

НАСЛЕДОВАНИЕ САМОСОВМЕСТИМОСТИ У ВНУТРИВИДОВЫХ ГИБРИДОВ *LYCOPERSICON HIRSUTUM*

А. М. АГАДЖАНЯН

Изучены гибриды F_2 и F_3 , полученные от скрещивания самосовместимой формы *glabratum* дикого вида *L. hirsutum* с самонесовместимой формой того же вида—*hirsutum*. Часть растений в поколении F_2 оказалась самофертильной. Преобладающая часть растений F_2 и все проанализированные растения F_3 были самостерильными. Предполагается, что пыльца, продуцируемая гетерозиготными растениями $S_1 S_1$, имеет единую реакцию, т. е. пыльцевые зерна с аллелем S_1 и S_1 обладают равной возможностью принимать участие в самооплодотворении. Возможно также, что при самооплодотворении гетерозигот $S_1 S_1$ будет функционировать только пыльца с фактором S_1 . Допускается, кроме того, что определенную роль в проявлении реакции самосовместимости—самонесовместимости играет инбридинг.

Ключевые слова: внутривидовые гибриды, самосовместимость, наследование.

Нами ранее [2] было показано, что внутривидовые гибриды F_1 между двумя ботаническими формами *L. hirsutum*—*f. glabratum* и *f. hirsutum* во многих случаях оказываются самосовместимыми. Обычно самосовместимыми при гибридизации самофертильных форм с самостерильными бывают только гибриды, которые возможно получать в обоих направлениях скрещивания. К числу видов, которые проявляют двустороннюю совместимость с близкородственными самонесовместимыми видами и формами, относятся *Nicotiana langsdorfii* [6], *Antirrhinum majus* [10, 11], *Papaver alpinum* [7], *Licium chinense* [12], *Solanum verrucosum* [4, 8, 14], *Solanum pennellii* [9]. В данном случае речь идет о формах, проявляющих одностороннюю несовместимость между собой. В настоящей статье приводятся результаты изучения признака самофертильности-самостерильности у внутривидовых гибридов F_2 и F_3 *L. hirsutum*.

Материал и методика. Опыты проводились в 1975—1977 и 1979 гг. Изучались гибриды F_2 комбинаций скрещивания *glabratum* пр. 7924×*hirsutum* 2021 и *glabratum* пр. 7924×*hirsutum*, пр. 7732 и гибриды F_3 —только первой комбинации. Самосовместимость растений определялась путем искусственного самоопыления заранее взятых под изолятор цветков. Искусственное самоопыление проводилось ввиду падучинного расположения пестиков. В конце вегетации подсчитывались плоды на растениях. Взято некоторое количество плодов для подсчета в них числа семян. Фертильность пыльцы определялась индивидуально у каждого растения на временных препаратах, окрашенных ацетокармином.

Результаты и обсуждение. Гибриды второго поколения. По комбинации *glabratum* вр. 7924×*hirsutum* 2021 гибриды второго поколения изучались в 1975, 1976 и 1979 гг. В 1975 г. исследовано потомство двух самосовместимых растений F_1 (растения 4 и 21). F_2 получено как из семян от искусственного самоопыления, так и из семян от свободного опыления. В целом в F_2 наблюдается заметное понижение плодообразования и появление большого числа самонесовместимых растений. В F_2 , полученном от искусственного самоопыления, на самосовместимость проверено 16 растений (из 17-ти). Из них реакцию самосовместимости проявили только 6. У самосовместимых растений среднее число семян в плодах от самоопыления составило 16,7 (5,0—26,0), а от естественного опыления—41,5 (25,2—62,4). Следует отметить, что самонесовместимые растения обычно бывают малоурожайными. В F_2 от естественного опыления было еще меньше самофертильных растений (из 15-ти проанализированных растений только 3 дали плоды от самоопыления, из которых достоверно самосовместимыми были 2).

В 1976 г. было изучено потомство клона 4, полученное как из семян от искусственного самоопыления, так и естественного опыления. Из семян от искусственного самоопыления выращено 22 растения, из которых 18 было проверено на самосовместимость. 9 растений образовали плоды от искусственного самоопыления. Все 9 растений, по-видимому, самофертильны (из которых 7, давших от 6,8 до 34,7 семян на плод, явно самофертильны, в то время как при естественном опылении этих растений получено 36,5—99,5 семян на плод). Самостерильные растения в основном или бесплодны, или малоурожайны. Совершенно бесплодны 4 непроанализированных растения. Они, вероятно, также самостерильны. Среднее число плодов у самофертильных растений составляло 144,8, а у самостерильных—31,2.

