К-2021), его самосовместимая разновидность *L. hirsutum* var. *glabratum* (К-вр. 7924), а также гибриды, полученные от скрещивания разных сортов типичного самосовместимого (SC) вида *L. esculentum* (мать) с обеими формами *L. hirsutum*.

Кастрация цветков *hirsutum* и *glabratum* обычно проводилась за 1—2 (чаще 1) дня до опыления, в некоторых случаях в день опыления, для чего брались крупные, желтые, но еще нераскрывшиеся бутоны. Для опыления были использованы также некастрированные цветки *L. hirsutum*. Цветки для сбора пыльцы брались накануне вечером. В день опыления, утром, пыльца извлекалась из пыльников, тщательно перемешивалась и наносилась на рыльце нужного цветка. Использованы изоляторы из кальки. При составлении смеси пыльцы растений F_1 обращалось особое внимание на то, чтобы в ней по возможности полнее были представлены разные S-аллели. С этой целью для сбора пыльцы использовались: а) гибриды F_1 , полученные от опыления

L. esculentum смесью пыльцы разных растений *L. hirsutum*. б) гибриды F_1 от скрещивания *L. esculentum* с отдельными растениями *L. hirsutum*. в) здоровые и некротические растения F_1 . г) гибриды, полученные в разные годы. В 1973 г. для опыления *L. hirsutum* были использованы также растения F_1 комбинации *L. esculentum* var. *cerasiforme* (Вишневидный красный) \times *L. hirsutum*, S-генотипы которых были выяснены заранее. Для определения генотипа по S-аллелям цветки 23 растений F_1 этой комбинации были кастрированы (25 июня) и опылены (27 июня) пыльцой двух из них (116₆ и 116₁₀). В тот же сезон для дальнейших опытов по скрещиванию *L. hirsutum* (φ) с гибридами F_1 были использованы три взаимосовместимых растения комбинации Вишневидный красный \times *L. hirsutum* (116₃, 116₆, 116₁₀).

Результаты и обсуждение. В феврале 1968 г. в теплице 24 кастрированных цветка *L. hirsutum* было опылено пыльцой F_1 *L. esculentum* (сорт Midseason 427) \times *L. hirsutum* и получено 5 плодов, содержащих всего 13 семян. В 1970 г. после опыления 26 цветков* волосистого томата (*L. hirsutum*) пыльцой F_1 *L. esculentum* var. *cerasiforme* (Вишневидный красный) \times *L. hirsutum* отмечено завязывание 3 плодов. Но плоды эти, по-видимому, из-за отсутствия семян или малого их числа, не развились и опали еще до созревания.

Из высеванных в 1972 г. в парники семян, полученных в 1968 г., возшло 6. Выращено одно растение, которое внешне напоминало *L. hirsutum*. На нем завязалось 18 плодов и в 10-ти из них в общей сложности содержалось 154 семени.

Трудно сказать, действительно ли плоды, полученные в 1968 и 1970 гг., являются результатом возвратного скрещивания *L. hirsutum* \times F_1 или они образовались вследствие функционирования пыльцевых зерен других растений *L. hirsutum*, случайно попавших в смесь пыльцы, составленной из цветков гибридных растений F_1 .

Дело в том, что все дальнейшие попытки скрестить *L. hirsutum* с растениями F_1 не увенчались успехом. Так, в течение 1971—1973 гг. 829 кастрированных цветков *L. hirsutum* опылено пыльцой разных комбинаций F_1 *L. esculentum* \times *L. hirsutum* и не получено ни одного плода.

По концепции гаметофитной системы несовместимости, такой результат можно объяснить крайне маловероятной ситуацией, когда S_1 -аллели пыльцы гибридов F_1 полностью соответствуют аллелям пестиков *L. hirsutum*. Как известно, каждое растение *L. hirsutum* представлено двумя аллелями S_1 , например, S_1S_2 и S_1S_3 , в то время как растения F_1 между SC *L. esculentum* и SJ *L. hirsutum* имеют по одному S_1 и S_c аллелю, например, S_1S_c и S_2S_c . Понятно, что любое растение *L. hirsutum* в качестве пыльцевого родителя совместимо с растением F_1 желаемого генотипа, т. к. по крайней мере половина пыльцевых зерен будет нести аллель самонесовместимости, отличный от S_1 -аллеля пестика гибрида. В реципрокных скрещиваниях при независимом действии S-аллелей удачными должны быть хотя и не все, но многие комбинации опыления. Успех должен быть обеспечен во всех случаях, где исключена идентичность S_1 -аллелей пыльцы и столбика.

