

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ САМОСОВМЕСТИМОСТИ У ГИБРИДОВ МЕЖДУ *LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL. И *L. HIRSUTUM* И *GLABRATUM* C. H. MULL.

А. М. АГАДЖАНИ

Институт земледелия Госагропрома АрмССР, г. Эчмиадзин

Гибриды F_1 между самосовместимым (SC) культурным томатом и автофертильным (SF) и автостерильным (SI) растениями дикой *L. hirsutum* f. *glabratum* оказались самосовместимыми. Экспериментальные самоопыления не выявили каких-либо заметных различий в степени выраженности самосовместимости. Они обнаружены только при опылении растений высокосамосовместимой тестерной пылью. Показано, что у гетерозигот S_1S_2 и S_2S_1 возникает реакция межallelельного взаимодействия, вследствие чего ослабляется ингибирующее действие аллелей S_1 и S_2 в пестиках гибридов.

Ինքնահամատեղելի կուլտուրական տոմատը (SC) վայրի *L. hirsutum* f. *glabratum*-ի ավտոֆերտիլ (SF) և ավտոստերիլ (SI) բույսերի հետ խաչասերելիս ստացվել են ինքնահամատեղելի F_1 հիբրիդներ: Փորձատեղան ինքնափռոտմանը չեն բուցահայտել ինչ-որ նշանակալի տարբերություններ ինքնահամատեղելիության արտահայտման աստիճանում: Իրանը հարմարեցվել են միայն բարձր ինքնահամատեղելի տեսակերային ծաղկափռոտ փոշուհիս: Ցույց է տրվել, որ S_1S_2 և S_2S_1 ռետերոզիգոտներում ծագած միջակայսին ռեակցիայի հետևանքով հիբրիդների փրոսեղներում թուլանում է S_1 և S_2 պիլելների ձնշող ազդեցությունը:

The F_1 hybrids between self-compatible (SC) cultivated tomato and auto-fertile (SF) and autosterile (SI) plants of wild *L. hirsutum* f. *glabratum* proved to be self-compatible. Experimental self-pollinations did not reveal any differences in the degree of expression of self-compatibility. They were found only after pollination by pollen of high self-compatible tester. It was shown that in S_1S_2 and S_2S_1 heterozygotes the interaction between alleles was arisen and the inhibiting action of S_1 and S_2 alleles in pistils of hybrids—weakened.

Гибриды томата—тестерная пыльца—межаллельное взаимодействие.

Известно, что гибриды между типичными самосовместимыми (SC) и типичными самонесовместимыми (SI) видами неизменно оказываются самонесовместимыми [1, 2, 6, 7, 9–11]. Исходные скрещивания между этими видами удаются только при использовании SC-видов в качестве пестичных родителей, а SI—пыльцевых. Односторонняя несовместимость подобного рода обнаружена также между SC и умеренно автофертильными (SF) видами. Правда, несовместимость здесь не носит столь строгого характера, как между видами SI и SC [4, 9, 12]. Понятно, что гибриды SC×SF будут самосовместимыми.

В этой связи представляет интерес выяснить поведение гибридов с генотипами S_1S_2 и S_2S_1 , если аллели самонесовместимости S_1 и аллели самосовместимости S_2 будут принесены из одной и той же локальной расы. Получение и изучение подобных гибридов стало возможным по-

сле обнаружения нами в пределах одной линии дикой *L. hirsutum* f. *glabratum* (K-2970) аллелей разных типов гена $S-S_1$ и S_1 . Эта уникальная линия, по всей вероятности, пришла еще только малую часть эволюционного пути от самонесовместимости к самосовместимости [3]. Она характеризуется высокой степенью полиморфизма по самонесовместимости и состоит примерно из равного количества автофертильных и аутостерильных растений.