В потомстве из семян от естественного опыления самосовместимость определена у 20-ти растений из 21. Самофертильными оказались 11 растений (9,7—53,1 семян на плод). Остальные 9 растений самостерильны. По-видимому, самостерильно также непроверенное растение, завязавшее всего 1 плод от естественного опыления. Среднее число плодов у самофертильных растений составило 147,7, у самостерильных—60,6.

В 1979 г. изучено потомство 7-ми самосовместимых растений F_1 . F_2 получено только из семян от искусственного самоопыления растений первого поколения. По всем гибридным семьям на самосовместимость проверено 102 растения (из 126). От искусственного самоопыления плоды завязало 41 растение. Осемененность плодов находилась в пределах 0—53,4 семян на плод. Поэтому не все эти растения можно считать самофертильными. Некоторые из них, имеющие бессемянные плоды, а также плоды, содержащие единичные семена, должны быть отнесены к псевдосамофертильным растениям.

Для отнесения растений к самосовместимым или самонесовместимым вычислено в процентах отношение числа семян на плод при само-

опылении к числу семян при естественном опылении (процент самофертильности). К самосовместимым отнесены те растения, которые дали 10 и более процентов самофертильности. (Отметим, что в 1975—1976 гг. почти для всех растений критерием самосовместимости считалась самофертильность более 10%). Таких растений было 26. Однако сделаны некоторые исключения. Как самосовместимое принято одно растение, которое имело всего 7% самофертильности, но отличалось довольно высоким показателем завязываемости плодов при самоопылении (6 от 9 цветков), дав 110 плодов при естественном опылении. В группу самосовместимых включены также 6 частично самофертильных растений, которые при естественном опылении или оказались совершенно бесплодными (2 растения), или образовали малое число плодов (1, 2, 12 и 15), в результате чего у этих растений отсутствует показатель осемененности плодов при естественном опылении. Эти растения (№ 58₈, 62₉, 64₂₂, 64₂₅, 64₃₂, 68₁₂), однако, дали некоторое количество плодов (4,5—50,0%) и семян (4—24 шт. на плод) при искусственном самоопылении. Итого, следовательно, 33 самосовместимых растения. Среднее число семян на плод у 27-ми растений при самоопылении составило 16,0, в то время как при естественном опылении тех же растений — 36,6.

61 растение F₂ было совершенно бесплодно при искусственном самоопылении. Они составили группу полностью самостерильных растений. В группу самостерильных следует включить также 8 псевдосамофертильных растений. Кроме того, есть основание полагать (отсутствие плодов или слабое плодообразование), что значительная часть не проанализированных растений также является самонесовместимой.

Между группами растений обнаруживаются серьезные различия по продуктивности (табл. 1). Самосовместимые растения характеризуются довольно высоким уровнем плодообразования при естественном опылении (кроме двух совершенно бесплодных растений, которые, однако, завязали по одному плоду при самоопылении — от 15 цветков № 62₉ и от 22 цветков № 68₁₂; плоды содержали соответственно 24 и 7 семян). Между тем самонесовместимые растения в основном или совершенно бесплодны, или образовали небольшое число плодов. Исключения составляют семьи № 57 и № 66, где обнаружено достаточно хорошее плодообразование при свободном цветении. Наименьшей продуктивностью отличались растения, не проанализированные на самосовместимость.

Таким образом, подавляющее большинство растений F₂ проявляет реакцию самостерильности. Необходимо отметить, что самостерильные растения в целом обладали довольно высоким уровнем фертильности пыльцы. Следует поэтому полагать, что неспособность к самооплодотворению не вызвана стерильностью собственной пыльцы, а является результатом самонгибирования. Из растений, показавших реакцию самонесовместимости при искусственном самоопылении, фертильность пыльцы определена у 42-х. Из них у 5-ти растений (все по № 66) она составляла 0,3—30%, у 12-ти растений (8 из них относятся к № 66) —

Распределение растений *F. glabratum* var. 7924 *X* *liratum* 2021 по признаку самофертильности—самостерильности. 1979 г. Таблица 1

