

2. Авакян В. А., Миradян А. А. В сб.: Экспериментальный мутагенез, 4, 8—16, Ереван, 1978.
3. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.—Л., 1935.
4. Дубинин Н. И., Лубинина Л. Г. ДАН СССР, 139, 3, 652—655, 1970.
5. Жуменко А. А., Выборов Д. А., Король А. Б., Андриццико В. К. В сб.: Мутагенез при действии физических факторов, 148—162, М., 1980.
6. Казаченко Н. Р., Маклюк В. Т. В сб.: Адаптация и рекомбинация у культурных растений, 26, Кишинев, 1979.
7. Кулиев Р. А. Сельскохозяйственная биология, 3, 34—40, 1983.
8. Молви В. И. В сб.: Экспериментальный мутагенез у см. растений и его использование в селекции, 79—83, М., 1966.
9. Пыляев В. М., Орлюк А. П. В сб.: Теория химического мутагенеза 141—146, М., 1971.
10. Ремизов Х. Я. Изв. АН СССР, сер. биол., 14, 4, 477—484, 1965.
11. Сарян М. Р. ДАН СССР, 116, 6, 1026, 1957.
12. Семерджян С. И., Гулян А. А., Саакян А. Г. Биолог. ж. Армении, 37, 7, 1984.
13. Турбин Н. В., Володин В. Г., Савченко А. И. В сб.: Экспериментальный мутагенез, 109—115, Минск, 1967.
14. Шкварников П. К. Цитология и генетика, 2, 18—35, 1966.
15. Davies D. R. Heredity, 17, 1, 63, 1962.
16. Gustafsson A. Hereditas, 33, 1—100, 1947.
17. Harland S. C. J. genetics, 34, 1, 153, 1937.
18. Keppler E., Siegest W. Der Luchter, 35, 1—2, 50—56, 1953.

Поступило 8.X 1986 г.

Биолог. ж. Армении, т. 40, № 11, 902—910, 1987

УДК 631.61:575.127.2

ХАРАКТЕР ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ ГИБРИДОВ САМОСОВМЕСТИМЫХ ВИДОВ *LYCOPERSICON ESCULENTUM* И *L. PIMPINELLI-OLIUM* С САМОНЕСОВМЕСТИМЫМ *L. HIRsutum*

А. М. АГАДЖАНИН

НИИ земледелия НИО по производству семян Госагропрома
Армянской ССР, Эчмиадзин

Изучены последовательные поколения (до F_{10}) и замещенные безкроссы гибридов самосовместимых видов *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* с самонесовместимым *L. hirsutum*. Обнаружено существенное отклонение от менделевских схем расщепления. В ряду поколений гибридов практически без расщепления происходит постепенное вытеснение генома самосовместимых видов и замещение его генетическим материалом самонесовместимого вида. Рассмотрен механизм этого явления и образования аллоплазматических гибридов.

Ստուգված է ինքնամատուցելի *Lycopersicon Esculentum* և *L. pimpinellifolium* տեսակների և ինքնանամատուցելի *L. hirsutum* խաչամեծան հետևանքով ստացված խրիդների ճաշարդակին սերունդները (մինչև F_{10}) և բեկրուները: Հաշվարկված է և նախա շեղումներ մեկդիկենյան ճեղքաժորման օրենքներից: ճաշարդակ սերունդներում տեղի է ունենում ինքնամատուցելի տեսակի գենոմների դոման մղում և նրանց փոխարինում ինքնանամատուցելի տես-

սակի գենետիկական նյութով: Քիմարիզան Ան ալա Երևանյի միջաանրագր և անգլո-պլազմատիկ հիբրիդների անոթագրումը:

The successive generations (as much as F_{10}) and replaced backcrosses of hybrids of self-compatible species *L. esculentum* and *L. pimpinellifolium* with self-incompatible *L. hirsutum* has been studied. The essential departure from mendel's schemes of splitting has been discovered. In series of hybrids generations the gradual ousting of genomes of self-compatible species and replacement it by genetic material from self-incompatible species have taken place. The mechanism of this phenomenon and formation of all-plasmatic hybrids has been considered.

