

ХАРАКТЕРИСТИКА ВНУТРИВИДОВЫХ ГИБРИДОВ LYCOPERSICON HIRSUTUM

А. М. АГАДЖАНЯН

Обсуждаются результаты изучения внутривидовых гибридов томата, гетерозиготных по аллелям S_1 и S_2 локуса S . Гетерозиготы S_1S_2 получены от скрещивания *L. hirsutum* f. *glabratum* с *L. hirsutum* f. *hirsutum*. Гибриды F_2 во многих случаях оказываются самофертильными. Предполагается, что эффект самосовместимости у гибридов F_2 *glabratum* × *hirsutum* обусловлен взаимодействием S -аллелей.

Ключевые слова: томаты, внутривидовые гибриды, скрещивание.

Известно, что скрещивания между типичными самосовместимыми (SC) и самосовместимыми (SI) видами удаются только в случае использования самонесовместимых видов в качестве материнского компонента. Когда родительские виды показывают $SI \text{♀} \times SC \text{♂}$ ингибирование, то гибриды, возникающие в обратной комбинации скрещивания, бывают самонесовместимыми. У томатов к таким комбинациям относятся например, *L. esculentum* × *L. hirsutum* и *L. esculentum* × *L. peruvianum*. Известно, с другой стороны, что если родители не проявляют одностороннего $SI \times SC$ ингибирования (в этом случае самосовместимость SC-видов выражена слабее и обозначим их через SF), полученные гибриды оказываются самофертильными, независимо от направления скрещивания. У таких гибридов, имеющих генотип S_1S_2 , в самооплодотворении участвуют только пыльцевые трубки с аллелем S_2 , в то время как S_1 —несущая пыльца отвергается ввиду наличия в тканях пестика идентичного аллеля самонесовместимости.

Однако предполагалось, что в некоторых случаях самофертильные могут оказаться также гибриды, родительские формы которых проявляют одностороннюю несовместимость. В роде *Lycopersicon* наибольшие возможности получения самосовместимых гибридов между самофертильными и самостерильными родителями, по-видимому, имеются при внутривидовом скрещивании *L. hirsutum*. У этого вида две ботанические формы—самосовместимая f. *glabratum* и самонесовместимая f. *hirsutum*—обнаруживают одностороннюю совместимость между собой [3, 6—8, 10]. Очевидно, однако, что в данном случае благодаря близости общего генетического фона *hirsutum* и *glabratum* ингибирование в направлении самонесовместимая ♀ × самосовместимый ♂ выражено не столь сильно, как, скажем, в комбинации *hirsutum* × *esculentum*. Это

было показано в опытах Мартина [7]. Отсюда и шансы возникновения самосовместимых гибридов в комбинации *glabratum* × *hirsutum* в результате возможного, вероятно, даже слабого взаимодействия между аллелями S_1 и S_F .

Материал и методика. Опыты проводились в 1974—1976 и 1978 гг. Изучены гибриды комбинаций скрещивания *glabratum* (образец вр. 7924 по каталогу ВИР) × *hirsutum* 2021, *glabratum* вр. 7924 × *hirsutum* рр. 7732 и *glabratum* вр. 7736 × *hirsutum* вр. 7734. Определялась самосовместимость гибридов и родительских форм. С этой целью брались под изолятор (из калки) нераскрывшиеся цветки и затем через несколько дней вручную опылялись пылью других цветков своего же соцветия. Необходимость искусственного самоопыления диктовалась тем обстоятельством, что столбики значительно выступали над тычиночной колонкой и поэтому своя пыльца могла не попасть на рыльце собственного цветка. В конце вегетации измерялась высота растений и подсчитывалось число плодов. Из некоторого количества плодов извлекались семена для подсчета.