* Эти и все дальнейшие скрещивания проведены в полевых условиях.

Маловероятно, чтобы S_1 -аллели пыльцы гибридов F_1 и пестиков *L. hirsutum* во все годы работы и по всем комбинациям опыления неизменно оказывались идентичными. Тем не менее возвратные скрещивания *L. hirsutum* (♀) × F_1 (♂), проводимые в широких масштабах, не дали положительных результатов.

Безрезультатными оказались и скрещивания, проведенные в 1973 г. в контролируемых условиях. В этих опытах для гибридизации с *L. hirsutum* использованы три взаимосовместимых растения F_1 *L. esculentum* var. *cerasiforme* (Вишневидный красный) × *L. hirsutum*. Генотипы этих растений (116₃, 116₆ и 116₁₀) обозначим как $S_1 S_c$, $S_2 S_c$ и $S_3 S_c$.

Для опыления *L. hirsutum* была составлена смесь пыльцы из равного количества цветков трех взаимосовместимых растений F_1 . В такой смеси, разумеется, имеется три разных S_1 -аллеля, не считая S_c -аллеля самосовместимости. По гаметофитной системе несовместимости по крайней мере 1/6 этой пыльцы должна быть совместимой на любом растении *L. hirsutum*. Однако опыление 117 цветков 9 растений *L. hirsutum* не привело к завязыванию плодов (табл. 1).

Таблица 1

Скрещивание *L. hirsutum* с F_1 *L. esculentum* var. *cerasiforme*
(Вишневидный красный) × *L. hirsutum*, 1973 г.

Номера растений <i>L. hirsutum</i> (♀)	F_1 Вишневидный красный × <i>L. hirsutum</i>					всего опылено цветков	завязалось плодов
	опылено цветков пыльцой растений:				116 _{3, 6, 10}		
	116 ₃	116 ₆	116 ₁₀				
143 ₁₋₉	—	—	—	117	117	0	
143 ₁	16	19	15	—	50	0	
143 ₄	35	23	31	—	89	0	
143 ₅	2	6	7	—	15	0	
143 ₆	9	6	4	—	19	0	
143 ₉	21	21	22	—	64	0	

Кроме того, проведено опыление *L. hirsutum* одновременно пыльцой трех указанных растений F_1 в отдельности. Здесь обеспечивается максимально возможная совместимость гетерогенной пыльцы, так как на отдельном растении *L. hirsutum* совместимой будет 50% пыльцы хотя бы одного из взятых растений F_1 (другая половина состоит из S_c -лещущей пыльцы, которая подавляется всеми аллелями S_1). А при отсутствии в генотипе *L. hirsutum* S -аллелей, тождественных с аллелями самонесовместимости растений F_1 , совместимой уже будет половина пыльцы всех трех экземпляров F_1 . В этом случае на 5 растениях *L. hirsutum* в общей сложности опылено 237 цветков (табл. 1). И опять безуспешно.

Наконец, не удалось скрещивание, где в качестве материнского компонента использовался *L. hirsutum* другого образца (К-вр. 7732), а отцовского—различные поколения гибрида *L. esculentum* var. *cerasiforme* × *L. hirsutum* (К-2021), хотя встреча аналогичных S_1 -аллелей здесь вообще сведена к минимуму (табл. 2).

Таблица 2
Опыление некастрированных цветков *L. hirsutum* (К-вр. 7732) пыльцой разных поколений гибридов *L. esculentum* var. *cerasiforme* × *L. hirsutum* (К-2021). 1975 г.

