

Факт увеличения содержания суммарных фосфолипидов в хроматине печени крыс при индукции находится в полном соответствии с тем обстоятельством, что при старении параллельно снижению транскрипционной активности генома происходит уменьшение количества общих фосфолипидов в хроматине печени [9].

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алесенко А. В. В кн.: Биохимия липидов и их роль в обмене веществ. Под ред. С. Е. Северина. 4—16. М., 1981.
2. Вардеванян П. О., Тирацунян С. Г., Галстян Р. Г., Шибид Г. Х., Давтян М. А. Вопросы мед. химии, 1989 (в печати).
3. Геворкян Э. С., Явроян Ж. В., Паносян Г. А. Укр. биох. журн., 57, 4, 78—81, 1985.
4. Геворкян Э. С., Явроян Ж. В., Паносян Г. А. Укр. биох. журн., 59, 5, 87—90, 1987.
5. Давтян М. А., Вардеванян П. О., Тирацунян С. Г., Шибид Г. Х. Биохимия, 52, 5, 737—742, 1987.
6. Давтян М. А., Вардеванян П. О., Тирацунян С. Г., Шибид Г. Х. Биолог. журн. Армении, 11, 1, 38—45, 1988.
7. Карагезян К. Г., Овсепян Г. А., Демин Ю. М., Овсепян Л. М. Нейрохимия, 7, 3, 397—404, 1988.
8. Левитина М. В. Успехи современной биологии, 80, 1, 57—70, 1975.
9. Никитин В. Н., Полова Л. Я., Лоборнева Л. И. В кн.: Актуальные проблемы возрастной физиологии и биофизики. 32—36. Киев, 1979.
10. Folch S., Lees M., Stanley G. A. J. Biol. Chem., 226, 497—509, 1957.
11. Goureau M. F., Rankin S. Bull. Soc. Chim. Biol., 52, 941—948, 1970.
12. Hoveyan G. A. and Karageuzyan K. G. ISI—JOCSS World Congress, Tokyo, 360, 1988.
13. Murray D. K., Ruhmen—Weanhold A. R., Nelson D. H. Endocrinology, 105, 774—777, 1979.
14. Nelson D. H., Weanhold A. R., Murray D. K. J. Steroid Biochem., 14, 321—325, 1981.
15. Umansky S. R., Kovalev Y. S., Tokarskaya V. I. Biochim. Biophys. Acta, 39, 242—247, 1975.

Поступило 28.IV 1989 г.

Биолог. ж. Армении, № 9—10. (42). 1989

УДК 631.523:575.127.2

### ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ТОМАТА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ САМОФЕРТИЛЬНОСТИ РОДИТЕЛЬСКИХ ФОРМ

А. М. АГАДЖАНИЯН, Е. М. НАВАСАРДЯН, К. С. АДАМЯН

Институт земледелия Госагропрома АрмССР, г. Эчмиадзин

В поколениях гибридов культурного томата с дикой *Lycopersicon hirsutum f. glabratum* установлена зависимость формообразовательного процесса от уровня самосовместимости исходных растений дикаря. Наибольший размах фенотипической изменчивости и самый высокий выход хозяйственно-полезных форм наблюдаются в потомствах гибридов, полученных с участием автофертильных растений дикого томата.

Մշակված սոմատի և վայրի *L. hirsutum* f. *glabratum*-ի խաչակրուծից ստացված ճիբրիդային սերունդներում բացահայտվել է ձևադրսցման սրտցւեր կախմտ-տուժյունը վայրի տեսակի էլանչուժային բույսերի ինքնաֆերտիլության մակարդակից: Ամենամեծ ֆենտուրային փոփոխութունները և տեստասպես-օգտակար ձևերի ամենամեծ էլրը գրանցվել են վայրի սոմատի ինքնաֆերտիլ բույսերի մասնակցությանը ստացված ճիբրիդային սերունդներում:

In generations of hybrids of culture tomato with wild *L. hirsutum* f. *glabratum* it has been established the dependence of formation process on the level of original plant's autofertility of wild form. The greatest swing of phenotypic changeability and the highest exit of economically-useful forms are found in progenies of hybrids, obtained with the participation of autofertile plant of wild tomato.