Результаты и обсуждение. По комбинации *glabratum* вр. 7924 × *hirsutum* 2021 в 1974 г. изучено 22 растения. В качестве *glabratum* здесь использованы растения первого инбредного поколения (I_1). Гибриды F_1 проявляют заметный вегетативный гетерозис. По визуальной оценке в середине июля гибриды по мощности превосходили суммарную мощность обоих родителей. По высоте растений, определяемой в конце вегетации, они также превосходили родительские формы (табл.). Наблюдается значительный гетерозис по плодообразованию (табл.), что, вероятно, прежде всего связано с более высоким уровнем завязываемости плодов при естественном опылении по сравнению с *glabratum*. Плоды гибридных растений осеменены нормально.

Таблица
Результаты изучения внутривидовых гибридов F_1 *hirsutum* f. *glabratum* вр. 7924 ×
L. hirsutum f. *hirsutum* 2021, 1974

F_1 и родитель- ские формы	Высота растений, см	Процент завязывае- мости плодов при естественном опылении	Число пло- дов на 1 ра- стение	Число семян в 1 плоде	Процент завязывае- мости плодов при искусственном само- опылении	Число семян на плод при искусственном са- моопылении
<i>Glabratum</i>	187,5 ± 12,1	6,9	145,5 ± 28,3	66,8	19,0	24,4
<i>Hirsutum</i>	233,3 ± 16,2	—	49,7 ± 21,6	40,2	—	—
F_1	264,9 ± 7,1	50,9	233,9 ± 50,5	63,4	45,2	27,3

При обычном самоопылении растений F_1 (заклучение соцветий в изоляторы без дальнейшего самоопыления вручную) не отмечено завязывания плодов (использовано 345 цветков). Между тем при искусственном самоопылении наблюдается довольно высокий уровень самосовместимости, более высокий, чем у самофертильного родителя *glab-*

bratum (табл.). У *glabratum* при самоопылении 29 июля 1974 г. из 8-ми растений плоды завязали только 5 (завязываемость плодов составила 19,0%). Из трех остальных растений, повторно проверенных на самосовместимость 15 августа, завязали плоды еще два (завязываемость плодов 9,1%). Плоды собраны у 6-ти растений, из которых у одного они имели еще незрелые семена, а 5 растений оказались самосовместимыми (24,4 семени в среднем на плод при варьировании 19,0—32,1 шт. на плод). При свободном цветении было получено в среднем 66,8 семян на плод. У гибридов F_1 из 22-х растений на искусственное самоопыление уже 15 июля 1974 г. было поставлено 20 растений. При этом все растения, кроме одного, дали плоды от самоопыления (средний процент завязываемости плодов составил 45,2). Это растение снова было проверено на самосовместимость 13 сентября. Одновременно определена самосовместимость двух неанализированных растений. Все 3 растения образовали плоды от самоопыления (процент завязываемости 25,1). Таким образом, все 22 растения F_1 завязали плоды от самоопыления. Однако плоды были проанализированы только у 16-ти растений. Семена извлечены из плодов 11-ти растений (число семян на плод по растениям 11—55, среднее число 27,3). У 5-ти растений плоды были мелкие, с незрелыми еще семенами. У остальных 6-ти растений плоды от самоопыления, по-видимому, опали в изоляторе на ранних стадиях развития (во всяком случае к моменту анализа этих плодов, в количестве 25 шт., не оказалось). Следовательно, достоверно самосовместимыми можно считать по крайней мере 11 растений.

Осенью 1974 г. 8 растений F_1 *glabratum* × *hirsutum* были отчеркнованы и пересажены в вазоны в теплице. Два растения (91₄ и 91₂₁) были вегетативно размножены и получены клоны 4 и 21. Весной 1975 г. растения были пересажены в поле. Клоны 4 и 21 также хорошо плодоносили и, как исходные растения в 1974 г., оказались самофертильными. Следует отметить, что оба клоны образовали плоды и семена не только при искусственном самоопылении, но и при обычной изоляции цветков. Однако в последнем случае процент завязываемости плодов был небольшим (13,9 и 20,0% против 81,1 и 80,0% при искусственном самоопылении).

По комбинации *glabratum* вр. 7924 × *hirsutum* 2021 в 1976 г. изучено еще 3 растения. В качестве *glabratum* служили растения, полученные от естественного опыления. Все 3 гибридных растения оказались самосовместимыми (при самоопылении дали 21,0, 29,0 и 34,2 семени на плод) и образовали при естественном опылении 410, 18 и 515 плодов соответственно. Таким образом, самофертильными оказываются не только гибриды, полученные с участием растений *glabratum* первого гибридного поколения, но и растений этой формы от естественного опыления.