Материал и методика. В работе изучены индивидуализованные гибриды, полученные от скрещивания культурного томата (сорт Аргаванди 45) с SF^- и SI -растениями дикой *L. hirsutum* f. *glabratum* (линия 2970). В общей сложности проанализировано 9 гибридов культургена с SF^- и 7 гибридов с SI -растениями дикого томата. Все растения F_1 были проверены на автофертильность путем обычного принудительного самоопыления (цветки просто брались под изолятор). Для контроля цветки помечались метками и оставлялись на свободное опыление. Некоторые индивидуализованные гибриды параллельно подвергали искусственному самоопылению (взяты под изолятор цветки через несколько дней вручную еще опыляли пылью с других цветков своего соцветия). Кроме того, растения 4 гибридов (2 с SF^- и 2 с SI -особями линии 2970) в индивидуальном порядке опыляли высокосамосовместимой пылью сорта Аргаванди 45. Для дополнительной оценки по изучаемому признаку проводили реципрокные скрещивания между двумя гибридами, полученными от скрещивания культургена соответственно с SF^- и SI -растениями линии 2970. Для опылений была использована смесь пыльцы, выделенной из равного количества цветков всех растений опылителя. Как в том случае с тестерной пылью сорта Аргаванди 45 опыление проводили через два дня после кастрации.

Результаты и обсуждение. Интересно, что гибриды в целом оказались самосовместимыми, независимо от того, автофертильными или аутостерильными являлись взятые для скрещивания растения дикой формы. Важно также заметить, что оба способа экспериментальных самоопылений не уловили каких-либо заметных различий в степени выраженности автофертильности у различающихся по своему происхождению гибридов F_1 . К примеру, в одном из опытов, где детально изучались 4 гибрида с SF^- и 2 гибрида с SI -растениями, у гибридов обеих групп получились весьма близкие результаты (табл.).

Результаты самоопыления и свободного опыления гибридов F_1 Аргаванди 45х

Промаркиро- вано растений	число цветков	Обычное самоопыление			
		количество расте- ний, проявивших реакцию сам- осовместимости, %	занявша- яемость, плодов, %	число семян на	
				1 плод	1 цветок
Средние данные по 4 индивидуальным гибридам Аргаванди 45					
52	653	57.9	13.1±2.2	7.4±1.0	1.0±0.2
Средние данные по 2 индивидуальным гибридам Аргаванди 45					
23	13	62.3	12.5±3.6	7.1±0.9	1.0±0.1

Адекватность гибридов доказана и по показателям взаимной скрещиваемости их. Так, гибрид № 8, возникший при сочетании Аргаванди 45 с автофертильным растением № 38, линии 2970 (вероятно, име-

ющим, как будет показано позже, генотип S_1S_1). при опылении пыльной гибрида № 24, полученного от скрещивания того же культигена с двустерильным растением № 38₂ дикяря, дал примерно такие же результаты (9 плодовых растений из 11, при средней завязываемости плодов $26,7 \pm 4,8\%$, среднем числе семян на плод и цветок $7,8 \pm 0,3$ и $1,9 \pm 0,4$ шт. соответственно), как и гибрид № 24 в обратной комбинации скрещивания (9 плодовых растений из 13, при среднем значении признаков завязываемости плодов, числа семян на плод и цветок соответственно $19,6 \pm 5,0\%$, $10,3 \pm 2,3$ и $2,0 \pm 0,6$ шт.).

Поскольку, как известно, скрещивания между разными, в том числе и близкородственными, формами обычно оказываются успешными лишь при использовании автостерильных форм в качестве отцовских компонентов, а в случае двусторонних успехов, когда автофертильные формы выступают в роли матерей [5, 8, 13], полученные результаты следует квалифицировать как косвенное свидетельство равноценности гибридов 8 и 24 по выраженности признака автофертильности.

