

УДК 599.0—15

ГЕНЕТИКА

А. М. Агаджанян

Замещающие скрещивания и самонесовместимость межвидовых гибридов томата

(Представлено академиком АН Армянской ССР Г. А. Бабаджаняном 14/VI 1972)

Последовательные возвратные скрещивания межвидовых гибридов с родительскими видами применял еще Кельрейтер (1). С тех пор насыщающие скрещивания используются для различных целей. Скрещивания, в которых опылителем является отцовский компонент гибрида F_1 , а материнской формой сначала F_1 , а затем последующие беккроссы. Кихара (2) назвал замещающими беккроссами (SB), серию же последовательных скрещиваний, где опылителем является материнская форма — восстанавливающими беккроссами (RB).

В настоящей статье приводятся результаты скрещивания гибридов F_1 между видами *Lycopersicon esculentum* и *L. hirsutum* и двух последующих замещающих беккроссов с отцовским видом *L. hirsutum*.

Для опытов в качестве материнской формы использован ряд сортов культурного томата и Вишневидный красный томат, относящийся к разновидности *serasiforme* того же вида *L. esculentum* (L. e.). Отцовской формой служил вид дикого томата *L. hirsutum* (L. h.). Обратные скрещивания, как известно, не удаются, что соответствует гипотезе, по которой гибридизация между самосовместимыми (SC) и самонесовместимыми (SI) видами обычно бывает успешной в том случае, когда самосовместимый вид берется в качестве материнского компонента (3).

Гибриды F_1 всех форм самосовместимого L. e. (за исключением вишневидных томатов) с самонесовместимым волосистым томатом *L. h.* оказываются сублетальными, в то время как сочетания вишневидных томатов (подобно *L. pimpinellifolium*) с *L. h.* бывают жизнеспособными в F_1 . Для возвратного скрещивания с отцовским видом брались указанный жизнеспособный гибрид, а также возникающие в сублетальных некротических комбинациях единичные здоровые индивидуумы. Растения F_1 , а затем и последующие беккроссы подвергались замещающим скрещиваниям по схеме: $L. e. \times L. h. = F_1$, $F_1 \times L. h. = SB_1$, $SB_1 \times L. h. = SB_2$, $SB_2 \times L. h. = SB_3$. По комбинации Вишневидный красный $\times L. h.$

к настоящему времени получено три поколения беккросса, а по комбинациям скрещивания сортов культурного томата с *L. h.* — два.

Результаты скрещиваний (табл. 1) отчетливо показывают, что по мере увеличения числа поколений беккроссов скрещивание резко затрудняется. Так, если при первом беккроссе в комбинации Вишневидный красный × *L. h.* завязывается 37,9% осемененных плодов, то при третьем беккроссе — всего 3,8%, в то время как исходное скрещивание между Вишневидным красным томатом и *L. h.* дает 54,2% завязывания плодов. Еще более резкое понижение завязывания плодов наблюдается при возвратных скрещиваниях гибридов между пятью сортами культурного томата (Талалихни 186, Армянский штамбовый 152, Штамбовый Грибовский, Балтимора и Midseason 427) и *L. h.* с отцовским видом *L. h.* Здесь скрещивание SB_1 с *L. h.* дало в среднем 2,7% завязывания плодов. Однако из 5 комбинаций это скрещивание удалось только по комбинации Балтимора × *L. hirsutum* (15,4%, т. е. 6 плодов от 39 опыленных цветков). В остальных четырех комбинациях при опылении 184 цветков SB_1 пылью *L. h.* не получено ни одного плода. Очевидно, при увеличении масштаба работы удастся получить SB_2 и по этим комбинациям.

Таблица 1

Результаты замещающих скрещиваний, 1968—1971 гг.