В 1976 г. изучено также 17 растений F_1 по комбинации *glabratum* вр. 7924 × *hirsutum* вр. 7732. По мощности эти растения превосходили гибриды предыдущей комбинации, но значительно уступали им по пло-

дообразованию. Среднее число плодов на растение составило $46,1 \pm 13,1$, среднее число плодов на растение у *glabratum*— $254,9 \pm 65,0$, у *hirsutum*— $209,6 \pm 42,4$. Плоды гибридных растений, полученные от естественного опыления, осеменены заметно хуже, чем у родительских форм. Среднее число семян в плодах гибридов составляло 58,1, у *glabratum*—100,4, у *hirsutum*—81,5. Ввиду того, что гибридные растения сильно переплелись и повреждались при разъединении, проверка их на самосовместимость проводилась массовым способом, но, по возможности, с охватом всех растений. В итоге от 142-х искусственно самоопыленных цветков завязалось всего 2 плода (на одном растении), давшие 33 семени. По-видимому, кроме этого растения, все остальные были самонесовместимыми.

Комбинация *glabratum* вр. 7736 \times *hirsutum* вр. 7734 изучена в 1978 г. Из 9-ти семян выращено 6 растений. Растения F_1 по урожаю плодов занимают промежуточное положение между родителями. Число плодов у гибридов равно $59,0 \pm 36,4$, у *glabratum*— $122,4 \pm 30,8$, у *hirsutum*— $4,7 \pm 1,9$. Процент завязываемости плодов при естественном опылении (31 июля) составил у гибридов 11,5, у *glabratum*—43,7, у *hirsutum*—2,6. Реакцию самосовместимости проявили 4 растения. Среднее число семян при самоопылении самосовместимых растений составило 13,7. Эти же растения при естественном опылении в среднем дали 33,6 семян. Из двух растений, не показавших реакцию самосовместимости, при естественном опылении одно дало 5 плодов, другое—213.

Таким образом, изучены 3 гибридные комбинации между самофертильным *glabratum* (ввиду близости *glabratum* с видами SF, например, по способности столбиков подавлять рост пыльцевых трубок SC, его S-генотип также обозначается через $S_f S_f$) и самостерильным *hirsutum* (S_i —гетерозиготы). В двух комбинациях растения F_1 в большинстве случаев оказались самофертильными, одна комбинация, по-видимому, была самостерильной.

Чем объяснить самофертильность F_1 в комбинации *glabratum* \times *hirsutum*, показавшей одностороннюю скрещиваемость между родительскими формами? Предполагается, что у гетерозигот по аллелям S_i и S_f имеет место взаимодействие S-аллелей. Ранее было показано взаимодействие между аллелями S_i и S_c и S_f и S_c [1—2]. Считается, что у гетерозиготы $S_i S_f$ эффект самосовместимости мог возникнуть в результате осуществления каждого из двух процессов или обоих процессов вместе: усиления S_i аллеля в пыльце или ослабления ингибирующей функции S_i -аллеля в пестике.

Некоторые данные, имеющиеся в литературе, могут быть также объяснены аналогичным образом. Мартин [8] изучал гибриды F_1 от скрещивания самосовместимой линии *glabratum* (Банос) с самонесовместимой линией *hirsutum* (Каямарка). Комбинация Банос \times Каямарка удавалась только при использовании Банос в качестве пестичного родителя. Автор полагает, что у гибридов доминировала самонесовместимость Каямарки. Однако 57 растений F_1 четко разделились на следующую