Между тем теоретически следовало ожидать, что эти гибриды должны дать расхождения в количественном выражении самоовестимости. Конечно, первоначальные различия в уровне автофертильности-автостерильности, обнаруженные в пределах линии 2970, в гибридном потомстве с общим материнским родителем должны сглаживаться, но отнюдь не нивелироваться. Оказалось, что такие разрывы действительно существуют, только они ускользнули от наблюдений при прямых измерениях автофертильности. Известные различия между гибридами имели место при опылении высокосамосовместимой тестерной пылью. Они выразились в том, что гибриды с SF-растениями линии 2970, как правило, воспринимали пылью сорта Арзванди 45—материнского компонента гибридов, в то время как гибриды с SI-растениями той же линии—обычно отвергали эту пыльцу или воспринимали ее

линии 2970

Число цветков	Искусственное опыление				Число цветков	Сыпловое опыление			
	количество растений, проявивших реакцию самосовместимости, %	завязываемость плодов, %	число семян на			завязываемость плодов, %	число семян на		
			1 плод	1 цветок			1 плод	1 цветок	

с автофертильными растениями линии 2970

480 88.7 33.6 $\pm$ 5.4 8.8 $\pm$ 1.0 3.3 $\pm$ 0.5 572 71.5 $\pm$ 8.2 19.0 $\pm$ 3.6 15.1 $\pm$ 2.6

с автостерильными растениями линии 2970

196 82.3 32.1 $\pm$ 9.8 7.5 $\pm$ 0.1 2.7 $\pm$ 1.3 235 51.9 $\pm$ 2.9 20.3 $\pm$ 3.0 16.9 $\pm$ 2.7

слабо. Конкретные результаты в цифровом отношении выглядят так. Из 33 растений двух гибридов культигенного вида с SF-индивидами дикого томата, опыленных пылью сорта Арзванди 45, 31 растение (93,9%) проявило реакцию восприимчивости к тестеру, в то время как

из 23 растений двух гибридов культивена с SI-индивидами линии 2970 при возрастных скрещиваниях с культурной родительской формой плодотворные результаты дали лишь 5 (21,7%). Далее, завязываемость плодов при этих скрещиваниях у гибридов первой группы составила 42,8%, число семян на плод—18,3, число семян на цветок—7,8, те же показатели у гибридов второй группы были неизмеримо ниже—4,0; 13,2 и 0,5 соответственно. Это, бесспорно, свидетельствует о более высоком уровне самосовместимости гибридов от SF-растений по сравнению с гибридами от растений SI.

Таким образом, метод тестерной пыльцы позволил получить, хотя и косвенные, но более надежные данные об уровне самосовместимости гибридов культивированного томата с SF- и SI-растениями линии 2970, чем приемы прямой оценки путем экспериментальных самоопылений.

В чем тут дело? Очевидно, что сорт Аргаванди 45 имеет генотип S_1S_1 . Генотипической формулой SF-растений линии 2970 может быть либо S_1S_1 , либо S_1S_2 в то время как ее SI-растения будут иметь только S_2S_2 конституцию. И поскольку в пределах данной линии SF и SI представлены приблизительно с одинаковой частотой, то ясно, что количество автофертильных гетерозигот должно быть значительно больше, чем автофертильных гомозигот. Несомненно, это обстоятельство может помочь уяснить отсутствие более строгих, чем можно было ожидать различий в степени развития самосовместимости у гибридов от SF- и SI-растений линии 2970. Ведь в гибридном потомстве гетерозиготных автофертильных растений половина потомков будет иметь тот же S-генотип, что и потомки от автостерильных растений. Следовательно, если бы в скрещиваниях с культурным томатом в качестве автофертильных растений линии 2970 были использованы одни только гомозиготы S_1S_1 , то показатели самосовместимости гибридов с SF- и SI-растениями, бесспорно, не были бы такими близкими. Анализ данных с этих позиций позволяет понять и то, почему реципрокные скрещивания между гибридом № 8 (от SF-растения линии 2970) и гибридом № 24 (от SI-растения дикаря) не уловили заметных различий в уровне их самосовместимости. Предполагается, что автофертильное растение линии 2970, участвовавшее в получении гибрида № 8, было гетерозиготой S_1S_2 . Однако есть основания думать, что это не единственная и даже не главная причина. Дальнейшие исследования показали, что гибриды культивена с SF- и SI-растениями дикого томата, давшие в первом поколении при экспериментальных самоопылениях близкие результаты по показателям, в совокупности определяющим общий уровень автофертильности, в поколениях F_2 и F_3 проявили существенные различия в степени выраженности этого признака. Вероятные причины этого феномена рассматриваются в отдельном сообщении.