Комбинации скрещивания	Годы	Число		Процент завязывания	Доля генетического материала <i>L. h.</i> в ядрах образовавшихся зародышей, %
		опыленных цветков	завязавшихся плодов		
Вишневидный красный × <i>L. h.</i>	1968—1971	225	122	54,2	50,0
F_1 × <i>L. h.</i>	1969—1971	208	113	37,9	75,0
SB_1 × <i>L. h.</i>	1970—1971	213	22	10,3	87,5
SB_2 × <i>L. h.</i>	1971	52	2	3,8	93,8
Культурный томат × <i>L. h.</i>	1969—1971	147	66	44,9	50,0
F_1 × <i>L. h.</i>	1970—1971	238	73	30,7	75,0
SB_1 × <i>L. h.</i>	1970—1971	223	6	2,7	87,5

Изучение плодообразования F_1 и беккроссов по комбинации Вишневидный красный × *L. h.* (табл. 2) показывает, что все растения F_1 были фертильными и в среднем дали 54,6 плодов. Однако уже в поколении SB_1 наблюдается резкое понижение общей плодовитости растений. Число фертильных растений здесь уменьшилось почти вдвое, каждое из которых в среднем образовало всего 23,5 плода. Если же учитывать и особи SB_1 , не давшие плодов, то число плодов на одно учетное растение составит всего 13. В SB_2 происходит дальнейшее сильное понижение как процента плодоносящих растений, так и, особенно, числа плодов.

* В качестве SB_1 по комбинации Midseason 427 × *L. hirsutum* были использованы растения от скрещивания F_2 с *L. h.*

Аналогичные результаты получаются и у растений от возвратного скрещивания гибридов между культурным томатом и *L. h.* с отцовским видом. Как было отмечено, гибриды F_1 от скрещивания сортов культурного томата с *L. h.* характеризуются сублетальным эффектом и лишь единичные растения бывают здоровыми. Однако, если плодоносит почти все здоровые растения F_1 , то среди большего числа здоровых растений SB_1 только определенная часть бывает с плодами (36,7% в 1971 г.).

Таблица 2
Результаты изучения плодообразования растений (1970—1971 гг.).

Комбинации	Годы	Число растений	С плодами		Число растений, у которых под- считывалась пло- лы	Среднее число плодов на одно фертильное ра- стение
			шт	%		
Вишневидный красный	1970—1971	67	67	100.0	12	185.0
<i>L. hirsutum</i>	1970—1971	125	114	91.2	114	45.8
F_1	1970—1971	63	63	100.0	52	51.6
SB_1	1970—1971	81	45	55.6	45	23.5
SB_2	1971	14	4	28.6	4	4.7

Таким образом, исходное скрещивание между Вишневидным томатом (*L. esculentum* var. *cerasiforme*) и *L. hirsutum* осуществляется довольно легко. Без труда удается и первое обратное скрещивание гибрида F_1 с отцовским видом *L. hirsutum*. Однако уже второе беккроссирование приводит к резкому понижению процента завязывания плодов. Перемещение генома *L. hirsutum* в цитоплазму вишневидного томата идет особенно трудно при третьем беккроссе. К этому времени доля генетического материала *L. hirsutum* в потомстве составляет уже 93,8%. Вполне возможно, что дальнейшее замещение ядра вишневидного томата на ядро *L. hirsutum* будет протекать еще труднее. В полном соответствии с трудностью скрещивания наблюдается понижение плодоношения у растений первого и, особенно, второго беккроссов в условиях свободного опыления. В SB_1 , как и в F_2 , появляется некоторое количество (около 10%) депрессивных растений, хотя F_1 характеризовался заметным гетерозисом роста.

Перемещение генома *L. hirsutum* в цитоплазму сортов культурного томата, по-видимому, происходит значительно труднее, чем в цитоплазму вишневидных томатов.

Следовательно, наблюдается дисгармония, несоответствие между перемещенным ядром *L. hirsutum* и цитоплазмой *L. esculentum*. Очевидно, в дивергенции этих видов, наряду с генной дифференциацией (число хромосом у всех видов рода *Lycopersicon* соподинаковое, $2n=24$) существенную роль сыграла и цитоплазма.

