

УДК 631.523.575.12

ГЕНЕТИКА

А. М. Агаджанян

Действие *S*-аллелей при возвратных скрещиваниях внутривидовых гибридов *Lycopersicon hirsutum*

(Представлено академиком АН Армянской ССР Г. А. Бабаджаняном 15/XII 1980)

Внутривидовые гибриды *L. hirsutum* получены от скрещивания самофертильной формы *glabratum* с самостерильной формой *hirsutum*. В сообщении рассматриваются вопросы действия *S*-аллелей при возвратных скрещиваниях этих гибридов с родительскими формами.

Опыты проводили в 1974—1976 и 1978 гг. Объектами исследования в основном служили внутривидовые гибриды первого поколения *glabratum* × *hirsutum* и родительские формы. Возвратные скрещивания осуществляли во всех четырех возможных направлениях. В трех направлениях скрещивания, как правило, проводили с предварительной кастрацией материнских цветков. Цветки кастрировали за 1—2 дня до опыления. При скрещивании самонесовместимого *hirsutum* с растениями F_1 предварительную кастрацию цветков не проводили.

Определяли процент завязываемости плодов и подсчитывали число семян в них. В беккроссном потомстве *hirsutum* × F_1 (*glabratum* × *hirsutum*) растения проверяли на самосовместимость путем искусственного самоопыления.

Скрещивания материнской формы с гибридами F_1 . Как показывают данные таблицы, эти скрещивания почти не дали положительных результатов. В 1974—1976 и 1978 гг. 351 цветок двух образцов *glabratum* опылен пылью трех гибридных комбинаций *glabratum* × *hirsutum* и получено всего 2 плода, содержавших 40 семян (от опыления пылью двух гибридных комбинаций). Трудность скрещивания в этой комбинации, подобно комбинации *glabratum* × *hirsutum* (¹), очевидно, объясняется сильной осыпаемостью кастрированных цветков *glabratum*.

Скрещивания гибридов F_1 с материнской формой. Скрещивания гибридов F_1 (♀) с материнской формой *glabratum* с предварительной кастрацией цветков почти не удались (таблица). Это соответствует

Возвратные скрещивания внутривидовых гибридов *L. hirsutum*

Комбинации скрещивания	Годы	Опылено цветков	Завязалось плодов	Проанали- зировано плодов	Число семян	
					всего	на 1 плод
Glabratum вр. 7924 × F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum 2021)	1974–1975	238	1	1	23	23,0
Glabratum вр. 7924 × F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum вр. 7732)	1976	70	0	—	—	—
Glabratum вр. 7736 × F ₁ (glabratum вр. 7736 × hirsutum вр. 7734)	1978	43	1	1	17	17,0
F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum 2021) × glabratum вр. 7922	1974–1975	245	2	—	—	—
F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum вр. 7732) × glabratum вр. 7924	1976	44	0	—	—	—
F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum вр. 7732) × glabratum вр. 7924*	1976	29	8	8	Незрелые семена	
F ₁ (glabratum вр. 7736 × hirsutum вр. 7734) × glabratum вр. 7736	1978	57	0	—	—	—
F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum 2021) × hirsutum 2021	1974–1975	283	1	—	—	—
F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum 2021) × hirsutum вр. 7732	1975	62	1	1	50	50,0
F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum вр. 7732) × hirsutum вр. 7732	1976	50	0	—	—	—
F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum вр. 7732) × hirsutum вр. 7732*	1976	33	11	11	Незрелые семена	
F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum 2021) × hirsutum вр. 7734	1975	62	0	—	—	—
F ₁ (glabratum вр. 7736 × hirsutum вр. 7734) × hirsutum вр. 7734	1978	71	0	—	—	—
Hirsutum 2021 × F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum 2021)*	1974–1975	418	53	45	127**	21,2
Hirsutum 2021 × F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum вр. 7732)*	1976	54	0	—	—	—
Hirsutum вр. 7732 × F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum вр. 7732)*	1976	64	0	—	—	—
Hirsutum вр. 7734 × F ₁ (glabratum вр. 7924 × hirsutum вр. 7732)*	1976	55	0	—	—	—
Hirsutum вр. 7734 × F ₁ (glabratum вр. 7736 × hirsutum вр. 7734)*	1978	52	0	—	—	—

* Скрещивания проводились без предварительной кастрации цветков

** Приводится число семян в плодах

теоретически ожидаемому при индивидуальном действии S -аллелей. Если S_i -аллели *hirsutum* при двойной дозе отвергают S_j -пыльцу *glabratum*, то при их независимом действии гетерозиготы $S_i S_j$ (гибриды *glabratum* × *hirsutum*) также должны подавлять пыльцу S_j . Возвратные скрещивания в этом направлении не удаются у межвидовых гибридов, полученных от скрещивания типичных самосовместимых видов с самонесовместимыми (²⁻⁶). Эти скрещивания в целом не удаются также у гибридов, гетерозиготных по аллелям S_j и S_c (^{3,7}). Как было отмечено выше, при независимом действии S -аллелей аналогичные беккроссы не должны иметь место и у внутривидовых гибридов *glabratum* × *hirsutum*.