Межвидовые гибриды томата—формообразовательный процесс—самосовместимость—окраска плодов.

Известно, что у гибридов первого поколения от скрещивания культурного томата с дикими зеленоплодными видами проявление многих признаков заметно отклоняется в сторону дикого вида [7, 8]. Существенное влияние на характер расщепления в последующих поколениях оказывает система размножения скрещиваемых видов. Так, например, гибриды, полученные от скрещивания самосовместимого культурного томата с диким самонесовместимым видом *L. hirsutum* также самонесовместимы. В последующих поколениях у них происходит спонтанное замещение генома культурного вида геномом дикого, вследствие чего усиливается проявление признаков отцовского родителя [2]. В таких случаях широкий формообразовательный процесс наблюдается при беккроссировании гибридов  $F_1$  на культурный вид [7—9]. Когда же и скрещиваниях с культургеном участвуют дикие самофертильные формы, такие, например, как *L. hirsutum* f. *glabratum* и *L. pennellii* и *Solanum pennellii*), полученные гибриды характеризуются более широкой генетической изменчивостью и среди них уже встречаются типы, близкие к культурному томату [1, 5, 6].

В настоящем сообщении приведены результаты изучения фенотипической изменчивости и продуктивности в ряду поколений гибридов, полученных от скрещивания культурного томата с различными образцами самофертильной разновидности *L. hirsutum* f. *glabratum*.

**Материал и методика.** Объектом исследования служили три поколения гибридов, полученных от скрещивания сорта *Midseason 427* с автофертильной линией 7924 дикого томата *L. hirsutum* f. *glabratum* и пять—от скрещивания сорта Арзаванди 45 с линией 2970, представляющей как самофертильными (SF), так и самонесовместимыми (SI) растениями.  $F_1$  получено опылением кастрированных цветков соответствующих сортов культурного томата смесью пыльцы группы растений линии 7924 и пыльцой с отдельных растений линии 2970. Гибридные растения всех поколений подвергались принудительному самоопылению. Для получения  $F_2$  и последующих поколений использовали семена как от самоопыления, так и от свободного опыления. Проводили феконвалюдения и описание растений. В конце вегетации подсчитывали количество завязавшихся плодов, отмечали их окраску и величину.

Исходные формы существенно различаются по многим морфологическим признакам. Сорта культурного томата имеют крупные, жесткие, темно-зеленые листья без

ложноприлистников, соцветия без прицветников, цветки с коротким невыступающим столбиком, плоды многокамерные, красивые, диаметром 5—6 см. Образцы дикого томата—крупные растения с тонкими, разветвленными, частично полегающими стеблями. Листья светло-зеленые, с ложноприлистниками, соцветия с прицветниками, цветки с выступающим до 1—2 мм столбиком, плоды темно-зеленые, двухкамерные, в диаметре 1—2 см.

*Результаты и обсуждение.* Гибриды  $F_1$  от скрещивания культурного томата (сорт *Midseason 427*) с линией 7924 представляют собой крупные жизнеспособные растения, значительно превосходящие по мощности родительские формы. Листовые сегменты как у *glabratum*, но значительно крупнее, имеются ложноприлистники. Соцветия с прицветниками, величина цветков промежуточная, рыльце выступает над концом тычиночной колонки, но меньше, чем у *glabratum*. Плоды ярко-желтые, 2—3-камерные, 1,5—2,5 см в диаметре. По количеству завязавшихся плодов гибриды существенно превосходят исходные формы. Так, среднее число плодов на растение у гибридов  $F_1$  составило 266,2, тогда как у дикого томата—135,1, а у материнского сорта—30—40. Предполагается, что интенсивное плодообразование у гибридных растений, обусловленное, в частности, их мощностью, связано также с усилением самосовместимости по сравнению с *glabratum* [3].