Нет ничего удивительного в том, что гибриды Аргаванди 45 с SF-растениями линии 2970 проявляют реакцию самосовместимости. Но почему самосовместимыми оказываются и гибриды с SI-растениями? Ведь из представлений Льюиса и Кроу [7] о том, что все гибриды растений с гаметофитным контролем самонесовместимости, к которым относятся и томаты, характеризуются независимым действием S-аллелей,

вытекает, что у гетерозигот S_1S_2 , каковыми являются гибриды культурного томата с S_1 -растениями линии 2970, экспрессивность S_1 -аллелей не должна быть ослаблена, а значит они должны проявлять самонесовместимость такой же степени, как если бы они находились в гомозиготном состоянии или в паре с другими аллелями самонесовместимости. Согласно той же концепции, гибриды между культурным томатом и SF -растениями линии 2970 по уровню своей самосовместимости должны соответствовать самосовместимости исходных автофертильных растений дикаря, а не превосходить их.

Ранее нами было показано [1, 2], что у гетерозигот S_1S_2 и S_1S_3 , полученных от скрещивания культурного томата с разными формами и видами *Lycopersicon*, возникает реакция взаимодействия между аллелями разных типов, вследствие чего ослабляется ингибирующее действие аллелей S_1 и S_2 на пестиках, и, наоборот, усиливается активность аллелей S_2 на пыльце. И хотя в результате этого гибриды $SCXS_1$ по силе самонесовместимости уступают автостерильным родительским формам, все же фенотипически реакция самонесовместимости у них оказывается не нарушенной. У гетерозигот же S_1S_2 , где источником гена самонесовместимости является менее активный фактор S_1 линии 2970 (а не то, что S_1 -аллели у этого томата по своей функциональной активности действительно уступают S_1 -аллелям австральной самонесовместимой формы *tyricum* вида *L. hirsutum*, помимо всего прочего, указывает и сам факт совместного существования в составе линии 2970 аллелей автостерильности и автофертильности), известное его ослабление будет достаточным, чтобы гибриды оказались самосовместимыми. Точно так же благодаря нарушению индивидуального действия S -аллелей у гетерозигот S_1S_2 самосовместимость гибридов оказывается много выше самосовместимости FS -родительских растений, а потому они отличаются довольно хорошей восприимчивостью к пыльце культурного вида. Таким образом, ни ген S_1 , ни ген S_2 в одинарной дозе, т. е. в сочетании с S_2 -геном, полностью не проявляют себя. Это означает, что гетерозиготам по разным типам S -аллелей свойственны иные закономерности функционирования генов несовместимости, нежели те, которые характерны для «чистых» самонесовместимых видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А. М. Биол. ж. Армения, 31, 12, 1246—1253, 1978.
2. Агаджанян А. М. Генетика, 16, 3, 493—500, 1980.
3. Агаджанян А. М. Биол. ж. Армения, 38, 2, 134—143, 1985.
4. Chmielewski T. Genetica Polonica, 7, 1, 31—39, 1966.
5. Crowe L. K. Heredity, 9, 3, 293—322, 1955.
6. Haddon J. J. Genetics, 37, 4, 795—808, 1967.
7. Lewis D., Crowe L. K. Heredity, 12, 2, 233—256, 1958.
8. Martin F. W. Genetics, 30, 3, 459—469, 1964.
9. Martin F. W. Genetics, 36, 3, 391—398, 1967.
10. McGuire D. C., Rick C. M. Hilgardia, 23, 4, 101—124, 1954.
11. Pandey K. K. Amer. Nat., 102, 927, 457—469, 1969.
12. Rick C. M. Amer. J. Bot., 43, 9, 687—695, 1956.
13. Takahashi H. Jap. J. Genet., 49, 4, 247—254, 1974.

Поступило 4.III 1987 г.