Ключевые слова: гибриды томата, фенотипическая изменчивость, замещение генома, аллоплазматические гибриды

Скращивания самосовместимого (SC) вида *L. esculentum* с самонесовместимым (SI) *L. hirsutum* осуществляются довольно легко [3, 6, 7, 11, 15]. Несколько труднее удаются скрещивания, когда вместо культурного томата берутся внешневидные (*L. esculentum* var. *cerasiforme*) и особенно смородиновидные (*L. pimpinellifolium*) формы [3]. При использовании *L. hirsutum* в качестве женской формы и указанных самосовместимых видов — отцовской скрещивания оказываются совершенно безрезультатными, что вполне согласуется с правилом Льюиса и Кроу [9] об $SI \times SC$ подавлении.

Гибриды F_1 между самосовместимыми (S_1S_1) и самонесовместимыми (S_2S_2 , точнее S_2 — гетерозиготы) видами имеют формулу S_1S_2 и в соответствии с характером взаимоотношений между родительскими формами должны быть самонесовместимыми. Действительно, реакция автонесовместимости зарегистрирована у всех проанализированных фертильных $SC \times SI$ гибридов [9—12, 14, 16].

Самонесовместимыми оказались и изученные нами гибриды [1]. Только комбинация *L. esculentum* \times *L. hirsutum* проявила сублетальный некротический эффект [2]. Из всего полиморфного вида *L. esculentum* лишь внешневидные томаты (var. *cerasiforme*) при скрещивании с *L. hirsutum* не дали некротического поражения гибридов. Совершенно витальной была и комбинация *L. pimpinellifolium* \times *L. hirsutum*. Но и в некротических комбинациях высеивалось некоторое количество фенотипически здоровых растений. Эти растения вместе с растениями из витальных комбинаций и испытывались на самосовместимость. В F_2 и в последующих поколениях растений, пригодных для проведения экспериментальных самоопылений, было гораздо больше. Дело в том, что в потомстве некротических растений F_2 примерно половина оказывается фенотипически нормальной. Кстати, и в свободноопыленном потомстве здоровых растений F_2 только половина имеет нормальный фенотип.

Теоретически самонесовместимыми должны быть и гибриды F_2 и всех последующих поколений. И это, легко понять, независимо от способа получения старших поколений: путем ли sibовых скрещиваний, перекрестного опыления ли в пределах выборки растений предыдущей генерации или опыления пылью самонесовместимого родительского вида. В любом случае в полученном потомстве половина растений будет иметь генотип S_1S_1 , а другая половина — S_2S_2 . Оба генотипа, понятно, будут самонесов-

местимыми. В последующих поколениях (легко заметить, что по скорости генотипической перестройки S—генотипов BC₁ эквивалентно F₂, BC₂—F₃ и т. д.) доля S₁S₂ будет все время возрастать [1]. Итак, в непосредственных поколениях гибридов и при замещающих скрещиваниях в норме исключается выход самосовместимых растений. Результаты, суммированные в табл. 1, говорят о безусловном соответствии эксперимен-

Таблица 1. Проявление самосовместимости в ряду поколений и замещенных безкароссов межвидовых SCXS1 гибридов, 1969—1979 гг.