Номера семей	Число плодов на исходном растении				Всего по семье				Самофертильные растения				Самостерильные растения				Неангазированные растения			
	число растений				из них без плодов				всего плодов				среднее число плодов на растение				число растений			
57	15	6	2	1060	176,7±87,2	2	0	750	375,0	4	2	310	77,5	0	—	—	0	2	—	—
58	28	13	8	290	22,3±11,7	2	0	212	106,0	9	6	78	8,7	2	0	—	2	2	0	0,0
60	92	10	0	385	38,5±14,0	5	0	273	54,6	4	0	89	22,3	1	0	23	0	0	23	23,0
62	127	9	6	29	3,2±1,9	2	1	6	3,0	6	4	23	3,8	1	1	0	0	1	0	0,0
64	238	35	10	1611	46,0±14,9	12	0	1373	114,4	10	3	65	6,5	13	7	173	13,3	7	173	13,3
66	336	40	6	2253	56,3±10,2	6	0	374	62,3	28	4	1835	65,5	6	2	44	7,3	2	44	7,3
68	385	13	4	98	7,5±2,8	4	1	52	13,0	8	3	44	5,5	1	0	2	2,0	0	2	2,0
Всего	126	36	—	50,1±12,2	33	2	—	104,0±41,4	69	22	—	27,1±13,0	24	12	—	7,6±3,9	—	—	—	—

30—60%, у 25-ти—60—98%. Фертильность пыльцы установлена также у 7-ми растений, которые не образовали плодов и семян при обычном принудительном самоопылении, но в табл. 1 отнесены в группу неанализированных растений. У этих растений фертильность составляла: 7,6; 23,0; 28,2; 41,6; 42,5; 64,0 и 88,0% соответственно. Фертильность пыльцы у 20-ти изученных самосовместимых растений составляла 55—97% (преимущественно более 80%).

В 1977 г. было изучено второе поколение гибридов *glabratum* вр. 7924×*hirsutum* вр. 7732. Как было отмечено ранее [2], в F_1 только 1 растение этой комбинации дало плоды и семена от самоопыления. Изучено потомство этого растения от искусственного самоопыления и свободного цветения. В F_2 , полученном от самоопыления, проанализировано 3 растения, из которых только одно оказалось самосовместимым (от естественного опыления завязало 48 плодов). Два самостерильных растения при свободном цветении завязали по одному плоду. В F_2 от естественного опыления изучено 13 растений. Реакция самосовместимости отмечалась у одного растения, давшего от свободного цветения 156 плодов. 7 растений от искусственного самоопыления не образовали ни одного плода (среднее число плодов по этим растениям при естественном опылении составляет 9,7). На 5-ти растениях искусственное самоопыление не проведено, так как взятые под изолятор бутоны к этому моменту опали не раскрывшись. При естественном опылении эти растения оказались совершенно бесплодными. По-видимому, они также должны быть отнесены в группу самостерильных. Среднее число плодов на растении по семье в целом составляло 17,2. Отметим, что эта комбинация характеризовалась невысокой продуктивностью также в F_1 [2].

Гибриды третьего поколения. Гибриды F_3 изучены только по комбинации *glabratum* вр. 7924×*hirsutum* 2021 (1979 г.). Все растения F_3 получены от искусственного самоопыления отдельных растений F_2 одной семьи (№ 67), являющейся в свою очередь потомством клона 4. Гибриды F_3 заметно уступают F_2 по мощности развития и плодообразованию. Однако встречаются и достаточно многоплодные растения, например, в семье № 80. Самостерильны все проанализированные растения F_3 (табл. 2). Вероятно, неанализированные растения также проявили бы реакцию самостерильности. В пользу этого предположения говорит очень слабая продуктивность их. Отметим, что самонесовместимость, по крайней мере для большинства растений, не обусловлена стерильностью собственной пыльцы, так как преобладающая часть растений имела довольно высокий уровень фертильности пыльцы. Например, из 31 растения F_3 , изученного по этому признаку, 4 растения имели фертильность пыльцы 14—32%, 4—43—53%, а 23—66—96%.