Комбинации		Опылено цветков	Завязалось плодов
♀	♂		
К-вр. 7732	F ₁	34	0
"	F ₂	31	0
"	F ₃	27	0
"	F ₄	42	0
"	F ₅	47	0

Между тем, по модели Льюиса и Кроу [5] двойственной функции S-аллелей, половина пыльцы гибридов F₁ должна быть нормально функционирующей в столбиках неродственных (по S-генотипу) растений самонесовместимого родителя. Если S₁-аллели в пыльце и столбике неидентичны, скрещивания самонесовместимого родителя с гибридами F₁ должны быть успешными и по гипотезе Абдаллы [6, 7] о соперничестве двух возможностей, которая объясняет одностороннюю несовместимость допущением существования у SI видов специфических отвергающих UI-генов.

Однако все попытки скрестить SI *L. hirsutum* (♀) с гибридами F₁ *L. esculentum* и *L. esculentum* var. *cerasiforme* × *L. hirsutum* не дали положительных результатов. Аналогичные наблюдения были сделаны у гибридов F₁ *L. esculentum* с самонесовместимыми *L. peruvianum* [8], *L. chilense* [9] и *Solanum reppehii* [10]. Эти факты свидетельствуют о том, что правило индивидуального действия S-аллелей, характерное для видов с гаметофитной системой несовместимости, нарушается в пыльце гибридов самосовместимых видов с самонесовместимыми, между которыми наблюдается явление односторонней несовместимости.

Когда между SI и SC видами устанавливается система односторонней несовместимости, это приводит к защите генофонда SI видов от видов SC.

Комбинация SI ♀ × SC ♂ ингибирования не дает, однако полностью может защитить самонесовместимые виды от проникновения генов самосовместимых видов, если у гибридов, возникающих в обратных ком-

бинациях скрещивания будет сохранена независимость действия S-аллелей. В этом случае пыльца (пыльцевые трубки) F_1 , несущая неидентичный S_1 -аллель, не будет подавляться в столбиках самонесовместимого родительского вида, что может привести к включению в геном последнего отдельных хромосом SC-вида. Эволюционное значение межаллельного взаимодействия в S-локусе у гибридов между SC и SI видами в том, очевидно, и заключается, что, по всей вероятности, делает такой занос генов невозможным. Взаимодействие S-аллелей у S_1S_2 гетерозигот означает, что они обнаруживают определенные черты спорофитной несовместимости при определении реакции пестика и пыльцы. Как известно [11--13], при спорофитной системе несовместимости действие S-аллелей начинается в диплоидных материнских клетках пыльцы, в то время как при гаметофитной—после завершения редукционного деления. Вследствие этого у видов с гаметофитной несовместимостью реакция пыльцевых зерен будет зависеть только от собственного S-генотипа (независимое действие S-аллелей), а у видов со спорофитным контролем наблюдается как самостоятельное действие S-аллелей, так и взаимодействие между ними (доминирование, конкуренция). Но если у видов со спорофитной несовместимостью речь идет о взаимодействии между разными S_1 -аллелями, то у гибридов самосовместимых видов с самонесовместимыми, в нашем случае *L. esculentum* × *L. hirsutum* (гаметофитный контроль реакции несовместимости), обменные процессы осуществляются между метаболитами, вырабатываемыми S_1 - и S_2 -аллелями.

Таким образом, у гибридов между SC и SI видами происходит снижение эффективности реакции S_1 -пыльцы по сравнению с S_1 -пыльцой, продуцируемой самонесовместимым родителем. Вероятно, механизм односторонней несовместимости, существующий между самонесовместимыми и самосовместимыми видами (вообще между «отвергающими» и «воспринимающими» видами), не может достаточно полно обеспечить защиту генофонда самонесовместимых видов от проникновения генов самосовместимых видов, если у гибридов, возникающих в обратных комбинациях скрещивания, реакция S_1 -несущей пыльцы будет обуславливаться, как у «чистых» самонесовместимых видов, исключительно своим собственным S-генотипом (т. е. без взаимодействия S-аллелей в диплоидных клетках мужского спорофита и влияния остального генотипа пыльцевых зерен).