Поколения	Варианты самоопыления	Число растений	Число самосовместимых цветков	Завязываемость плодов, %	Число семян на	
					плод	цветок
<i>L. esculentum</i> (сорт Midseason 427) <i>L. hirsutum</i>						
F ₁	обычное	27	361	0,0	—	0,0
F ₁	искусственное	22	402	0,0	—	0,0
F ₂	обычное	72	971	0,0	—	0,0
F ₂	обычное	8	128	0,0	—	0,0
F ₃	обычное	2	48	0,0	—	0,0
BC ₁ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	обычное	7	167	0,0	—	0,0
BC ₁ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	обычное	9	421	0,0	—	0,0
BC ₁ (F ₂ × <i>hirsutum</i>)	обычное	9	371	0,0	—	0,0
<i>L. esculentum</i> var. <i>cerasiforme</i> <i>L. hirsutum</i>						
F ₁	обычное	33	646	0,0	—	0,0
F ₁	искусственное	64	677	0,0	—	0,0
F ₂	обычное	55	783	0,0	—	0,0
F ₂	искусственное	34	494	0,0	—	0,0
F ₃	обычное	3	150	0,0	—	0,0
F ₃	искусственное	6	146	3,4*	0,0	0,0
F ₃	искусственное	11	114	0,9	22,0	0,2
F ₄	обычное	2	28	7,1	11,0	0,8
F ₄	искусственное	14	247	10,1	10,7	1,1
F ₅	обычное	11	209	0,0	—	0,0
F ₅	искусственное	36	418	2,2	6,9	0,1
F ₆	обычное	8	211	0,0	—	0,0
F ₆	искусственное	23	196	5,1	7,8	0,4
F ₇	обычное	5	71	0,0	—	0,0
F ₇	искусственное	28	250	3,5	7,3	0,3
BC ₁ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	обычное	11	140	0,0	—	0,0
BC ₂ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	обычное	11	200	0,0	—	0,0
BC ₃ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	обычное	10	200	0,0	—	0,0
<i>L. pimpinellifolium</i> <i>L. hirsutum</i>						
F ₁	обычное	1	25	0,0	—	0,0
F ₁	искусственное	58	1089	0,5*	0,0	0,0
F ₂	обычное	44	458	0,0	—	0,0
F ₂	искусственное	12	190	1,6*	0,0	0,0

* Завязавшиеся плоды очень мелкие, без семян и зародышей (чуть разрастаются завязь).

тальных данных теоретическим схемам. Забегая вперед, скажем, что доминирование самонесовместимости здесь не происходит и, следовательно, из поколения в поколение происходит не воспроизведение автостерильности одной и той же степени развития, а постепенное ее усиление.

Гибридные растения F_1 *L. esculentum* × *L. hirsutum* по фенотипу в общем напоминают отцовскую форму, хотя по многим морфологическим признакам и физиологическим свойствам наблюдается промежуточное наследование. Гибриды занимают среднее положение между родительскими видами по таким признакам, как опушенность стеблей, листьев и плодов, число цветков на соцветии, величина и форма цветков, выдвинутость рыльца, величина чашечки по отношению к венчику, цвет листьев, присутствие — отсутствие прицветников и псевдоприлистников, окраска плодов, темпы развития и т. д. Судя по всему, промежуточно наследуется и признак самонесовместимости, хотя фенотипически растения F_1 ввиду большого запаса прочности автонесовместимости у *L. hirsutum* [5] проявляют реакцию автостерильности.

Выше мы уже говорили, что у гибридов SCXS1 отклонение по локусу S от менделевских схем расщепления является неизбежным и пока необратимым процессом. В F_2 таких гибридов, получаемых в результате sibсовых скрещиваний или свободного опыления, вместо соотношений генотипов $1S_1S_1:2S_1S_2:1S_2S_2$ неизменно возникает $1S_1S_1:1S_1S_2$. Таким образом, потомство F_2 дает такое же соотношение генотипов, как если бы оно было получено в результате возвратного скрещивания F_1 на *L. hirsutum*. Эта закономерность носит регулярный характер и до сих пор не имеет исключения. Теория самонесовместимости легко объясняет эти факты. У межвидовых гибридов томата, однако, отклонения от менделевских закономерностей носят более глубокий характер. При сравнительном изучении разных поколений гибридов самосовместимых видов с самонесовместимыми *L. hirsutum* и *L. peruvianum* выяснилось, что в последовательных генерациях происходит вытеснение не только аллеля самосовместимости S_2 , что вполне объяснимо с позиций теории самонесовместимости, но и всего генетического материала самосовместимых видов, например, культурного томата, что уже не поддается объяснению этой теорией. В результате этого наблюдается довольно быстрое восстановление генома самонесовместимого вида. Правда, в цитоплазме материнского самосовместимого вида. Причем вытеснение генома самосовместимых видов было почти столь же стремительным, как и при замещающих беккроссных скрещиваниях гибридов с автостерильным родительским видом.

