

уровне мутирования не приводятся, поскольку выявленные нарушения хромосом в основном фрагментационного типа, а количество хромосомных и хроматидных мостов незначительно. Во всех вариантах опыта индуцировались те же самые перестройки, что и в контроле.

Таким образом, АК в зависимости от концентрации вызывает снижение частоты перестроек хромосом у диких видов пшеницы, что позволяет судить о ее антимутагенной активности. Аналогичные данные получены Алекперовым [2—5]. До настоящего времени делались лишь попытки изучения механизма действия АК. Однако полученные результаты не позволяли делать каких-либо конкретных выводов. Формирование мутаций проходит сложный путь, состоящий из ряда этапов, в частности, взаимодействия между мутагеном и ДНК, приводящего к нарушению репликации, репарации, рекомбинации и т. д. Следовательно, теоретически можно ожидать, что эффект антимутагенов может осуществляться на любом этапе мутационного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

1. Авакян Н. Г., Мироян А. А., Авакян В. А. Тез. докл. конф. молодых ученых, 99. Уфа, 1985.
2. Алекперов У. К. Антимутагены и проблемы защиты генетического аппарата, Баку, 1979.
3. Алекперов У. К. В кн.: Успехи современной генетики, 168. М., 1979.
4. Алекперов У. К., Абуталибов М. Г., Ахундова Д. Д. В кн.: Генетические последствия загрязнения окружающей среды, М., 1977.
5. Ахундова Д. Д. Автореф. канд. дисс., Баку, 1973.
6. Мироян А. А., Авакян Н. Г. Изв. с/х наук, 36, 2, 1983.
7. Селимбекова Д. Д. Мат-лы научн. сессии по вопросам генетики и селекции, Баку, 1987.
8. Shaulberger H. J., Vaughan F. F., Kitchert S. L., Witt C. E., Hoffman G. S. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 71, 3, 1461, 1967.

Поступило 8.1. 1988 г.

Биолог. ж. Армении, т. 41, № 6, 1988 г.

УДК 635.64:575.12

СКРЕЩИВАЕМОСТЬ КУЛЬТУРНОГО ТОМАТА *LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL., С *L. HIRSUTUM* HUMB. et BONPL. В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ ДИКОГО ВИДА

А. М. АГАДЖАНЫН, Е. М. НАВАСАРДЯН

Институт земледелия Госагропрома АрмССР, г. Эчмиадзин

Рассматриваются результаты скрещиваемости высокосамосовместимого культурного томата *L. esculentum* с автофертильной (*glabratum*) и автостерильной (*hirsutum*) формами дикого вида *L. hirsutum*, а также с самосовместимым и самонесовместимым растениями линии 2970 (*glabratum*). Отмечена более высокая продуктивная скрещиваемость культивгена с автофертильной формой и автофертильными растениями смешанной линии дикаря. Предполагается, что различия в скрещиваемости преимущественно связаны с действием разных типов аллелей гена S.

Քննարկվում են բարձր ինքնահամատեղելի կուլտուրական տոմատի *L. esculentum* և վայրի *L. hirsutum* տեսակի ինքնաֆերտիլ (*glabratum*) ու ինքնաստերիլ *hirsutum* ձևերի, ինչպես նաև 2970 զծի ինքնահամատեղելի և ինքնասանձամատեղելի բույսերի խաչամեծությունը առաջված արդյունքները: Տեսք է տրվում, որ խաչամեծությունյան արդյունքը կկատարվորեն բարձր է այն դեպքում, երբ սզուադրվում են վայրի ինքնաֆերտիլ ձևը և 2970 զծի ինքնաֆերտիլ բույսերը: Ենթադրվում է, որ դիսոլոդ տարբերությունները հիմնականում կապված են S-գենների տարբեր տիպերի ալելների զործունեության հետ:

The results of crossability of high self-compatible cultivated tomato *L. esculentum* with autofertile (*glabratum*) and autosterile (*hirsutum*) forms of wild species *L. hirsutum* and with self-compatible and self-incompatible plants of line 2970 (*glabratum*), too have been considered. The productive crossability of cultivars with self-fertile form and self-sterile plants of wild mixed line prove to be perceptibly higher. It has been supposed that the differences in crossability are mainly connected with the action of different types of S gene alleles.

