

Таким образом, и в филогенетическом аспекте влияние эстрадиола выражается в индукции синтеза М-субъединиц, обеспечивающих анаэробный метаболизм. Надо полагать, что этот фактор имеет особо важное значение для тканей, преимущественно работающих в анаэробных условиях. В тканях же, использующих в основном окислительные пути для снабжения энергией, влияние этого гормона, по-видимому, может приобретать особое значение в условиях кислородной недостаточности, в частности, при ограниченном доступе кислорода к тканям эмбриона.

Касаясь особенностей гормонального контроля ЛДГ в онтогенезе кур в свете материала, полученного в экспериментах с эстрадиолом и тироксином, следует особо выделить выраженное активирование реакции обмена лактата в эмбриональной и зрелой ткани мозга. Эти данные могут рассматриваться как важное свидетельство функционирования компенсаторных механизмов, обеспечивающих адаптацию метаболизма мозга птиц к колебаниям уровня гормонов в организме.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арутюнян Л. А., Батикян Г. Г., Симонян А. А. Журн. эвол. биох. физиол., 25, 10, 1989.
2. Батикян Г. Г., Арутюнян Л. А., Симонян А. А. Укр. биохим. журн., 61, 51, 1989.
3. Dahm C. H., Jellinek J. M., Minigawa J., Pan P. S. Biol. of Reproduction, 17, 734, 1978.
4. Friedlander T. L., Kaplan N. O. J. Biol. Chem., 239, 131, 1964.
5. Ellis V. N., Kizilevskaia R. L., McEwen B. S. J. Neurochem., 23, 925, 1970.
6. Ивлев В. С., Плэфф Д. В. Brain Res., 21, 1, 1971.
7. Nagy I., Hirka G., Kurec M., Anda E., Baranyai P. Endokrinologie, 78, 1, 1978.
8. Nagy I., Hirka G., Kurec M., Anda E., Baranyai P. Endokrinologie, 73, 13, 1978.
9. Zizwill R. E., McEwen B. S. J. Neurochem., 17, 849, 1970.

Получено 8.II 1990 г.

Биолог. журн. Армении, № 12.(43).1990

УДК 635.64:575.113.7

ОБ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В СЕЛЕКЦИИ НЕКРОТИЧЕСКИХ И ФЕНОТИПИЧЕСКИ НОРМАЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ ГИБРИДОВ *Lycopersicon esculentum* MILL \times *L. hirsutum* HUMB. ET BONPL.

А. М. АГАДЖАНИЯ

Армянский научно-исследовательский институт земледелия, г. Эчмиадзин

Показано, что некротические растения сублетальных гибридов *L. esculentum* \times *L. hirsutum* в селекционном отношении имеют известные преимущества перед фенотипически нормальными особями тех же комбинаций. В беккроссных семьях культурного томата с гибридными растениями подавляется генетическая рекомбинация по признакам величины и окраски плодов. Созревание плодов у беккроссов часто протекает очень медленно.

L. esculentum և *L. hirsutum* ֆ իսոպոլսեաները անալոգիալ առկայաները ցույց են տալիս որ ստորինայ ֆրոնտները նկրոտիկ բույսերը անկեղծիան առաջնորդ արժան և զարմանալի է. ունեն զգալի առաջնորդանք ճիւղերը բույսակցաբանների ծորակ անձամների նկատմամբ:

Կուլտուրական ստմարի և հիբրիդային բույսերի իսալանումից արագօր
բնկրոսային ընտանիքներում պտուղների մեծութան և գույնի հատկանիշներով
եկատվում է գենետիկական սկիզբինացիայի ճնշում: Պտուղների հատկացումը
բնկրոսային բույսերի մաս հաճախ ընթանում է շատ դանդաղ, աստիճանաբար
անցնելով ուժեղ ինտենսիվ գույնի:

Added data show that necrotic plants of sublethal hybrids *L. esculentum* and *L. hirsutum* in selective relation have certain advantage over phenotypic normal plants of same combinations. The suppression of genotypic recombination by signs of size and colour of fruit in backcross-families from crossing of cultured tomato with hybrid plants has been found. The maturing of fruits often was very slow, with gradual change from leas to more intensive colour.