Отрицательное влияние чужеродной цитоплазмы обнаружено у ряда растений: пшеницы с цитоплазмой *Aegilops* (^{2,4} и др.) и ржи (⁵), ржи

с цитоплазмой пшеницы (⁶), некоторых видов *Nicotiana* с цитоплазмой *N. debneyi* (^{7,8}) и др.

Замещение хромосом *L. esculentum* хромосомами *L. hirsutum* может происходить и без искусственной гибридизации, в результате свободного переопыления гибридных растений. Как известно, первое поколение гибридов между самосовместимым *L. esculentum* и самонесовместимым *L. hirsutum* самонесовместимо (з.ч. 10). В качестве материнской формы F_1 может скреститься с гибридами противоположной группы (например, S_1SC с S_2SC) и с растениями *L. hirsutum* любого генотипа (например, с S_1S_2 , S_1S_3 , S_2S_3 и т. д.). Поскольку пыльцевые трубки с рецессивным фактором SC задерживают свой рост в столбиках генотипов F_1 ($SISC$) и оплодотворение яйцеклеток происходит только гаметам с доминантным фактором SI (кроме гамет, несущих идентичный с пестиком аллель несовместимости), то в обоих случаях скрещивания в полученном потомстве половина растений будет иметь генотип $SISI$, а другая половина — $SISC$. В последующих поколениях доля $SISI$ будет все время возрастать. Допустим, что генотипы $SISI$ и $SISC$ имеют одинаковую плодовитость, тогда их соотношение в поколениях окажется таким, как это представлено в табл. 3. Если в F_1 все растения имеют генотип $SISC$, то например, в SB_5 (как и в F_6) отношение $SISI$ к $SISC$ составит 31:1. В поколении SB_n отношение $SISI$ к $SISC$ будет $(2^n - 1) : 1$.

Как было показано (⁹), совместимость пыльцы *L. hirsutum* на генотипах F_1 значительно выше, чем внутрипопуляционная совместимость пыльцы F_1 . Поэтому если даже допустить, что имеются две равные по численности популяции F_1 и *L. hirsutum*, то у гибридных растений через ряд поколений, наряду с увеличением в потомстве доли $SISI$, произойдет спонтанное замещение ядра *L. esculentum* на ядро *L. hirsutum* с образованием ядерно-плазменных межвидовых гибридов. Преимущественное оплодотворение растений F_1 и последующих поколений пыльцой *L. hirsutum* обеспечивается также тем, что как показывают экспериментальные данные, фертильность пыльцы F_1 , по сравнению с *L. hirsutum*, заметно понижена.

О том, что без искусственного скрещивания может происходить перемещение генома *L. hirsutum* в цитоплазму *L. esculentum* говорят факты неуклонного возрастания фенотипического сходства гибридов с отцовским видом *L. hirsutum* от поколения к поколению. Это сходство выражается и в темпах роста и развития. Если, например, продолжительность периода до цветения у F_1 занимает промежуточное положение между скороспелым *L. esculentum* и позднеспелым *L. hirsutum*, то F_2 и последующие поколения (как и SB беккроссы) по этому показателю все более приближаются к *L. hirsutum*. Так, период от посева до цветения у Вишневидного красного томата в 1970 г. составил $59,7 \pm 1,6$ дней, у *L. hirsutum* — $96,3 \pm 0,7$, а у F_1 , F_2 и SB_1 соответственно $76,1 \pm 1,0$, $85,4 \pm 1,1$ и $94,1 \pm 0,7$ дней.

По мере увеличения доли генетического материала *L. hirsutum* в гибридном ядре, находящемся в цитоплазме *L. esculentum*, происходит

резкое понижение плодообразования растений. Например, если в комбинации Вишневидный красный \times *L. hirsutum* все растения F_1 были фертильными (табл. 2), то из 50 растений F_2 , изученных в 1970—1971 гг., плодоносило только 28, а каждое из них образовало всего 6,8 плодов.