Однако получены данные, показывающие, что у внутривидовых гибридов *glabratum* × *hirsutum* имеет место изменение активности S -аллелей. В связи с этим делается предположение, что неудача возвратного скрещивания *glabratum* с гибридами F_1 связана не только или скорее не столько с действием S -аллелей, сколько с удалением мужских органов гибрида, вернее с быстрой осыпаемостью кастрированных цветков. Отметим, что при опылении без кастрации получены довольно удовлетворительные результаты. Но без кастрации следует опылять только цветки самонесовместимых гибридов, таких, например, как в комбинации *glabratum* вр. 7924 × *hirsutum* вр. 7732. При опылении 29 цветков этой комбинации пыльцой *glabratum* получено 8 плодов (таблица).

О том, что неуспехи данного возвратного скрещивания во многом связаны с предварительной кастрацией материнских цветков, свидетельствуют также данные по самоопылению двух клонов F_1 по комбинации *glabratum* вр. 7924 × *hirsutum* 2021 (клоны 4 и 21). Если при искусственном самоопылении без кастрации цветков клоны 4 и 21 дали высокое завязывание осемененных плодов (81,1 и 80,0% соответственно), то внутри- и межклоновые опыления с кастрацией цветков не дали положительных результатов. Близкие результаты получены и при скрещивании растений F_1 комбинации *glabratum* вр. 7924 × *hirsutum* вр. 7732 с растениями F_1 комбинации *glabratum* вр. 7924 × *hirsutum* 2021 с предварительной кастрацией цветков и без нее (в 1976 г. в варианте с кастрацией от 29 цветков не завязалось ни одного плода, без кастрации — от 63 цветков получено 11 плодов). Такой результат, по-видимому, объясняется тем, что кастрированные цветки плохо развиваются и опадают вскоре после опыления.

Скрещивания гибридов F_1 с отцовской формой. Эти скрещивания удалась плохо, как и исходные скрещивания между *glabratum* и *hirsutum*. Данные приведены в таблице. Как видно, кастрированные цветки гибридов *glabratum* × *hirsutum* после опыления пыльцой *hirsutum* почти не дали завязывания плодов. Причина неудачи, вероятно, также заключается в преждевременной осыпаемости кастрированных цветков гибридных растений. В пользу этого предположения говорит следующее обстоятельство. По комбинации *glabratum* вр. 7924 × *hirsu-*

tum вр. 7732, оказавшейся самонесовместимой и давшей поэтому возможность использовать для гибридизации некастрированные цветки при опылении пыльцой отцовской формы, получен довольно высокий процент завязывания плодов.

Скрещивания отцовской формы с гибридами F_1 . Эти скрещивания хотя и с трудом, но все-таки удаются. Так, по комбинации $hirsutum$ 2021 ♀ × F_1 ($glabratum$ вр. 7924 × $hirsutum$ 2021) ♂ в 1974 г. от опыления 260 некастрированных цветков получен 41 плод. В 1975 г. для опыления в этой комбинации использовано 8 клонов гибридов F_1 . Положительные результаты получены только по двум клонам (от 51 опыленного цветка завязалось 12 плодов). От опыления 107 цветков пыльцой 6 остальных клонов плоды не были получены. Безуспешными были возвратные скрещивания в других сочетаниях $hirsutum$ × F_1 (таблица).

Чем объяснить тот факт, что скрещивания в направлении $hirsutum$ ♀ × F_1 ($glabratum$ × $hirsutum$) ♂ оказались все же возможными? Существующие ныне гипотезы, объясняющие одностороннюю несовместимость у растений (гипотеза Льюиса и Кроу⁽⁸⁾ о двойственной функции S -аллелей и гипотеза Абдаллы^(9,10) о соперничестве двух возможностей), исходят из предположения, что разные формы S -аллелей при гаметофитной несовместимости функционально независимы. Ранее было показано, что у межвидовых гибридов $L. esculentum$ × $L. hirsutum$ f. $hirsutum$ ($S_i S_c$) и $L. esculentum$ × $L. hirsutum$ f. $glabratum$ ($S_j S_c$) имеет место изменение активности S -аллелей в пыльце⁽⁶⁾ и пестике⁽⁷⁾. В частности происходит ослабление отвергающих S_i и S_j аллелей в пыльце по сравнению с S_i -аллелями $hirsutum$ и S_j -аллелями $glabratum$. В результате этого скрещивание в направлении $hirsutum$ ♀ × F_1 ($esculentum$ × $hirsutum$) ♂ становится невозможным, несмотря на то что компоненты скрещивания не были идентичны по аллелям самонесовместимости S_i . Таким же образом ведет себя и возвратное скрещивание $glabratum$ ♀ × F_1 ($esculentum$ × $glabratum$) ♂.