Растения томата—селекция—некротические растения—фенотипически нормальные растения—беккроссные семьи.

Как мы знаем [3], гибриды между типичными самосовместимыми и типичными самонесовместимыми видами томатов, даже вполне жизнеспособные в F_1 , непригодны для непосредственного селекционного использования, так как в чреде поколений у них спонтанно вытесняется геном автофертильных видов геномом антостерильных, исключая выход хозяйственно-полезных форм. Единственным на сегодняшний день путем применения в селекции подобных гибридов является их возвратное скрещивание (\mathcal{J}) с культурным томатом. Особенно это относится к сублетально-некротическим комбинациям, каковыми являются сочетания *L. esculentum* \times *L. hirsutum*. Хотя любой сорт культурного томата при скрещивании с самонесовместимым *L. hirsutum* дает сублетально-некротический эффект [1], однако между гибридными комбинациями наблюдается значительное варьирование по силе проявления некроза [5]. В ряде этих комбинаций наряду с некротическими растениями в небольшом количестве обнаруживаются и фенотипически нормальные (здоровые) экземпляры. Оба типа растений в качестве мужской формы довольно хорошо скрещиваются с культурным томатом. Таким образом, если только гибриды не оказываются полностью летальными или гибель у них не наступает до фазы цветения, путем возвратных скрещиваний они могут быть вовлечены в селекционный процесс. Следовательно, практически ни одна некротическая комбинация томатов не представляет помеху для селекционной работы. Между тем Хермсен [8], работая с некротическими гибридами пшеницы, где летальный исход передок, предлагает селекционерам исключить из программы гибридизации сильнонекротические комбинации.

Какова сравнительная селекционная ценность некротических и нормальных растений в сублетальных комбинациях томатов? Может быть, беккроссное потомство нормальных растений выгодно отличается от потомства растений некротических? Отнюдь нет. Возможно даже, что для селекции некротические растения гибридов представляют больший интерес, чем нормальные. Дело в том, что в параллельных возвратных скрещиваниях культурного томата с некротическими и нормальными особями гибридов неожиданно обнаружилось, что плодоносящие растения в беккроссах, полученных с участием сублетальных экземпляров, по продуктивности значительно превосходят плодоносящие растения в

тех беккроссах, для получения которых использованы нормальные экземпляры тех же гибридных комбинаций.

Материал и методика. Исследовано 19 беккроссных семей от скрещивания культурного томата (♀) с растениями F_1 *L. esculentum* × *L. hirsutum*. В качестве *L. esculentum* при получении гибридов первого поколения выступали среднеранние и среднепоздние сорта Одесский ранний, Деликатес 312, Гибрид 64 18, Ferguson и Midseason 427. Дикий томат *L. hirsutum* был представлен одним образцом—2021 по каталогу ВИРА. Гибридные комбинации F_1 содержали как некротические, так и фенотипически нормальные растения. Семьи BC_1 получены путем индивидуального скрещивания некротических (8) и здоровых (11) растений F_1 межвидовых гибридов с культурным томатом. В качестве *L. esculentum* для возвратного скрещивания использованы среднепоздний сорт Аргаванда 45, который среди многих испытанных сортов культурного томата в сочетании с *L. hirsutum* проявлял наиболее сильный некроз, и материнская форма соответствующей гибридной комбинации.

Изучены также 18 беккроссных семей, полученных от возвратного скрещивания культурного вида (материнского компонента гибридов) с некротическими и нормальными растениями F_2 и замещенного беккросса F_1 × *L. hirsutum*. В этих опытах участвовали комбинации Балтимор × *L. hirsutum* и Midseason 427 × *L. hirsutum*.

Применяли общепринятую методику кастрации, гибридизации, изоляции кастрированных и опыленных цветков. Заранее брали под изоляцию также пестик (бутоны), предназначенные для сбора пыльцы.