Растения томата—междоусовые скрещивания—программная несовместимость.

Комплексе вида *L. hirsutum* включает в себя две формы—автостерильную (S1) *L. hirsutum* (*typicum*) и автофертильную (SF) *L. glabratum*. Обе формы вида в качестве женских компонентов изолированы от типичных самосовместимых (SC) видов подрода *Eulycopersicon* сильными барьерами программной несовместимости. В случае с *L. hirsutum* этот барьер абсолютен. При использовании же формы *glabratum*, точнее наиболее самосовместимой из изученных ее линий—LA 128 из Вало (Эквадор), иногда удается получать семена после опыления пыльцой SC-видов.

Разделительные барьеры обнаруживаются и при изменении направления скрещивания. Когда самосовместимые виды выступают в качестве материнского родителя, а *L. hirsutum*—пыльцевого, скрещивания, хотя и становятся возможными, но осемененность завязавшихся плодов оказывается в достаточной степени ослабленной. При этом относительная продуктивность скрещивания с *L. glabratum* неизменно выше, чем с *L. hirsutum* [6, 12, 13]. Полученные гибриды также характеризуются определенной неполноценностью, особенно те из них, которые образованы с участием типичной формы *hirsutum* [1, 2, 4, 5, 13].

Возникает вопрос, чем обусловлена отмеченная разница в скрещиваемости? Определяется ли она всем геномом форм *hirsutum* и *glabratum* или это есть только результат действия различных аллелей гена S, т. е. аллелей самонесовместимости S_i и аллелей самосовместимости S_r . В настоящем сообщении рассматриваются данные, которые, на наш взгляд, проливают определенный свет на этот вопрос.

Материал и методика. Объектом исследования служили 10 сортов культурного томата *L. esculentum* и 3 линии дикого вида *L. hirsutum*: автостерильная (К-2021), автофертильная (К-вр. 7924) и смешанная (К-2970). Первая из этих линий относится к *L. hirsutum*, остальные две—к *L. glabratum*.

В 1975 г. раннеспелые сорта Ноблар, Мишский ропий 74, *Quedlinburger*, Талалахин 186 с продолжительностью периода от посева до начала цветения 55—61 дней и позднеспелые сорта Притчард, Юбилейный 261, Балтимора и Аргаванди 45 с соответствующим периодом 66—72 дня гибридизировали (материнские формы) с линиями

2021 и 7924. Параллельно осуществляли контрольные внутривидовые скрещивания этих сортов с среднеспелым сортом *Midseason 427*. Цветки для сбора пыльцы брали накануне вечером. В день опыления, утром, пыльцу извлекали из пыльников, тщательно перемешивали и наносили на рыльца кастрированных цветков с помощью стеклянной трубочки от пипетки.

В 1981 г. отдельные растения линии 2970 в качестве отцовской формы в индивидуальном порядке были скрещены с культурным видом (сорт Аргаванди 45). Опыление проводили пинцетом пылью из свежесобранных цветков. Самофертильность растений линии 2970 определяли путем искусственного самоопыления. Ацетокарминовым методом определяли фертильность пыльцы каждого растения-опылителя.

Использовали изоляторы из кальки, для стерилизации — спирт. Для обеспечения чистоты работы цветки, предназначенные для сбора пыльцы, на стадии бутонов брали под изолятор.