Фенотипическим выражением «самоочищения» гибридов от генов самосовместимых видов является постепенное увеличение их схожества с самонесовместимой родительской формой *L. hirsutum*. Но прежде чем мы попытаемся проиллюстрировать этот процесс на примере некоторых важных признаков, таких, например, как окраска плодов, окраска и величина семян, период от посева до цветения, самонесовместимость и долголетия, остановимся на особенностях развития генеративной сферы гибридов в трех поколениях.

У растений F_1 *L. esculentum* × *L. hirsutum* все цветки нормальные. Однако начиная с F_2 или первого обратного скрещивания гибридов F_1 с родительской формой *hirsutum* у части растений (здоровых) происходит заметное уменьшение и деформация цветков. У некоторых расте-

ний F_2 , фенотипически больше напоминающих особи F_1 , цветки почти такие же, как в первом поколении, наблюдается только частичное недоразвитие тычинок и других органов цветка. В дальнейших поколениях по мере замещения генома *esculentum* геномом *hirsutum* деформация цветков усиливается и распространяется на большее число растений. Уже в F_3 и F_4 у подавляющей части растений цветки аномальные. Наибольшая деградация воспроизводительной системы, по-видимому, отмечается в поколениях F_4 — F_5 и BC_3 — BC_4 . Деформация цветков выражается в том, что тычинки укорачиваются и сильно утоньшаются, тычиночная колонка становится рыхлой, тычинки сильно расходятся, в верхней части скручиваются и изгибаются в противоположную от рыльца сторону, венчики и тычинки становятся блеклыми. Редукция тычинок особенно сильно сказывается на величине пыльников. Например, по комбинации *Midseason 427* × *hirsutum* после обратного скрещивания гибридов F_4 на *hirsutum* пыльники по своей величине в 3—4 раза уступали таковым растений F_1 . Неполюценность растений с недоразвитыми цветками еще сильнее проявляется в количестве пыльцы. У растений с сильно деформированными цветками наблюдается неравномерное созревание тычинок в пределах цветка, при этом они порой не желтеют, а остаются светло-зелеными и не содержат пыльцы, нередко отсутствуют отдельные тычинки, цветки становятся все более блеклыми и уродливыми. Заметим, что хотя деформация цветков в основном касается андроеца, она затрагивает и другие органы цветка. В частности, заметно редуцируется гинецей и венчик. У растений с недоразвитыми цветками число цветков на соцветии составляет 18—25, в то время как у особей с нормальными цветками их приблизительно 10—15. На этих последних обычно и завязываются плоды. Как правило, у растений с деформированными цветками прицветники-прилистники крупнее, чем у растений с нормальными цветками. Картина, аналогичная описанной, обнаружена и у витальных гибридов, полученных от скрещивания внешневидных и смородиновидных томатов с *L. hirsutum*.

Весьма любопытно, что после пятого поколения гибридов или четвертого обратного скрещивания дальнейшего усиления аномалии роста и развития цветков уже не происходит. Более того, с поколения F_5 начинается процесс постепенной нормализации половой сферы гибридов. И хотя в старших поколениях (в изучено 10 поколений гибридов) все еще встречаются растения с деформированными цветками, нарушения здесь выражены слабо. Несбалансированность F_2 — F_5 и нормализацию процессов развития растений в поздних генерациях хорошо показывают результаты изучения скрещиваемости (табл. 2), пылевой и семенной стерильности и продуктивности (табл. 3) гибридов.

Гибриды F_2 — F_{10} фенотипически весьма близко подошли к нормальным растениям «чистого» *hirsutum*. Это неудивительно, потому что гибридный геном здесь почти целиком состоит из генов *hirsutum*. Уже в BC_4 или F_5 ядро должно иметь только около 3% генов самосовместимого вида, т. е. по существу ни одной целой хромосомы его. А что цитоплазма, изменялась ли она по мере изменения генного соотношения родителей? Если б цитоплазма не изменялась и мы, следовательно, име-

Таблица 2. Скрещиваемость разных поколений гибридов *L. esculentum* var. *cerasiforme* × *L. hirsutum* с отцовским компонентом (линия 2021) и линией вр. 7732 той же дикой формы (цветки не кастрировались), 1975 г.