Результаты и обсуждение. В 8 беккроссных семьях от некротических особей F_1 в совокупности имелось 62 некротических и 46 нормальных растений. Из некротических растений плодоносило только 6, которые в сумме дали 112 слабоосемененных плодов (плоды мелкие, диаметром 1—3 см, 2—3-гнездные, желто-оранжевые или еще незрелые). Эти растения внешне очень напоминали особи F_1 . Из 46 нормальных растений плодоносило 32. В общей сложности они дали 2576 плодов. В этой группе беккроссов в среднем, следовательно, плодоносило 35,2% растений, а среднее число плодов на 1 плодоносящее и 1 учтенное растение составляло соответственно 70,7 и 24,9. Нормальные растения характеризуются заметно большим разнообразием по габитусу куста, а также величине и окраске плодов. У многих из них наблюдается тенденция к увеличению слодства с культурным томатом, и такие экземпляры обычно плодоносят значительно лучше.

В 11 беккроссных семьях с нормальными растениями F_1 все потомки в общем были нормальными. Правда, некоторая часть растений все же оказалась депрессивной, но не некротической [4]. Из 215 растений здесь плодоносило 147 (68,4%), т. е. почти вдвое больше, чем в первой группе семей. Однако увеличение количества плодоносящих растений в этих, лишенных некротических особей семьях не привело к адэкватному увеличению общего числа плодов. Среднее число плодов на 1 плодоносящее и 1 учтенное растение составляло здесь соответственно 14,1 и 30,1. В итоге, несмотря на то, что в семьях первой группы значительная часть потомков была некротической и, по существу, совершенно бесплодной, нормальные растения по продуктивности настолько превосходили вторую группу семей, что по числу плодов на 1 учтенное растение разница между группами оказалась незначительной.

Поразительно, что наибольшее превосходство нормальных растений первой группы семей над растениями второй группы наблюдается у ин-

дивидуумом с красными и красно-оранжевыми плодами. Например, 23 таких растения в первой группе завязали 2142 плода, или в среднем 93,1 шт. на растение, и то время как 57 растений с красными и красно-оранжевыми плодами во второй группе дали 3070 плодов, или 53,9 шт. на растение. Между тем каждое из 9 растений первой группы с оранжевыми, оранжево-желтыми, желтыми и еще зелеными (предположительно, желтыми или оранжево-желтыми) плодами в среднем дало 48,2 плода, а такие же растения (90 растений) второй группы—38,0 шт. Суммарные данные о распределении растений по окраске плодов в семьях обеих групп представлены в таблице. Первая группа приведена в одном случае с учетом некротических растений, в другом—без них. Сравнение групп без учета некротических растений показывает, что они примерно равны между собой по количеству плодоносящих растений, составляющих около 70%. Интересно, однако, что по частотам фенотипических классов с наиболее интенсивно окрашенными плодами (красные и красно-оранжевые) первая группа сильно (почти в 2 раза) превосходит вторую, и той же мере уступая ей по классу менее окрашенных растений. Когда первую группу берем целиком, т. е. с охватом нормальных и некротических растений, значительно изменяется соотношение классов. К примеру, доля красноплодных растений составляет теперь 15,7%, т. е. лишь немногим меньше частоты аналогичного класса второй группы (17,2%). Таким образом, первая группа, давшая примерно в 2 раза меньше плодоносящих растений, дала почти столько же красноплодных экземпляров, сколько и вторая. В остальных классах во все возрастающем порядке проявляется преимущество второй группы над первой. Следовательно, наблюдаемая между группами серьезная разница в количестве плодоносящих растений (35,2% в первой и 68,4% во второй) главным образом обусловлена классом с менее окрашенными плодами.

Распределение растений по окраске плодов в ВС₂ культурного томата с некротическими (первая группа семей) и нормальными (вторая группа) растениями F₂

| Группа семей | Общее число растений | Число плодоносящих растений | Процент плодоносящих растений | Количество растений (% от общего числа) с окраской плодов: | | | | | |
|--------------|----------------------|-----------------------------|-------------------------------|--|------------------|-----------|-----------------|--------|-------------------|
| | | | | красной | красно-оранжевой | оранжевой | оранжево-желтой | желтой | зеленой (средней) |
| I* | 108 | 38 | 35,2 | 15,7 | 6,5 | 2,6 | 4,2 | 0,4 | 5,6 |
| I** | 46 | 32 | 69,6 | 17,2 | 13,0 | 6,5 | 2,2 | 2,2 | 8,7 |
| II* | 215 | 147 | 68,4 | 17,2 | 9,3 | 16,7 | 9,3 | 8,4 | 7,4 |