Среди гибридов второго поколения большого фенотипического разнообразия не отмечено. В большинстве случаев проявление многих признаков носило промежуточный характер с некоторыми отклонениями в сторону одного из родителей. Из 47 изученных гибридов  $F_2$  значительную часть (18 растений) составляли растения типа  $F_1$ —мощные, толстостебельные, высокорослые, с широкими листьями, средними или крупными цветками, обычно хорошо плодоносящие. Другая группа растений (5 растений) по мощности значительно уступала растениям типа  $F_1$ , это более нежные, с мелкими или средними цветками растения, относительно плохо плодоносящие. Растений с признаками, приближающими их к культурному томату, было всего три. Это небольшие растения со сравнительно крупными (2,5—3,5 см в диаметре) и более интенсивно окрашенными плодами. Отмечено также появление растений с тонкими и гибкими стеблями, сильно- или слабоветвящимися. Листья у них очень узкие, с мелкими долями, цветки небольшие, бледные, иногда со слаборасходящимися тычиночками. Как правило, такие растения плохо плодоносили, окраска плодов в основном зеленая или желто-зеленая.

Окраска плодов у растений  $F_2$  в большой степени зависела от уровня их самосовместимости. Известно, что по самосовместимости гибриды *L. esculentum* × *L. hirsutum* f. *glabratum* значительно превосходят дикую форму, но не достигают уровня таковой у культурного томата, о чем свидетельствует безрезультатное, как правило, опыление гибридных растений пыльцой *L. esculentum* [11]. Однако, по нашим данным, растения  $F_2$  по реакции на самосовместимость и совместимость с пыльцой культурного томата четко разделились на три группы: 1—самосовместимые и совместимые с культурным; 2—самосовместимые, но несовместимые с культурным; и 3—самонесовместимые и несовместимые с

культигеном. Очевидно, что наиболее автофертильными являются растения первой группы. Так вот, окраска и величина плодов на растениях  $F_2$  в большой степени зависела от того, к какой группе самосовместимости они относятся. Растения первой, наиболее самосовместимой, группы имели сравнительно более крупные и более интенсивно окрашенные плоды. Окраска плодов у них варьировала от оранжево-бурой до желтой. Во второй группе растений окраска плодов менее интенсивная—желтая, лимонная, желто-зеленая, зеленая. Растения третьей группы образовали только светло-желтые и зеленые плоды. Обнаружена также тесная связь между уровнем самосовместимости растений и их плодообразовательной способностью. Так, в условиях свободного опыления число плодов на растение в первой группе составило 225,4, второй—177,0 и третьей—только 19,6. В среднем этот показатель для растений  $F_2$  был равен 113,2. Таким образом, по продуктивности  $F_2$  более чем в 2 раза уступает гибридам  $F_1$ .

Третье поколение гибридов было представлено потомством от самоопыления и свободного опыления трех растений I группы, трех растений II группы и свободного опыления двух растений III группы. В общей сложности проанализировано 167 растений, из которых плодоносило только 104. Количество завязавшихся на растениях плодов составляло от 1 до 70 и лишь у пяти растений—свыше 100. При этом не отмечено какой-либо зависимости продуктивности семей  $F_3$  от уровня самосовместимости исходных растений  $F_2$ . Среднее число плодов на растение в различных семьях  $F_3$  составило всего 3,7—13,0% от продуктивности гибридов  $F_1$ . Бесплодные растения, в единичном количестве появляющиеся в  $F_2$  и  $F_3$  достигают 23,3—60,6%. Такое резкое понижение продуктивности гибридов, несомненно, является следствием геномного и плазмемного несоответствия скрещиваемых видов.

Анализ 81 растения  $F_3$  в аспекте проявления морфологических признаков родительских форм показал, что большая часть (45) растений фенотипически относилась к промежуточному типу, одно растение имело тип культурного томата, 8 растений—промежуточные с уклоном к культурному типу, а у остальных растений (27) преобладали признаки дикого томата. Определенная зависимость от уровня самосовместимости исходных растений  $F_2$  проявилась по признаку окраски плодов. Оказалось, что в  $F_3$  наиболее широкий спектр по этому признаку выявлен в потомстве растений первой группы. Здесь выщепились растения с красными, розовыми, оранжевыми и желтыми плодами. В потомстве растений двух других групп спектр окраски плодов был значительно уже—желтые, желто-зеленые, зеленые. Таким образом, полученные результаты дают основание предположить, что чем больше выражена самосовместимость гибридных растений, тем выше возможность выщепления в их потомстве растений типа культурного томата.