Результаты и обсуждение. Результаты скрещивания обеих групп сортов культурного томата (ранне- и позднеспелой) с автофертильной линией 7924 вида *L. hirsutum* и контрольных скрещиваний с среднеспелым сортом своего вида опубликованы ранее [7]. Данные о скрещиваемости этих сортов с самонесовместимой линией 2021 дикого вида приводятся в табл. 1. Для оценки степени скрещиваемости сортов *L. esculentum* с линиями 2021 (*f. hirsutum*) и 7924 (*f. glabratum*) представлены показатели завязываемости плодов, числа семян на плод и цветок, выраженные в процентах к таковым при их сочетании с сортом *Midseason 427* (внутривидовые скрещивания) (табл. 2). Как видно из таблицы, скрещиваемость культурного томата с *f. hirsutum* оказалась заметно ниже внутривидовой скрещиваемости в пределах *L. esculentum*. Гибридизация культурного с *f. glabratum* проходит более успешно, хотя по результатам еще немного уступает контрольному варианту. Разница становится особенно заметной, если брать только группу скороспелых сортов. Так, по признаку числа семян на цветок скрещиваемость с *glabratum* в целом более чем в три раза выше скрещиваемости с *hirsutum*.

В группе позднеспелых сортов разница в скрещиваемости с автофертильной и автостерильной формами *L. hirsutum* не очень заметна. Правда, на общую картину здесь повлияли случайные, как нам представляется, результаты скрещивания с сортом Юбилейный 261, значительно более низкие при сочетании с *glabratum*, чем с *hirsutum*. Примечательно, что в других скрещиваниях этого сорта с *L. hirsutum*, проведенных примерно через месяц в том же году, результаты гибридизации с *f. glabratum* (число семян на плод 102,0, число семян на цветок 21,9) оказались гораздо выше таковых с *f. hirsutum* (число семян на плод и цветок—68,5 и 9,4 соответственно). Все же, даже с учетом сказанного, совершенно очевидно, что поздние сорта культурного томата заметно меньше различаются по степени скрещиваемости с формами *hirsutum* и *glabratum*, чем сорта раннеспелые. Важно вместе с тем подчеркнуть, что данная группа сортов характеризуется относительно более высокой общей скрещиваемостью с обеими ботаническими формами *L. hirsutum*. В литературе также имеются примеры того, что гены родителев в пределах *L. esculentum* оказывают достаточно сильное влияние на скрещиваемость с диким видом *L. hirsutum*. В ра-

Таблица 1. Скрещиваемость ранних и поздних сортов *L. esculentum* с диким видом *L. hirsutum* (линии 2021) и с сортом *Midseason 427* культурного томата

Наименование сорта	Период "посев-теплице", дни	Опыление пылью дикого вида				Опыление пылью культурного томата (контроль)			
		опылено цветков	завязываемость плодов, %	число семян на		опылено цветков	завязываемость плодов, %	число семян на	
				1 плод	1 цветок			1 плод	1 цветок
Нобар	54.7±1.1	30	16.7	2.0	0.3	31	54.5	128.6	70.1
Мисский ранний 71	57.9±0.7	21	20.8	12.5	2.6	32	54.4	131.0	110.2
Quedlinburger	58.3±0.8	32	27.5	12.9	11.2	39	79.5	55.8	44.4
Талалихин 186	60.8±1.2	36	36.1	37.1	13.6	31	71.9	196.9	111.5
Среднее	57.9±1.3	122	40.3±16.3	16.2±7.5	6.9±3.3	135	72.6±16.6	128.1±28.8	91.5±21.4
Юбилейный 261	66.4±1.2	33	69.7	75.4	52.6	25	80.0	178.5	142.8
Призчард	66.2±0.5	21	71.4	97.2	69.4	34	85.3	134.8	115.0
Балтимора	67.7±1.7	33	72.7	135.8	68.8	26	88.5	187.5	163.0
Армянский 45	71.8±1.6	25	76.0	88.3	67.1	29	93.1	155.3	144.6
Среднее	68.0±1.3	112	72.5±11.3	99.2±13.0	72.0±9.7	114	86.7±13.0	164.0±11.9	142.1±10.4
Общее	—	234	56.4±9.7	57.7±17.2	39.5±13.2	250	79.7±11.2	146.1±15.9	116.8±14.6