Примечание: с учетом (*) и без учета (**) некротических растений

Возникает вопрос, какие бы произошли сдвиги в отношениях между фенотипическими классами, если бы плодоносили все растения безкроссного поколения? Судя по морфологическим особенностям не плодоносивших растений в семьях второй группы (типа F₂, промежуточные с уклоном в сторону F₁), при плодоношении преобладающая их часть

окажется со слабоокрашенными плодами. Значит, в наибольшей мере увеличится доля классов с желтыми—оранжевыми плодами. Частота же класса с красно-оранжевыми и особенно с красными плодами не изменится или почти не изменится. В пользу такого предположения говорит также то обстоятельство, что в четырех семьях, давших наиболее высокое количество (89,3%) плодоносящих растений, общая доля классов с красными и красно-оранжевыми плодами по существу не изменилась (27,4% против 26,5% в среднем по всем 11 семьям), и то время как доля классов с оранжевыми—желтыми плодами возросла от 34,4 до 56,0%.

Из всего сказанного мы, очевидно, вправе также допустить, что плодоноси все некротические растения в первой группе семей, по окраске плодов они преимущественно были бы в пределах оранжевого—желтого цветов. Мы, таким образом, имеем дело с очевидным фактом подавления рекомбинации при межвидовой гибридизации. Об этом же говорит и тот факт, что в классах с более окрашенными плодами обычно выше частота растений с более крупными плодами и с большим числом гнезд в них, и наоборот, классы с менее окрашенными плодами в основном состоят из более мелких и малогнездных плодов.

Весьма «упорядоченное» распределение признаков, а значит, и подавление генетической рекомбинации было обнаружено еще в наших ранних опытах, в которых для возвратных скрещиваний с культурным томатом использовались только некротические растения F_1 . Было выявлено, например, что в комбинациях, где в качестве *L. esculentum* использовались сорта, располагающие морфологическими маркерами (картофельный лист, штамбовый куст, грушевидная форма плодов), в BC_1 именно растения, несущие эти рецессивные сигнальные гены, преимущественно завязывали более крупные и темноокрашенные плоды (красные и красно-оранжевые). Это были в основном растения культурного типа или промежуточные с уклоном в сторону культурного вида. Некротические же растения, как правило, имели желтоокрашенные плоды.

Любопытно, что созревание плодов у беккроссов часто протекает долго, медленно. У ряда растений, преимущественно промежуточного типа, замечен постепенный переход от менее интенсивной окраски к более интенсивной (от желтой к оранжево-желтой и оранжевой, от оранжевой к красно-оранжевой, от красно-оранжевой к красной, и, реже, от желтой (через оранжевую) к красной). В результате этого на одном и том же растении иногда встречались плоды с разной окраской, представляющие собой различные стадии созревания. Подобное явление было отмечено также другими авторами [6, 7].

Прежде чем перейти к беккроссным семьям, полученным от скрещивания культурного томата с растениями F_2 и BC_1 (поколения от сочтения $F_1 \text{ } \times \text{ } X \textit{hirsutum}^{-1}$), коснемся вкратце их генетической природы. В соответствии с гипотезой моногенного контроля гибридного некроза [4] данное явление вызывается межаллельным взаимодействием в локусе несовместимости (S —локус) или другого гена, тесно сцепленного с геном S . Предполагается, что сочетание у гибридов любого из серии

аллелей самонесовместимости S_1 (вероятно, кроме 2—3) *L. hirsutum* с аллелем самосовместимости S_c вида *L. esculentum* и приводит к некротическому эффекту их носителей.