Для более подробного исследования закономерностей формообразовательного процесса в чреде поколений гибридов в зависимости от уровня самосовместимости родительских форм были использованы гибриды культурного томата (сорт Аргванди 45) с линией 2970. Эта линия, как уже сказано, состоит из SF- и SI-растений и характеризуется

сильным полиморфизмом по степени самонесовместимости [6]. Как и у предыдущей комбинации, растения  $F_1$  в основном были очень мощными, хорошо плодоносящими, однако часть их характеризовалась гибридной депрессией в форме некроза [4]. Окраска плодов здоровых растений  $F_1$  ярко-желтая, независимо от того, получены они с участием SF- или SI-растений дикаря. А вот в  $F_2$  обнаружались существенные различия в поведении гибридов. Было изучено 14 семей  $F_2$ , представляющих потомство  $F_1$ , от SF-растений линии 2970, и 15 семей  $F_2$ —от SI-

Таблица 1. Распределение растений  $F_2$  Аргаванди 45×линии 2970 по окраске плодов в зависимости от автофертильности исходных особей дикого томата.

Всего растений	Число плодonoсящих растений	Из них с окраской плодов													
		красной—красно-желтой		розовой—желто-розовой		оранжевой—оранжево-желтой		желтой—желто-зеленой		белесой		зеленой—светло-зеленой		зеленой (незрелые плоды)	
		шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
гибриды сорта Аргаванди 45 × SF-растениями линии 2970															
231	175	21	12,0	11	6,3	25	14,3	51	29,1	1	0,6	26	14,9	40	22,9
гибриды сорта Аргаванди 45 × SI-растениями линии 2970															
226	153	1	0,7	5	3,3	19	12,4	30	32,7	11	7,2	42	27,5	25	16,3

растений. Как показывают обобщенные данные, представленные в табл. 1, фенотипическое разнообразие по признаку окраски плодов у гибридов первой группы более широкое, чем у гибридов второй группы. В общем в семьях от SF-растений линии 2970 было описано 18 оттенков окраски плодов, а в семьях от SI-растений—только 10. По данным таблицы видно также, что в первой группе значительно выше и доля растений с интенсивно окрашенными плодами. Выявлена также прямая связь между величиной и окраской плодов гибридов (табл. 2) У растений с наиболее интенсивно окрашенными плодами последние преимущественно бывают и более крупными.

Следовательно, если в поколениях гибридов SC×SI, по сути дела, не имеет место расщепление по окраске плодов, не говоря уже о выщеплении гомозигот  $S_c S_c$  [2], то в потомстве гибридов SC×SF имеются не только реальные возможности возникновения высокосамосовместимых  $S_c$ -гомозигот, но и выхода хозяйственно-ценных форм. Об этом свидетельствуют и результаты изучения последующих поколений гибридов Аргаванди 45×линии 2970, которые были получены путем дисруптивного отбора. В одном случае отбор проводился на тип культивируемого вида. Исходные растения линии 2970 были SF. Для отбора использованы растения  $F_2$  с красными и оранжевыми плодами. В итоге, выделенные в  $F_2$  растения оказались очень близкими к сорту Аргаванди 45, имели красные или оранжевые слабоосеменные плоды диаметром от 3—4 до 7—8 см, нормальные цветки, но несколько мельче, чем у исходного сорта. При отборе в этом направлении восстанавливается и репродуктивная способность растений. Так, в  $F_1$  плодоносили все здоровые рас-

Таблица 2. Распределение растений по признакам окраски и величины плодов в F<sub>2</sub> Аргаванди 45Xлиния 2970.