Положительные результаты при аналогичных беккроссах гибридов $glabratum$ × $hirsutum$ без учета других данных могут говорить о неизменяемости активности S -аллелей. Вследствие этого скрещивания $hirsutum$ ♀ × F_1 ($glabratum$ × $hirsutum$) ♂ должны, по-видимому, удаваться во всех случаях, когда S_i -аллели пестика и пыльцы неидентичны. Оплодотворение здесь должно происходить только за счет S_i -пыльцы, однако той, S_i -аллель которой отличается от S_i -аллелей пестика. Что же касается S_j -пыльцы гибрида, то при независимом действии S -аллелей она должна подавляться таким же образом, как S_j -пыльца „чистого“ $glabratum$.

Между тем в BC_1 $hirsutum$ × F_1 ($glabratum$ × $hirsutum$) обнаружено некоторое количество самосовместимых растений. В 1976 г. из 45 растений BC_1 на самосовместимость проверено 28, из которых 4 оказались самосовместимыми (число семян в плодах при са-

моопылении колебалось от 5 до 20), а остальные — самонесовместимыми.

Растения BC_1 , которые представлены аллелями S_i , являются самонесовместимыми. Предполагается, что 4 самосовместимых растения имеют генотип S_iS_j . Следует допустить отсюда, что у гибридов $glabratum \times hirsutum$ под влиянием S_i -аллелей усиливается действие S_j -пыльцы, в результате чего в некоторых случаях она становится способной оплодотворять яйцеклетки $hirsutum$. Возможно также, что в пестиках $hirsutum$ вся пыльца гетерозиготы S_iS_j имеет единую реакцию. Очевидно, это достигается тем, что под влиянием аллеля S_i усиливается аллель S_j , а под влиянием S_j ослабляется S_i . Однако при единой реакции пыльцы гибридов в потомстве от возвратного скрещивания $hirsutum \times F_1$ мы должны были иметь равное количество самосовместимых и самонесовместимых растений. Между тем наблюдается значительный избыток класса самонесовместимых растений. По-видимому, это свидетельствует о том, что многие S_j -несущие растения, имея в своем генотипе больше генетического материала самонесовместимого $hirsutum$, проявляют реакцию самостерильности.

НИИ земледелия МСХ Армянской ССР

Ա. Մ. ԱՂՍՋԱՆՅԱՆ

S-ալելների գործունեությունը *Lycopersicon hirsutum*-ի ներտեսակային հիբրիդների հետադարձ խաչաձևումների ժամանակ

Հոդվածում քննարկվում են *L. hirsutum* f. *glabratum* \times *L. hirsutum* f. *hirsutum* ներտեսակային հիբրիդների հետադարձ խաչաձևումների ուսումնասիրության արդյունքները բոլոր չորս հնարավոր ուղղություններով: Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ այդ հիբրիդներում նկատվում է S-ալելների ակտիվության փոփոխություն:

Ենթադրվում է, որ *glabratum* \times *hirsutum* հիբրիդներում S_i -ալելների ազդեցության տակ ուժեղանում է S_j -ժաղկափոշու գործունեությունը, որի հետևանքով այն ընդունակ է լինում որոշ դեպքերում բնականորեն *hirsutum*-ի ձվաբջիջները: Հնարավոր է, որ *hirsutum*-ի վարսանդներում S_iS_j հետերոզիգոտային ամբողջ ժախկափոշին ունի միասնական ռեակցիա: Հավանաբար դա հետևանք է այն բանի, որ S_i -ալելի ազդեցության տակ ուժեղանում է S_j -ալելը, իսկ S_j -ի ազդեցության տակ թուլանում է S_i -ն: Սակայն հիբրիդների ժաղկափոշու միասնական ռեակցիայի դեպքում *hirsutum* \times F_1 հետադարձ խաչաձևումից ստացված սերնդում ինքնաֆերտիլ և ինքնաստերիլ բույսերի քանակը պետք է հավասար լինի, մինչ դեռ նկատվում է ինքնաստերիլ բույսերի զգալի ավելցուկ: Հավանաբար դա վկայում է այն մասին, որ S_j -ակիր շատ բույսեր իրենց գենոտիպում ունենալով ինքնաստերիլ *hirsutum*-ի գենետիկական նյութի ավելի մեծ քանակ, ցուցաբերում են ինքնաստերիլության ռեակցիա:

ЛИТЕРАТУРА—ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

¹ А. М. Агаджанян, Биол. журн. Армении, т. 33, № 7 (1980). ² D. C. McGuire, C. M. Rick, Hilgardia, vol. 23, № 4, (1954). ³ F. W. Martin, Genetics, vol. 56, № 4 (1967). ⁴ J. J. Hardon, Genetics, vol. 57, № 4 (1967). ⁵ А. М. Агаджанян, Биол. журн. Армении, т. 25, № 5 (1972). ⁶ А. М. Агаджанян, Биол. журн. Армении, т. 31, № 12 (1978). ⁷ А. М. Агаджанян, Генетика, т. 16, № 3 (1980). ⁸ D. Lewis, L. K. Crowe, Heredity, vol. 12, № 2 (1958). ⁹ M. M. F. Abdalla, Agric. Res. Rep., 748 (1970). ¹⁰ M. M. F. Abdalla, J. G. Th. Hermesen, Euphytica, vol. 21, № 1 (1972).