Об изменении активности S_1 -аллеля у гибридов *L. esculentum* × *L. hirsutum* говорит следующее. Если скрещивание *var. glabratum* × *L. hirsutum* удастся, то *var. glabratum* × F_1 (*L. esculentum* × *L. hirsutum*) не удастся почти полностью. Например, в 1973 г. 230 цветков *var. glabratum* опылено пыльцой F_1 (Вишневидный красный × *L. hirsutum*) и получено всего 2 плода, которые опали преждевременно. Очевидно, что ослабление реакции S_1 -пыльцы у гетерозигот S_1S_2 способствует повышению эффективности механизма односторонней несовместимости между самонесовместимыми и самосовместимыми видами.

Однако скрещивания *L. hirsutum* со старшими поколениями гибридов *L. esculentum* var. *cerasiforme* × *L. hirsutum* оказались в определенной мере успешными (табл. 3). По гибридам *L. esculentum* var. *succenturiatum* × *L. peruvianum* положительные результаты получены уже при скрещивании F_3 (табл. 4).

Таблица 3

Опыление *L. hirsutum* (К-2021) пылью старших (F_6 — F_8) поколений гибридов *L. esculentum* var. *cerasiforme* × *L. hirsutum*, 1977 г.

Комбинация опыления	Опылено цветков	Завязалось плодов	Проанализировано плодов	Общее число семян	Число семян на один плод	Число семян на один цветок
К-2021 × F_6 (от естественного опыления F_5)	11	0	—	—	—	—
К-2021 × F_7 (от самоопыления F_6 , 49)	18	1	1	6	6,0	0,33
К-2021 × F_7 (от самоопыления F_6 , 52)	29	4	2	45	22,5	3,10
К-2021 × F_8 (от естественного опыления F_7)	27	14	14	266	19,1	9,93

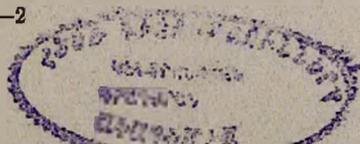
Таблица 4

Опыление *L. peruvianum* (К-2020) пылью F_3 — F_6 поколений гибридов *L. esculentum* var. *succenturiatum* × *L. peruvianum*, 1977 г.

Комбинация опыления	Опылено цветков	Завязалось плодов	Проанализировано плодов	Общее число семян	Число семян на один плод	Число семян на один цветок
К-2020 × F_3	59	1	1	34	34,0	0,58
К-2020 × F_4	49	1	1	59	59,0	1,20
К-2020 × F_5	49	3	2	56	28,0	1,71
К-2020 × F_6	57	3	3	153	51,0	2,68

По обеим гибридным комбинациям наблюдается следующая картина: чем старше поколение гибрида, тем лучше его скрещиваемость (σ^*) с самонесовместимым родителем. Следовательно, по мере замещения генома самосовместимого вида геномом самонесовместимого [14] происходит постепенное восстановление функциональной независимости S_1 -аллелей.

Изменение активности S -аллелей наблюдается также в пыльце у гибридов между двумя самосовместимыми видами, несущими соответственно аллели типа S_c и S_f . Прежде всего отметим ослабление S_f -аллеля в пыльце гибридов *L. esculentum* × *L. hirsutum* var. *glabratum*. У этих гибридов при индивидуальном действии S -аллелей пыльца с фактором S^f должна быть нормально функционирующей в столбиках *L. hirsutum* var. *glabratum*, между тем она почти не функционирует в них. Например, в 1973 г. 252 кастрированных цветка var. *glabratum* опылено пылью F_1 Вишневидный красный × *glabratum* и получен всего 1 плод, содержащий 15 семян, из которых взшло 6. Выращено



2 растения, по многим признакам очень похожие на *glabratum* и оказавшиеся высокоурожайными (410 и 615 плодов соответственно с каждого из растений). Совершенно нет завязывания плодов у *var. glabratum* (62 цветка) после опыления пыльцой F_1 *Midseason* \times *var. glabratum*, проведенного в 1977 г.