А теперь отметим, что в обеих исследованных комбинациях (Балтимора \times *L. hirsutum* и Midseason 427 \times *L. hirsutum*) F_2 , служившее пыльцевым материалом для настоящих возвратных скрещиваний, получено от свободного опыления одного некротического растения (допустим, S_1S_c). Оба растения могли переопылиться как пыльцой некротических особей других генотипов (например, S_1S_c , S_2S_c , ..., S_nS_c), так и пыльцой нормальных экземпляров F_1 (к примеру, S_xS_y , S_yS_x). Ясно, что некротические растения F_2 , подобно аналогичным растениям F_1 , должны были иметь формулу S_nS_c . Ясно также, что нормальные растения F_2 могли иметь генотипы, представляющие собой сочетания разных S_1 -аллелей, кроме сочетания S_xS_y , а также быть гетерозиготами S_xS_y (S_yS_x). По гипотезе S-аллельного определения некроза, все растения, возникшие от скрещивания культурного томата с S_1 -гетерозиготами, должны быть некротическими. Исключения составят только гетерозиготы, один из S-аллелей которых является либо S_x , либо S_y . В потомстве от возвратного скрещивания культуригена с этими растениями половина потомков будет некротической, половина фенотипически нормальной. Растения с конституцией S_xS_c или S_yS_c при скрещивании с *L. esculentum* дадут потомство, лишённое экземпляров с характерными признаками некроза.

Поколение замещенного беккросса BC_1 и в комбинации Балтимора \times *hirsutum* и в комбинации Midseason 427 \times *hirsutum* получено от опыления одной нормальной особи F_1 смесью пылины разных растений *L. hirsutum*. Нормальные растения здесь будут представлены в основном S_1 -гетерозиготами и очень редко—гетерозиготами S_xS_y (S_yS_x). Однако среди S_1 -гетерозигот мы не обнаружим растений, в генотипе которых оба члена были бы из числа многочисленных S-аллелей, вызывающих некроз. Только один член пары аллелей может быть из этой серии. По гипотезе межаллельной комплементации, это означает, что сколько бы растений из поколения замещенного беккросса $F_1 \times$ *hirsutum* мы ни использовали для скрещивания с культуригеном, мы не получим ни одной семьи, целиком состоящей из некротических особей.

Для удобства дальнейшего рассмотрения 18 беккроссных семей, полученных при сочетании культуригена (♂) с растениями F_2 и BC_1 от скрещивания $F_1 \times$ *hirsutum*, объединим их в следующие 4 группы. Первую группу составляют семьи от возвратного скрещивания некротических растений. Группы 2—4 получены с участием нормальных растений F_2 и BC_1 . Вторая группа—это семьи, все потомки которых оказались нормальными. Третья состоит из расщепляющихся по некрозу семей. В четвертую включены семьи, давшие исключительно некротические растения. Генотип культуригена— S_cS_c . Вероятные генотипы растений F_2 и BC_1 , являющиеся отцовскими родоначальниками семей, таковы: для первой группы семей— S_1S_c , для групп 2—4—соответственно S_xS_y (S_yS_x), S_1S_x (S_1S_y) и S_1S_1 .

Первая группа. Всего 5 семей. Все они расщепились на некротические и нормальные растения. Это наиболее урожайная группа семей, хотя некротические растения, составляющие более половины общего числа потомков (82 из 144), были почти полностью стерильными. Среднее число плодов на растение составило 34,5. Окраска зрелых плодов была в пределах красно-желтой с различными переходами и оттенками. Из 40,3% плодоносящих растений 2,8% имели красные плоды, 5,6—красно-оранжевые, 9,7—оранжевые, 2,8—оранжево-желтые, 12,5—желтые и 6,9% составляли еще незрелые плоды (вероятно, оранжево-желтые при созревании). Обращает на себя внимание то обстоятельство, что количество растений с красными плодами в семьях этой группы во много раз меньше, чем в беккроссных семьях, полученных с участием растений F_1 . Кроме того, сами плоды мельче и в них содержится меньшее число гнезд. Уменьшение размера и числа гнезд наблюдается и у плодов других фенотипических классов. Диаметр плодов не превышает 2—3 см, число гнезд в основном 2—3.

Вторая группа. Несмотря на то, что эта группа (три семьи) целиком состоит из нормальных или почти нормальных экземпляров и содержит наибольшее количество плодоносящих растений (60,5%), по общей урожайности (число плодов на растение 15,3) она значительно уступает первой группе. По окраске плодов растения разбиваются на те же классы, что и в первой группе. Выход растений с темноокрашенными плодами здесь даже несколько меньше, чем в группе первой. Мы уже знаем, что одинаковые по S-генотипу растения F_1 и F_2 содержат разное количество генотипического материала родительских видов [3]. Вследствие уменьшения количества генов культурного томата у растений F_2 в их беккроссном потомстве сокращается доля растений с темноокрашенными плодами. В этой и предыдущей группе более половины растений морфологически относились к типу F_1 . Определенная часть растений занимала промежуточное положение между родителями и только единичные растения были обозначены как промежуточные с уклоном в сторону культурного вида. Несмотря на наличие класса красноплодных растений, отсутствовали экземпляры, напоминающие типичный *esculentum*.