Чем объяснить самофертильность F_1 в комбинации *glabratum*×*hirsutum* и возникновение в F_2 , наряду с самосовместимыми, и самонесовместимых растений? Чем, наконец, объяснить, полную самонесовместимость F_3 ? Считается, что у гибридов S_1S_2 , родители которых проявляют

Номера семей	Всего по семье					Самостерильные растения				Неанализированные растения			
	Число плодов на исследуемом растении	число растений	из них без плодов	всего плодов	среднее число плодов на растении	число растений	из них без плодов	всего плодов	среднее число плодов на растении	число растений	из них без плодов	всего плодов	среднее число плодов на растении
71	70	5	4	4	0,8±0,8	5	4	4	0,8	0	—	—	—
73	200	3	0	96	32,0±27,9	3	0	96	32,0	0	—	—	—
76	54	3	2	2	0,7±0,7	3	2	2	0,7	0	—	—	—
78	80	10	5	5	5,2±2,5	8	5	45	5,6	2	0	7	3,5
80	570	19	6	1250	65,8±20,3	7	0	1065	152,1	12	6	185	15,4
Всего	40	17	—	—	20,9±14,0	26	11	—	38,2±28,5	14	6	—	9,5±5,9

двустороннюю совместимость, при самооплодотворении функциональна только пыльца, несущая S_f аллель [4, 5, 9, 12 и др.]. В соответствии с этим все потомство должно быть самофертильным, так как образуются генотипы $S_i S_f$ и $S_f S_i$ в равном количестве. Однако между *glabratum* и *hirsutum*, как известно, имеет место односторонняя скрещиваемость. Ввиду этого предполагается, что самосовместимость полученных гибридов (*glabratum* $\times$ *hirsutum*) может быть связана с взаимодействием s -аллелей. Вероятно, у этих гибридов усиление S_f -аллеля в пыльце или (и) ослабление S_i -аллеля в пестике в состоянии привести к эффекту самосовместимости [2]. Повышение самосовместимости по сравнению с отвергающим родителем ранее обнаружено у межвидовых гибридов *esculentum* $\times$ *hirsutum* и *esculentum* $\times$ *glabratum* [1].

Все растения F_2 , полученные от искусственного самоопыления самофертильных особей F_1 , должны быть самосовместимыми (при условии, что функциональна только пыльца S_f). Самофертильные растения F_2 , давшие начало поколению F_3 , могли иметь генотип $S_i S_f$ или $S_f S_i$. Очевидно, что оба генотипа при самооплодотворении должны привести к возникновению самофертильного потомства.

Однако полученные отношения и в F_2 , и в F_3 не соответствуют ожидаемым. Возможно, под влиянием S_f -аллеля в самооплодотворении принимает участие также пыльца с фактором S_i . Иначе говоря, пыльца гибридов *glabratum* $\times$ *hirsutum* показывает единую реакцию. Это значит, что пыльца с аллелями S_i и S_f имеет равную возможность принимать участие в самооплодотворении. В случае самооплодотворения F_1 и той и другой пылью в поколении F_2 на три самофертильных особи должна быть одна самостерильная. На самом же деле растения F_2 преимущественно самостерильные. Расщепление в F_2 гибридов *glabratum* $\times$ *hirsutum* на самосовместимые и самонесовместимые обна-

ружено также в опытах Мартина [13]. В наших опытах всего изучено 217 растений F_2 . Из них на самосовместимость проверено 182 растения. Из этого количества самосовместимыми были 63 растения, а самонесовместимыми—119. Значительную часть из 35-ти неанализированных растений, по-видимому, также следует относить к самостерильным. Основанием для этого служит то обстоятельство, что подобно многим самонесовместимым растениям неанализированные были бесплодны или малоурожайны. Считается, что слабая урожайность самонесовместимых растений здесь обусловлена относительной бедностью используемых выборок различными аллелями самонесовместимости (S_i).

Если даже допустить, что в самооплодотворении F_1 в основном участвует только S_i -пыльца, то и тогда количество самонесовместимых растений не должно быть больше половины. В действительности же мы обнаруживаем значительный избыток класса самостерильных растений в F_2 , а в F_3 все растения оказываются самостерильными. Возможно, что в F_2 — F_3 не все S_i -несущие растения обязательно оказываются самофертильными. Предполагается, что в определении уровня самосовместимости—самонесовместимости кроме локуса S участвует также остальной генотип гибридов. Допускается, что гибридные растения, имеющие в своем генотипе больше генетического материала *hirsutum*, будут проявлять реакцию самонесовместимости. Очевидно, определенную роль в проявлении реакции самосовместимости—самонесовместимости играет также инбридинг. Можно сказать, что F_2 соответствует первому инбредному поколению, а F_3 —второму. Депрессия инбридинга ранее обнаружена у *glabratum* [3], а *hirsutum* в основном вообще полностью самостериллен и, значит, относится к аутбредным формам. Понятно, что самоопыление гибридов *glabratum*×*hirsutum* приведет к более сильной инбредной депрессии, чем у *glabratum*. Гомогенизация гибридов по рецессивным генам под действием инбридинга, в особенности тех экземпляров, которые генотипически ближе к *L. hirsutum*, будет обуславливать падение плодообразования при естественном опылении и особенно при самоопылении. В результате часть гибридных растений, обладающих аллелем самофертильности S_i , будет проявлять эффект самостерильности. Следует поэтому предположить, что значительное численное превосходство самостерильных растений над самофертильными может иметь место и в случае, когда при самооплодотворении гетерозиготы S_iS_i будет функционировать только пыльца с фактором S_i .