шие группы: самосовместимые и несовместимые с пыльной Банос—6 растений, только самосовместимые—9 растений, совместимые только с Банос—2 растения, самонесовместимые и несовместимые с Банос—40 растений. Растения первой группы от самоопыления дали 20,8 семян в среднем на плод, второй группы—13,2. Очевидно, самосовместимые растения (по автору, псевдосамосовместимые) могли возникнуть в результате ослабления отвергающих S_f -аллелей в пестике под влиянием S_f -аллеля и (или) усиления S_f -аллеля в пыльце в результате действия S_f -аллеля. Интересные данные получены тем же автором у гибридов от скрещивания Банос с самофертильной линией *i. hirsutum* (Сурко). Хотя оба родителя здесь самофертильны, скрещивания между ними удавались только при использовании Банос в качестве женского родителя. Обнаружено определенное количество растений F_1 (44 из 105), которые принимали пыльцу Банос, между тем как Сурко отвергал эту пыльцу. Следовательно, под влиянием самофертильного аллеля Банос у гибридов F_1 происходит ослабление ингибирующей функции S -аллелей Сурко.

В исследованиях Абдаллы [4] самосовместимый вид картофеля *Solanum verrucosum* достаточно хорошо скрещивался с самонесовместимыми видами и гаплоидами в качестве женского партнера, в то время как реципрокные скрещивания не удавались. Однако часть гибридных растений F_1 , полученных от скрещивания *S. verrucosum* с самонесовместимыми видами (*S. stenotomum* и *S. gonolocalyx*) и гаплоидами (US-w42 и AH 66-88-14), принимала пыльцу *S. verrucosum*. Аналогичные факты ранее получены в работах Мальхейрос-Гарде [9] и Бука [5]. Можно предположить, что восприятие гибридными растениями F_1 пыльцы самосовместимого родителя становится возможным благодаря увеличению уровня самофертильности у гибридов под влиянием аллеля самосовместимости материнского родителя.

НИИ земледелия МСХ Армянской ССР

Поступило 1.VIII 1980 г.

LYCOPERSICON HIRSUTUM-ի ՆՆՐՏՆՍԱԿԱՆԻՆ ԶԻՐԲԻԳՆԵՐԻ ԲՆՈՒԹՎԱԳԻՐԸ

Ա. Մ. ԱՂԱԶՈՅԱՆ

Հսկվածում քննվում են *S. լոկոսի* S_i և S_f ալելներով հետերոզիգոտ ներտեսակային հիրբիդների ուսումնասիրման արդյունքները: $S_i S_f$ հետերոզիգոտները ստացվել են *L. hirsutum* f. *glabratum*-ի և *L. hirsutum* f. *hirsutum*-ի խաչաձևումից: F_1 հիրբիդները շատ ղեկքերում ինքնաֆերտիլ են: Ենթադրվում է, որ *glabratum* × *hirsutum* F_1 հիրբիդներում ինքնահամատեղելիության էֆեկտը պայմանավորված է S ալելների փոխազդեցությամբ:

THE CHARACTERISTIC OF INTRASPECIFIC HYBRIDS OF
LYCOPERSICON HIRSUTUM

A. M. AGHADJANIAN

The results of study of intraspecific hybrids of tomato, heterozygous by S_i and S_f alleles of S-locus are discussed. The heterozygotes $S_i S_f$ have been received by crossing *L. hirsutum* f. *glabratum* with *L. hirsutum* f. *hirsutum*. Supposition is made that self-incompatibility effect in F_1 hybrid *glabratum* \times *hirsutum* is stipulated by interaction of S-alleles.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 31, 12, 1246—1253, 1978.
2. Агаджанян А. М. Генетика, 16, 3, 493—500, 1980.
3. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 33, 7, 770—773, 1980.
4. Abdalla M. M. F. Vulagen van Landbouwkundige Onderracinge, № 748, 1—213, 1970.
5. Buck R. W. J. Hered., 51, 13—14, 1960.
6. Martin F. W. Proc. Nat. Acad. Sci. US, 47, 6, 855—857, 1961.
7. Martin F. W. Evolution, 17, 516—528, 1963.
8. Martin F. W. Genetics, 50, 459—469, 1964.
9. Mulheiros-Garde N. Agronomia lusit., 21, 19—42, 1959.
10. McGuire D. C., Rick C. M. Hilgardia, 23, 4, 101—124, 1954.