Таблица 2. Относительная скрещиваемость разных сортов культурного томата с формами *hirsutum* и *glabratum* дикого вида *L. hirsutum* (в процентах к показателям внутривидовой скрещиваемости)

Наименование сорта	Скрещивания с <i>f. hirsutum</i> (линия 2021)			Скрещивания с <i>f. glabratum</i> (линия 7924)		
	завязываемость плодов	число семян на 1		завязываемость плодов, %	число семян на 1	
		плод	цветок		плод	цветок
Нобар	39.6	1.6	0.4	169.4	40.3	67.9
Мисскин ранний 71	24.6	9.5	2.1	109.1	17.6	19.2
Queedlinburger	110.1	22.9	25.2	104.2	1.8	1.8
Талазихни 1а6	50.2	19.0	9.6	115.2	37.2	42.9
Среднее	53.9	13.0	9.4	124.5	24.2	32.3
Кюблеинчи 2:1	87.1	42.2	36.9	83.4	22.1	18.7
Притчард	83.7	72.1	63.3	99.4	59.8	89.3
Балтимора	82.1	72.4	59.6	77.3	64.0	49.5
Аргаванди 45	81.6	56.9	46.4	92.6	83.7	77.5
Среднее	83.6	60.9	50.8	88.2	61.0	59.8
Общее	63.8	37.1	30.1	105.3	44.6	45.9

боте Саванта [13] показано, что из двух сортов—*Pearson* и *San Marzano*,—изученных в отношении скрещиваемости с автофертильной *f. glabratum* (линия *Vapno*) и автостерильной *f. hirsutum* (линия *Chilion*), лучшие результаты получены при использовании сорта *Pearson*. Лучшие же результаты по скрещиваемости с *L. esculentum*, как и в наших исследованиях, показала *f. glabratum*.

Анализ данных показывает, что в общем сорта, хорошо скрещивающиеся с *f. glabratum*, сравнительно лучше гибридизируются и с *f. hirsutum*. Параллелизм обнаружен также между внутривидовой скрещиваемостью в пределах *L. esculentum* и скрещиваемостью культургена с обеими формами дикого вида. Заметим, что параллелизм отмечен и в скрещиваемости *Triticum aestivum* с различными видами семейства злаковых [8, 9, 11, 14].

Рассмотрим теперь результаты скрещивания культурного томата с растениями линии 2970 *L. hirsutum f. glabratum*. Последняя представляет собой уникальную линию, включающую в себя и автофертильные и автостерильные растения, причем примерно в равном соотношении [3]. В скрещиваниях в качестве опылителей принимали участие 10 автофертильных и 12 автостерильных растений. Как показывают данные табл. 3, от опыления кастрированных цветков сорта Аргаванди 45 пылью автофертильных растений по всем изученным признакам (завязываемости плодов, числу семян на плод и цветок) в среднем получены заметно более высокие показатели, чем в случае опыления пылью автостерильных растений. Сразу заметим, что фертиль-

Таблица 3. Результаты скрещивания культурного томата (сорт Аргаванди 45) с автофертильными и автостерильными растениями линии 2970

Комбинации скрещивания	Опылено цветков	Занятость плодов, %	Число семян на 1		Фертильность пыльцы, %
			плод	цветок	
Аргаванди 45 × SF растения линии 2970	79	18.7 ± 0.8	54.5 ± 9.0	16.1 ± 5.4	86.4 ± 3.9
Аргаванди 45 × SI растения линии 2970	94	16.9 ± 4.7	33.7 ± 6.5	6.0 ± 2.1	95.5 ± 1.6
Аргаванди 45 × Аргаванди 45	34	22.5	105.8	21.9	—

ность пыльцы отцовских растений в этих вариантах опыления была примерно одинаковой и достаточно высокой (табл. 3). Вместе с тем следует отметить, что по своей успешности межвидовая гибридизация, даже с участием автофертильных растений дикого томата, значительно уступает внутрисортным скрещиваниям Аргаванди 45.