Таблица 3
Соотношение генотипов SISI и SISC
при замещающих скрещиваниях

Поколения	SISI : SISC
F_1	Все SISI
SB_1	1 : 1
SB_2	3 : 1
SB_3	7 : 1
SB_4	15 : 1
SB_5	31 : 1
SB_{10}	1023 : 1
SB_n	$(2^n - 1) : 1$

Таким образом, как и при искусственном беккроссировании, в условиях естественного опыления гибридов *L. esculentum* ♀ \times *L. hirsutum* ♂ происходит замещение, хотя возможно, несколько медленное, генома *L. esculentum* геномом *L. hirsutum*. И поскольку такие ядерно-плазменные межвидовые гибриды оказываются почти полностью стерильными, а определенная часть растений и депрессивной, то происходит их элиминация в процессе естественного отбора.

Как было показано, несоответствие между цитоплазмой самосовместимого *L. esculentum* и ядром самонесовместимого *L. hirsutum* как форма репродуктивной изоляции проявляется и в жизнеспособных и в некротических комбинациях. Но, по-видимому, роль ядерно-цитоплазматической изоляции особенно велика между *L. hirsutum* и теми формами *L. esculentum*, скрещивание которых не приводит к некротическому эффекту. Это вполне понятно, так как гибридный некроз, как один из механизмов изоляции, сам довольно сильно ограничивает обмен генами между видами. Но несмотря на это не исключены возможности включения отдельных генов одного вида в геном другого. К такому результату может привести скрещивание в направлении *L. esculentum* ♀ \times F_1 ♂. Здесь, а также при опылении культурного томата с полученными при первом беккроссе формами и следует ожидать нужного сочетания отдельных генов *L. hirsutum* с комплексом генов *L. esculentum*. Однако вопрос о возможности диффузии генов из самосовместимого *L. esculentum* в самонесовместимый *L. hirsutum* путем скрещивания *L. hirsutum* ♀ \times F_1 ♂ не совсем еще ясен.

По-видимому, интрогрессия между видами *L. esculentum* и *L. hirsutum* ограничена в природной обстановке. П. М. Жуковский (11) отмечает, что в Перу, несмотря на то, что культурный томат растет в соседстве с видами подрода *Etiopersicon*, куда входит и *L. hirsutum*, гибриды между ними не были обнаружены. И хотя скрещивание между этими видами

Ստացված արդյունքները ցույց են տալիս, որ նկատվում է անհամապատասխանություն L. e.-ի ցիտոպլազմայի և L. .h-ի կորիզի միջև:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- ¹ Н. Кельрейтер. Учение о поле и гибридизации растений, Сельхозгиз, М. — Л., 1940.
² Х. Кихара. Сб. Гетерозис: теория и практика. Изд. «Колос», М., 1968. ³ D. Lewis, L. K. Stowe. Heredity, 12, 2, 233, 1959. ⁴ М. А. Фюм. Генетика, 8, 4, 160, 1972.
⁵ Г. Б. Медведева, О. Г. Семенов. Цитология и генетика, 3, 5, 387, 1969. ⁶ А. Ф. Шимидик. Сб. Симпозиум по отделенной гибридизации растений, София, 1965.
⁷ А. И. Гребенкин. Сб. Отдаленная гибридизация растений и животных, Изд. «Колос», М., 1970. ⁸ М. Ф. Терновский. Генетика, 10, 125, 1966. ⁹ А. М. Агаджанян. «Биологический журнал Армении» 25, 5, 61, 1972. ¹⁰ F. W. Martin. Genetics, 56, 3, 391, 1967. ¹¹ П. А. Жукенко. Культуры: растения и их скрещивания, Изд. «Колос», М., 1971. ¹² P. A. Fryxell. The botanical rev. 23, 3, 135, 1957.