Третья группа. Это, как уже говорилось, семьи, давшие как некротические, так и нормальные растения. Сюда включены 4 семьи от F_2 , а также все 3 семьи, полученные с участием нормальных растений BC_1 ($F_1 \times \textit{hirsutum}$). Среднее число плодов на растение составляет 22,6. В целом плоды несколько мельче, чем в двух первых группах. Полностью отсутствует класс красноплодных растений. Подавляющая часть растений (104 из 121) фенотипически напоминает F_1 , остальные были промежуточные, но с уклоном в сторону F_1 .

Четвертая группа состоит из трех семей. Группа (54 растения) по существу совершенно бесплодная— всего 6 плодов на 3 растениях. Все растения типа F_1 .

Нельзя не заметить, что экземпляры с красными плодами возникли только в беккроссном потомстве тех растений F_2 , в генотипе которых предполагается наличие аллеля S_1 . Это все некротические растения

(S_1S_0) и те нормальные растения (S_1S_1 или S_2S_2), которые дают целиком здоровое беккроссное потомство. В этих семьях значительно выше и количество растений с красно-оранжевыми плодами. Таким образом, мы имеем еще одно доказательство того, что у гибридов гамета с фактором S_0 представлена большим количеством генов *esculentum*, чем S_1 -гамета, которая преимущественно несет гены *hirsutum*.

Завершая сравнение беккроссных семей, полученных с участием некротических и нормальных растений и отмечая вполне определенные достоинства первых, нельзя не обратить внимания и на следующее обстоятельство. Второе поколение гибридов *L. esculentum* × *L. hirsutum* полученное от некротических растений F_1 более продуктивно, чем F_2 от нормальных. Так, 266 растений F_2 , полученных от свободного опыления некротических особей F_1 , в комбинациях скрещивания сортов Талалихин 186, *Midseason* 427, Маяк, Армянский штамбовый, Сибирский скороспелый и Балтимора с *L. hirsutum*, в среднем дали 92,7 плодов на растение, в то время как каждое из 201 растения F_2 от нормальных особей F_1 тех же комбинаций завязало только по 62,5 плодов.

Таким образом, хотя это и парадоксально на первый взгляд, семьи от возвратного скрещивания культурного томата с некротическими растениями F_1 и F_2 гибридов *L. esculentum* × *L. hirsutum* с точки зрения селекционера имеют известные преимущества перед беккроссными семьями, полученными с участием фенотипически нормальных особей соответствующих поколений тех же гибридных комбинаций. Поэтому некротические растения сублегальных комбинаций с большей предпочтительностью должны быть включены в программу гибридизации. По-видимому, эти факты, а также приведенные в предыдущем абзаце данные о более высокой продуктивности поколения F_2 из семян от некротических растений F_1 по сравнению с F_2 от нормальных растений F_1 служат еще одним доказательством ранее [2] выдвинутого предположения, согласно которому гибридный некроз как фактор репродуктивной изоляции по своей эффективности уступает изолирующему механизму в виде нежизнеспособности гибридных зародышей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А. М. Биол. журн. Армении, 26, 7, 16, 1973.
2. Агаджанян А. М. Биолог. журн. Армении, 26, 12, 64, 1973.
3. Агаджанян А. М. Биолог. журн. Армении, 40, 11, 902, 1987.
4. Агаджанян А. М. Генетика, 26, 8, 1448, 1990.
5. Агаджанян А. М. Биолог. журн. Армении, 43, 9, 759, 1990.
6. Георгиева, Молхова. 1964. В кн. Междувидовая гибридизация на растениях, 23. София, 1964.
7. Соловьева Н. А. В кн. Отдаленная гибридизация растений и животных. 321. М., 1970.
8. Hermesen J. O. Euphytica, 12, 1, 1, 1963.

Поступило 16.XI 1989 г.