Вследствие указанных причин полученные отношения самофертильных растений к самостерильным будут отклоняться от теоретически ожидаемых.

ԻՆՔՆԱՀԱՄԱՏԵՂԵԼԻՈՒԹՅԱՆ ԺԱՌԱՆԳՈՒՄԸ
LYCOPERSICON HIRSUTUM -Ի ՆԵՐՏԵՍԱԿԱՅԻՆ ՀԻՔՐԻԳՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա. Մ. ԱՂԱՋԱՆՅԱՆ

Ուսումնասիրվել են վայրի տեսակ *L. hirsutum*-ի ինքնահամատեղելի և ինքնաանհամատեղելի ձևերի խաչաձևումից ստացված հիբրիդների երկրորդ և երրորդ սերունդները: F_2 սերնդում բույսերի մի մասը ինքնաֆերտիլ էին: F_2 -ի բույսերի մեծ մասը և F_3 սերնդում անալիզված բոլոր բույսերը ինքնաստերիլ էին: Ենթադրվում է, որ S_iS_f հետերոզիգոտ բույսերի կողմից արտադրվող ծաղկափոշին ունի միատեսակ ռեակցիա, այսինքն S_i և S_f փոշենհատիկները հավասար հնարավորությոն ունեն մասնակցելու ինքնաբեղմնավորմանը: Հնարավոր է նաև, որ S_iS_f հետերոզիգոտների ինքնաբեղմնավորման պրոցեսում կարող է մասնակցել միայն S_f ֆակտորով փոշին: Ենթադրվում է, որ ինքնահամատեղելիության-ինքնաանհամատեղելիության ռեակցիայի արտահայտման մեջ որոշակի դեր ունի նաև ինբրիդինգը:

TSE INHERITANCE OF SELE-COMPATIBILITY IN INTRASPECIFIC
HYBRIDS *LYCOPERSICON HIRSUTUM*

A. M. AGHADJANIAN

F_2 and F_3 hybrids received from crossing between two forms of wild species *L. hirsutum*-self-compatible *glabratum* and self-incompatible *hirsutum* has been studied. A part of plants in F_2 generation has turned to be self-fertile. A prevalent part of F_2 plants and all analysed plant of F_3 have been self-sterile. It is supposed that pollens of heterozygous plants S_iS_f have similar reaction, i. e. the pollen grains with S_i and S_f alleles have equal possibility to participate in self-fertilization. It is possible that under self-fertilization of heterozygotes S_iS_f only the pollen with S_f -factor is functioning. It is supposed that a definite role in self-compatibility-self-incompatibility reaction plays inbreeding.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агаджанян А. М. Генетика, 16, 3, 493—500, 1980.
2. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении. В печати.
3. Навасардян Е. М., Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 31, 8, 862—868, 1978.
4. Abdalla M. M. F. Vulagen van Landbouw kundige Onderracinge, 748, 213, 1970.
5. Abdalla M. M. F., Hermesen J. G. Th. Euphytica, 21, 1, 32—47, 1972.
6. East E. M. Genetics, 4, 341—345, 1919.
7. Faberge A. C. J. Genet., 46, 125—129, 1944.
8. Grun P., Radlowe. Heredity, 16, 2, 137—143, 1961.
9. Hardon J. J. Genetics, 57, 4, 795—808, 1967.
10. Harrisen B. J., Darby L. A. Nature, 176, 982, 1955.
11. Herrmann H. Biol. Zbl., 92, 6, 773—777, 1973.
12. Lewis D., Grove L. K. J. Heredity, 12, 2, 233—256, 1958.
13. Martin F. W. Genetics, 50, 3, 459—469, 1964.
14. Pandey K. K. Amer. J. Bot., 49, 874—882, 1962.