Вместе с тем у этих гибридов отмечено усиление активности S_c -аллеля в пыльце. У гибридов *L. esculentum* \times *L. hirsutum var. glabratum* (S_1S_c -гетерозиготы) в результате частичного нарушения ингибирующей функции S_1 -аллеля в пестике и некоторого усиления активности S_c -аллеля в пыльце, в F_2 появляются растения, которые предположительно имеют генотип $S_c S_c$, так как они характеризуются хорошей совместимостью с пыльцой *L. esculentum* ($S_c S_c$). Следовательно, гетерозигота S_1S_c , в целом отвергая «чистую» S_c -пыльцу *L. esculentum*, способна воспринимать собственную S_c -несущую пыльцу. Вполне возможно, что S_c -пыльца активизируется также у гибридов *L. esculentum* \times *L. hirsutum*.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что индивидуальное действие S -аллелей, которое характерно для видов с гаметофитной системой несовместимости, нарушается в пыльце гибридов, гетерозиготных по разным формам S -аллелей.

Институт земледелия
МСХ АрмССР, отдел генетики растений

Поступило 10.X 1978 г.

Տ-ԱԼԵԼՆԵՐԻ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆԸ ՏՈՄԱՏԻ ՄԻՋՏԵՍԱԿԱՅԻՆ ՀԻՔՐԻԴՆԵՐԻ ՓՈՇԵՀԱՏԻՎՈՒՄ

Ա. Մ. ԱՂԱՋԱՆՅԱՆ

Հոդվածում քննվում են տոմատի միջտեսակային հիբրիդների փոշեհատիկում S -ալելների ֆունկցիոնալ ակտիվության փոփոխության հետ կապված հարցեր:

Ապացուցվել է, որ ինքնահամատեղելի և ինքնաանհամատեղելի տեսակների հիբրիդների մոտ տեղի է ունենում S_1 -փոշեհատիկի ռեակցիայի էֆեկտիվության իջեցում՝ ինքնաանհամատեղելի ծնողի S_1 -փոշեհատիկի համեմատությամբ: Ակնհայտ է, որ S_1S_c հետերոզիգոտի S_1 -փոշեհատիկի ռեակցիայի թուլացումը նպաստում է միակողմանի անհամատեղելիության մեխանիզմի էֆեկտիվության բարձրացմանը՝ ինքնաանհամատեղելի և ինքնահամատեղելի տեսակների միջև: Սակայն ինքնահամատեղելի տեսակի գենոմը ինքնաանհամատեղելի տեսակի գենոմով փոխարինելու հետ մեկտեղ տեղի է ունենում S^1 -ալելների ֆունկցիոնալ անկախության աստիճանական վերականգնում:

CROSSING BETWEEN VARIOUS GENERATIONS OF INTERSPECIFIC HYBRIDS OF TOMATO

A. M. AGHADZHANYAN

The reciprocal crossing of different generations in interspecific hybrids and replaced backcrosses have been studied. It was shown that crossings between different generations of the hybrids of the same combination were successful only in those cases where the hybrids of the younger generations were taken as the female components and the older generations as male ones. The different generations of replaced backcrosses behaved in the same way.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Withouse H. L. K.* Bot. N. J., 14, 199—216, 1950.
2. *Crowe L. K.* Heredity, 19, 435—457, 1964.
3. *Брюбейкер Дж. Л.* Сельскохозяйственная генетика. М., 1966.
4. *Лундквист А.* Генетика несовместимости. Физиологические и биохимические аспекты несовместимости у растений (сб. переводов). 3—16, М., 1970.
5. *Levis D., Crowe L. K.* Heredity, 12, 2, 233—256, 1958.
6. *Abdalla M. M. F.* Vragen van Landbouwkundige Onderzakinge 748, 1970.
7. *Abdalla M. M., Hermsen J. G. Th.* Euphytica, 21, 1, 32—47, 1972.
8. *McGuire D. C., Rick C. M.* Hilgardia, 23, 4, 101—124, 1954.
9. *Martin F. W.* Genetics, 46, 1443—1454, 1961.
10. *Hardon J. J.* Genetics, 57, 4, 795—880, 1967.
11. *Breubaker H. E.* Heredity, 48, 271—277, 1957.
12. *Pandey K. K.* Nature, 181, 1220—1221, 1958.
13. *Fandey K. K.* Evolution, 14, 98, 1960.
14. *Агаджанян А. М.* ДАН АрмССР, 55, 5, 294—300, 1972.