Таким образом, литературные и собственные данные показывают существование дифференцированной скрещиваемости культурного томата *L. esculentum* и других самосовместимых видов рода с формами *hirsutum* и *glabratum* дикого вида *L. hirsutum*. Чем обусловлена такая дифференциация? Определяется ли она всем генотипом разных форм дикого вида или исключительно связана с действием генов самонесовместимости типа S_1 и S_2 ? Иначе говоря, обязана ли лучшая скрещиваемость самосовместимых видов *Lycopersicon* с *glabratum* по сравнению с *hirsutum* тому, что форма *glabratum* генетически ближе к ним, или она обусловлена ее самосовместимостью? Определенную ясность в этот вопрос вносят результаты изучения скрещиваемости культурного томата с линией 2970. Подобно тому, как культурный томат относительно легче сочетается с SF *glabratum*, чем с SI *hirsutum*, его скрещиваемость с SF-растениями линии 2970 оказывается выше, чем с растениями SI. Естественно допустить, что в противоположность формам *glabratum* и *hirsutum* SF- и SI- растения размножающейся в себе линии должны иметь единый генетический фон. А раз так, то различия в скрещиваемости SI- и SF- растений линии 2970 и, очевидно, SF *glabratum* и SI *hirsutum* с культурным томатом преимущественно должны быть отнесены к аллелям типа S_2 и S_1 .

А каков механизм несовместимости при скрещивании самосовместимых видов томата ($S_c S_c$) с формами *glabratum* ($S_1 S_1$) и *typicum* ($S_1 S_1$) *L. hirsutum*? Если при опылении представителей последнего вида, особенно типичной его формы, пылью самосовместимых видов межвидовая несовместимость проявляется рано и очень сильно и выражается в ингибировании пыльцевых трубок, т. е. до оплодотворения, то в реципрокных комбинациях скрещивания она начинает проявляться, по-видимому, только после сингамии. Известно ведь, что в пестиках $S_c S_c$ конкурентоспособность пыльцевых трубок с аллелями S_1 , S_2 и S_3 одинакова, так как на этих высокосовместимых генотипах

подавления активности S-генов вообще не происходит. Если даже допустить, что в S_1S_2 -цестиках пыльцевые трубки с разными типами аллелей S-гена в действительности имеют неравную активность, то очевидно, что селективным преимуществом будет обладать более конкурентоспособная пыльца с фактором S_1 . Отсюда следует, что наблюдаемые различия в конечных результатах скрещивания в пользу автофертильной популяции *glabratum* и автофертильных растений смешанной линии 2970 не связаны с презиготическим периодом. Основные события, следовательно, разворачиваются после процесса оплодотворения, т. е. реакция несовместимости протекает у зигот и зародышей конституции S_1S_2 и S_1S_1 . Но хотя и в комбинациях SC вида \times *glabratum*, и в комбинациях SC-вида \times *hirsutum* мы имеем дело с постгамной несовместимостью, они, должно быть, различаются между собой по времени возникновения самой реакции несовместимости.

Многое говорит о том, что после опыления самосовместимых видов пылью автостерильной *hirsutum* и автостерильных растений линии 2970 несовместимость наступает гораздо раньше, чем при опылении пылью автофертильной популяции и автофертильных растений смешанной линии. Об этом прежде всего свидетельствует то обстоятельство, что опыления самонесовместимой пылью, как показывают данные, в большей степени снижают завязываемость плодов, чем опыления автофертильной пылью. Низкая завязываемость плодов в комбинациях скрещивания культургена с самонесовместимыми генотипами другого вида, по всей вероятности, есть следствие гибели значительного количества зигот и ранних зародышей, приводящей к преждевременному опадению части завязей. Различия между гибридами с генотипическими формулами S_1S_1 и S_1S_2 заключаются и в том, что у первых элиминирует значительно большее число зародышей, чем у вторых. Об этом говорит тот факт, что в сочетаниях культургена с самонесовместимыми генотипами дикого вида осемененность образовавшихся плодов определению оказывается ниже, чем в сочетаниях с автофертильными генотипами.