Поколение	Опыление пылью линии 2021				Опыление пылью линии вр. 7732			
	число цветков	запылилось пестиков, %	число семян из		опылено цветков	запылилось плодов, %	число семян на	
			плод	цветок			плод	цветок
F ₁	62	91,9	41,3	38,0	60	95,0	38,7	36,7
F ₂	70	62,9	26,1	16,4	52	61,5	23,5	14,4
F ₃	66	53,0	20,2	10,7	35	71,4	24,5	17,5
F ₄	32	21,9	4,0	0,9	10	52,5	20,2	10,6
F ₅	55	43,6	13,5	5,9	49	69,4	25,7	18,5

ли бы чистое ядро *hirsutum* в чистой цитоплазме *esculentum*, то несбалансированность в развитии гибридов в ряду поколений, вероятно, должна была усиливаться, как это наблюдалось в известных опытах Михаэлиса [13] по изучению роли цитоплазмы в межвидовых скрещиваниях у *Epilobium*, где введение генов одного вида в цитоплазму другого проводилось в течение 24 поколений обратных скрещиваний. Думается, что нормализация в развитии гибридов после периода дисбаланса, указывает на то, что цитоплазма также подвергалась изменениям: она стала напоминать цитоплазму *hirsutum*. Изменение характерных свойств цитоплазмы *esculentum* могло произойти как под влиянием все возрастающей доли генетического материала *hirsutum* в геноме гибридных растений, так и под воздействием элементов цитоплазмы *hirsutum*, которая, как известно, в небольшом количестве привносится в зиготу через мужские гаметы.

Аналогичная перестройка плазмы *Drosophila littoralis* ядром *D. virilis* в сторону свойств плазмы этого вида обнаружена Сиколовым [8] уже в четвертом обратном скрещивании.

Вернемся теперь к вопросу о наследовании отдельных признаков и последовательных поколениях гибридов. Интересно наследуется окраска зрелых плодов. Гибриды F₁ между красноплодным культурным томатом и зеленоплодным диким видом имеют ярко-желтую окраску плодов. В дальнейших поколениях ожидаемого расщепления по этому признаку не происходит. Гибриды по окраске и величине плодов постепенно приближаются к типу дикого томата. Плоды растений F₂ — зеленовато-желтые, F₃ — желтовато-зеленые, F₄ — почти такие же зеленые, как у дикаря, т. е. идет постепенное «озеленение» плодов, без расщепления.

Постепенное приближение по ряду других признаков (темны развития, выдвинутость рыльца, высота растений, число семян на плод, масса 1000 семян) хорошо видно из данных табл. 3 и 4. А значения таких признаков, как число плодов на растение, всхожесть семян и фертильность пыльцы (табл. 3), указывают, как было отмечено выше, на несбалансированность гибридов F₂—F₃ и BC₁—BC₂.

Таблица 3. Изменение степени выраженности некоторых признаков в ряду поколений и замещенных бекхроссов гибридов *L. esculentum* var. *cerusifolium* × *L. hirsutum*, 1972—1980