Окраска плодов	Диаметр плодов, см										Всего растений	
	0.5-0.9	1.0-1.4	1.5-1.9	2.0-2.4	2.5-2.9	3.0-3.4	3.5-3.9	4.0-4.4	4.5-4.9	5.0-5.9	шт.	%
Красная — красно-желтая			1		1	9	3	7	3		27	8.7
Розовая — желто-розовая			3	4	5	4	1	2	1	3	20	6.4
Оранжевая — оранжево-желтая		2	6	18	10	7	1	2			46	14.7
Желтая — желто-зеленая	2	33	38	29	13	9	2	2			128	41.0
Зеленая — светло-зеленая	1	14	14	11	3	1					44	14.1
Зеленая (незрелые плоды)	5	20	7	13	1	1					47	15.1
<b>Всего</b>	<b>шт.</b>	<b>8</b>	<b>69</b>	<b>69</b>	<b>75</b>	<b>33</b>	<b>31</b>	<b>7</b>	<b>13</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>312</b>
<b>растений</b>	<b>%</b>	<b>2.6</b>	<b>22.1</b>	<b>22.1</b>	<b>24.0</b>	<b>10.6</b>	<b>9.9</b>	<b>2.2</b>	<b>4.2</b>	<b>1.3</b>	<b>1.0</b>	

тения, в  $F_2$  (потомство от SG-растений дикаря, табл. 2)—75,1%, из 35 растений  $F_2$ —37,1%, а из 60 растений  $F_4$  и 46 растений  $F_5$ —уже 80,0 и 73,9% соответственно.

В другом случае отбирались экземпляры, близкие к типу дикого томата. Исходные растения линии 2970—SI. Для отбора использованы растения  $F_2$  с желтыми и светло-желтыми плодами. У растений  $F_2$  цветки в основном яркис, нормальные, но имелись и бледные, слабдеформированные. В  $F_4$  почти у всех растений были очень мелкие, бледные, деформированные цветки. Плоды зеленые, диаметром 1—2 см, и основном с недоразвитыми семенами. В этом ряду поколений число плодоносящих растений в  $F_2$  составило 67,6%, в  $F_3$  из 16 растений плодоносили 6, а в  $F_4$  из 47 растений—лишь 2. Как видим, отбор в направлении дикой формы ведет к сильной депрессии генеративной сферы. Следовательно, восстановление генома культурного томата в цитоплазме своего вида идет менее болезненно, чем замещение генома культурного геномом дикаря, приводящее к возникновению аллоплазменных форм.

Таким образом, самофертильные аллели шкого вида обеспечивают как большой размах формообразовательного процесса в поколении  $F_2$ , так и значительно больший выход тех фракций растений, которые ближе стоят к культурному типу. А это в конечном счете означает, что, используя явление внутривидового полиморфизма по степени перекрестноопыляемости, можно прогнозировать и регулировать рекомбиногенез при отдаленной гибридизации растений.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 35, 7, 551—558, 1982.
2. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 40 11, 902—910, 1987.
3. Агаджанян А. М., Навасардян Е. М. Биолог. ж. Армении, 27, 10, 51—56, 1974.
4. Агаджанян А. М., Навасардян Е. М. Докл. АН АрмССР, 72, 1, 42—46, 1981.
5. Агаджанян А. М., Навасардян Е. М. Тез. докл. конф. «Адаптация и рекомбиногенез у культурных растений». 83, Кишинев, 1982.
6. Агаджанян А. М., Навасардян Е. М. Сельскохозяйственная биология, 6, 36—38, 1988.
7. Воробьева Г. А. Тр. по прикл. бот. ген. и селекции, 58, 1, 94—109, 1976.
8. Георгиева Р. Род *Lycopersicon*. Биоксистематическое и генетические исследования. София, 1976.
9. Жученко А. Л. Генетика томатов. Кишинев, 1973.
10. Махалова Н. П., Кригвой С. Я. Изв. АН СССР, сер. биол., 3, 381—392, 1972.
11. Навасардян Е. М., Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 33, 7, 698—702, 1980.

Поступило 7.IV 1989 г.