Завершая статью, повторим, что при скрещивании культурного томата с SI-формой *typhicum* и SI-растениями линии 2970 дикого вида *L. hirsutum* постгамная несовместимость наступает раньше и проявляется сильнее, чем при использовании автофертильной популяции или автофертильных растений смешанной линии. Важно в этой связи отметить, что на стадии взрослого растения и F_1 и в дальнейших поколениях постзиготическая репродуктивная изоляция проявляется значительно сильнее у гибридов первой группы [1, 3—5].

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 26, 7, 16—23, 1973.
2. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 28, 12, 40—48, 1975.
3. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 38, 2, 131—143, 1985.
4. Агаджанян А. М., Навасардян Е. М. Биолог. ж. Армении, 27, 10, 51—56, 1974.
5. Агаджанян А. М., Навасардян Е. М. Биолог. ж. Армении, 29, 1, 70—74, 1976.

6. Георгиева Р. Род. *Lycopersicon*. Биосистематическое и генетическое исследование. 264. София. 1976.
7. Навасардян Е. М., Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении. 31, 12. 1239—1246, 1981.
8. Рикли Б. В. Генетика. 9. 5. 163—161. 1973.
9. Суриков И. М., Габориленко Т. А., Дунаева С. Е., Киссель И. И., Мазур В. А. Сельскохозяйственная биология, 4. 3—9. 1986.
10. Chmielewski T. Genetica Polonica, 7, 1, 31—34. 1966.
11. Falk D. E., Kosha K. J. Can. J. Gene. and Cytol., 22, 1. 81—88, 1981.
12. Martin F. W. Genetics, 56. 3. 391—98. 1967.
13. Sawant A. C. Genetics, 43, 4. 502—511. 1975.
14. Thomas J. B., Kaltsikes P. Y., Anderson P. G. Euphytica, 39, 1, 121—127, 1981.

Поступило 4 I 1988 г.

Биолог. ж. Армении. т. 41, № 6, 1988 г.

УДК 635.656:612.014.463:581.132:539.06

ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ СОЛЕЙ НА ЗАМЕДЛЕННУЮ ФЛЮОРЕСЦЕНЦИЮ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ

А. Б. АВАКЯН

Институт земледелия Госагропрома АрмССР, г. Эчмиадзин

Показано, что интенсивность замедленной флюоресценции хлорофилла листьев при выращивании проростков гороха в средах с различным содержанием минеральных солей (CaCl_2 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KCl , KNO_3 , KH_2PO_4 , NaCl) в основном зависит от влияния их компонентов на метаболизм растений.

Ցույց է արված, որ տերեւների բուսակների զանգուղհորած լուսարձակման բնույթը և արագության հանրային աղբյուր (CaCl_2 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KCl , KNO_3 , KH_2PO_4 , NaCl) թարրեր պարունակությունը որոշված լուծույթներում սխիստի ծիրերն առկա էին: Հիմնականում կախված է զրանց կոմպոնենտների ազդեցությունից բույսերի մետաբոլիզմի վրա:

It has been shown that the intensity of delayed fluorescence of the leaves chlorophyll during the peas germination in water solutions with various concentrations of mineral salts (CaCl_2 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KCl , KNO_3 , KH_2PO_4 , NaCl) largely depended on the influence of their components on the plants metabolism.

Растения гороха—замедленная флюоресценция хлорофилла листьев—минеральное питание.

ЗФХ листьев растений обусловлена обратимостью процессов в реакционном центре фотосистемы 2 хлоропластов [9, 16]. Возможность применения параметров этого свечения для оценки солеустойчивости растений впервые была предложена Тарусовым с сопр. [4, 11]. После помещения листьев в солевые растворы они отмечали изменение ЗФХ, которое зависело от состава солей и устойчивости растений. Измене-

Сокращения: ЗФХ—замедленная флюоресценция хлорофилла. I—максимальная интенсивность ЗФХ.