Поколения	Число растений	Период «посев-цветение», дни	Выдвигнутость рылец, мм	Высота растений, см	Число плодов на растение	Число семян на плод	Всхожесть семян в парниках, %	Масса 1000 семян, г	Фертильность пыльцы, %
<i>L. hirsutum</i>	127	98.4±2.9	2.50±0.20	185.5±7.5	122.4±42.6	39.0	44.0	0.747±0.026	89.8±0.7
var. <i>cerusifolium</i>	50	58.8±1.2	0.0	114.2±4.2	252.2±14.1	86.8	81.4	1.505±0.027	97.5±0.4
F ₁	88	71.9±1.0	0.75±0.18	200.0±8.4	80.3±19.4	8.3	41.4	1.688±0.026	61.0±3.0
F ₂	98	84.2±1.3	1.42±0.42	205.7±9.9	14.9±6.0	7.0	24.7	1.523±0.022	53.2±4.7
F ₃	48	86.8±2.1	2.90±0.48	192.9±11.9	3.1±1.3	—	27.1	1.158±0.060	23.7±3.7
F ₄	57	90.4±0.7	3.80±0.81	181.8±4.7	1.5±0.5	—	17.6	0.740±0.060	—
F ₅	16	92.8±2.4	—	—	—	—	10.6	—	53.4±4.5
F ₆	10	95.0±5.0	—	—	24.5±22.5	50.5	—	0.812±0.027	49.2±2.8
F ₇	49	95.8±1.5	—	—	—	24.4	16.5	0.695±0.008	73.4±1.9
F ₈	33	102.1±1.7	—	—	25.6±9.1	34.8	12.9	—	—
F ₉	40	97.6±1.8	—	—	38.4±16.8	30.7	17.6	0.631±0.031	—
F ₁₀	112	—	—	—	—	—	31.0	0.751±0.097	—
BC ₁ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	41	83.3±1.4	2.21±0.26	—	5.7±2.1	—	—	—	—
BC ₂ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	44	86.5±1.2	2.90±0.30	—	1.9±0.7	—	—	—	—
BC ₃ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	75	93.1±2.5	4.00±0.33	—	0.2±0.1	—	—	—	—
BC ₄ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	29	104.5±1.6	—	—	0.7±0.4	—	—	—	—

Таблица 4. Изменение степени выраженности некоторых признаков в ряду поколений гибридов и замещенных беккроссов по комбинации *L. esculentum* (сорт *Midseason 427*) × *L. hirsutum*. 1972—1973

Поколение	Число растений	Период «посев-цветение», дни	Выдлинность рыльца, мм	Масса 1000 семян, г
<i>L. hirsutum</i>	127	98.4±2.2	2.50±0.20	0.747±0.028
<i>Midseason 427</i>	40	63.4±1.1	—(0.5—1.0)	3.343±0.041
F ₁	348	75.1±2.2	0.75±0.18	2.478±0.006
F ₂	75	80.0±3.1	1.56±0.48	1.714±0.069
F ₃	59	83.2±2.4	2.05±0.19	2.123±0.103
F ₄	3	86.0±2.0	3.50±1.50	1.653±0.035
BC ₁ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	23	82.5±3.2	1.50±0.30	2.030±0.059
BC ₂ (F ₂ × <i>hirsutum</i>)	14	82.6±0.9	2.21±0.17	1.470±0.010
BC ₃ (F ₃ × <i>hirsutum</i>)	27	87.0±1.3	3.04±0.21	1.306
BC ₄ (F ₄ × <i>hirsutum</i>)	11	86.8±0.4	4.22±0.23	1.129
BC ₅ (F ₁ × <i>hirsutum</i>)	14	87.0±2.0	3.13±0.21	—
BC ₆ (F ₂ × <i>hirsutum</i>)	30	91.7±0.9	4.08±0.17	0.943

Очень четкой является картина изменения величины и окраски семян в последовательных поколениях гибридов и замещенных беккроссов. Мы уже говорили, что в комбинациях скрещивания культивгена с *L. hirsutum* гибридные семена по своей величине занимают промежуточное положение между родительскими видами. В комбинации *sal. cerasiforme* × *L. hirsutum* размеры семян наследуются не аддитивно, а доминантно: они имеют такую же величину (массу), как и семена *sal. cerasiforme* (табл. 3). В чреде поколений, однако, так же как у гибридов с культивгеном, происходит уменьшение размеров семян до их величины у волосистого томата. Что касается окраски, то независимо от комбинации скрещивания семена постепенно приобретают цвет и оттенки семян *L. hirsutum*. У этого вида семена темно-коричневые, гладкие, у обыкновенного томата — серовато-желтые, хорошо опушенные; в F₁ — серовато-коричневые, достаточно опушенные, а уже в F₂ — такие же темно-коричневые, гладкие, как у волосистого томата.

В ряду поколений возрастание сходства гибридов с *L. hirsutum* можно проиллюстрировать и на примере исследования самонесовместимости. В начале статьи было уже отмечено, что в F₁ и во всех последующих поколениях гибриды оказываются самонесовместимыми. И хотя по уровню самонесовместимости, определяемому методом экспериментальных самоопылений, не обнаружены какие-либо различия между разными поколениями гибридов, косвенные показатели со всей очевидностью указывают на то, что ранние поколения, особенно первое, по выраженности автостерильности уступают *L. hirsutum*, и что из поколения в поколение имеет место неуклонное повышение уровня автонесовместимости гибридов вплоть до степени развития признака у автостерильной родительской формы [4]. Следует вместе с тем отметить, что в некоторых случаях в старших поколениях возникают самофертильные мутации. Однако потомки этих растений от самоопыления и свободного опыления целиком или в основном оказываются самонесовместимыми. Следовательно, после самооплодотворения у большинства S₁-мутаций происходит обратная (ревертирующая) мутация к исходному самостерильному типу.

Механизм вытеснения генома самосовместимых видов генетическим материалом самонесовместимых видов, очевидно, заключается в следующем. У отдаленных гибридов, как известно, вследствие существования так называемого явления квазисцепления, ограничивается случайное комбинирование хромосом, что приводит к преимущественному образованию гамет, состоящих в основном из хромосом одного из родительских видов. И поскольку, как мы знаем, мужские гаметы, по типу близкие к самосовместимым видам, выгибрируются, особенно в условиях интенсивной гаметофитной конкуренции при свободном опылении, в самонесовместимых пестиках гибридов происходят постепенное их «самоочищение» от генов самоовместимых видов и замена гибридного ядра геномом самонесовместимых видов. Так образуются аллоплазматические гибриды, совмещающие ядро самонесовместимых видов и цитоплазму видов самоовместимых.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А. М. Докл. АН АрмССР, 55, 5, 294, 1972.
2. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 26, 7, 16, 1973.
3. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 28, 12, 40, 1975.
4. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 31, 12, 1246, 1978.
5. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 39, 2, 138, 1986.
6. Георгиева Р., Молхов Ф. Междувидовая гибридизация на растениях. София, 1964.
7. Жученко А. А. Генетика томатов. 663. Кишинев, 1973.
8. Соколов Н. Н. Взаимодействие ядра и цитоплазмы при отдаленной гибридизации животных. 148. М., 1959.
9. Lewis D., Crowe I. K. Heredity, 12, 2, 233, 1958.
10. Martin F. W. Genetics, 46, 1413, 1961.
11. Martin F. W. Genetics, 56, 3, 391, 1967.
12. McVair D. C., Rick C. M. Hylgardia, 23, 4, 101, 1954.
13. Michaele P. Adv. Genet., 6, 288, 1954.
14. Pandey K. K. Amer. Nat., 102, 927, 475, 1968.
15. Sarcant A. C. Genetics, 43, 4, 502, 1958.
16. Stout A. B. Torrey Bot. Club, Mem., 29, 3, 1, 1952.

Поступило 19.VII 1987 г.

Биолог. ж. Армении, т. 40, № 11, 910—918, 1987

УДК 633.11:623.11.631.523

ВЫВЕДЕНИЕ ВТОРИЧНЫХ ТРИТИКАЛЕ ПУТЕМ ТРИТИКАЛЕВО-ПШЕНИЧНЫХ СКРЕЩИВАНИЙ

С. Х. ГАЛСТЯН-ЗВАНЕСЯН

Из популяций гибридов от скрещивания тритикале (6X и 8X1 с мягкой пшеницей в F_2 выделились тритикалевые фракции, из которых дивергентным отбором в дальнейшем формировался ряд новых тритикалевых форм. С каждой из 18 комбинаций были получены от 3 до 19 изогенных линий тритикале, некоторые из которых характеризовались лучшими хозяйственными качествами. Выявлены также некоторые закономерности формирования.