

О.П. Самовол, доктор сільськогосподарських наук,
П.Ю. Монтвід, кандидат біологічних наук,
В.А. Костромітін, аспірант,
Інститут овочівництва і баштанництва УААН

ПЕРЕД- І ПОСТСІНГАМНА НЕСУМІСНІСТЬ ВИДІВ У РОДІ *CAPSICUM* L.

Проаналізовано міжвидові стосунки в роді Capsicum L. Зроблено висновки про прояв стерильності гібридів F₁ при прямих схрещуваннях і можливість одержання потомства при зворотних схрещуваннях, двосторонню несумісність між дикорослими видами. Існування еволюційно відпрацьованих потужних бар'єрів несумісності між Capsicum annuum і Capsicum pendulum потребує застосування методу культури in vitro для одержання життєздатного потомства.

Ключові слова: *Capsicum* L., вид, несумісність, стерильність, реципрокні схрещування, міжвидові гібриди F₁.

Очевидно, що запас спадкової мінливості кожного виду (особливо того, що культивуємо) має свої жорсткі межі, тобто існує визначена верхня межа можливої різноманітності, яка міститься в його генофонді [1-3]. Тому селекціонери й генетики звертаються до міжвидової гібридизації з метою розширення спектру генотипової мінливості, що включає господарсько-цінні, в т.ч. адаптивні ознаки.

Відомо, що віддалені й предкові види роду *Capsicum* L. мають значну селекційну цінність, тому що вони є потенційними джерелами стійкості до вірусу тютюнової мозаїки (TMV), мозаїки огірка (CMV), плямистого вілту (SWV);[4,5,6]), картопляних вірусів (PVY, X, M, S; [7,8,9]), бактеріальної плямистості (*Xanthomonas vesicatoria* [10,11,12]), фітофтори (*P. capsici*; [13,14,15]), плямистості листків (*Cercospora*; [16]), вертицильозного в'янення [17] нематод (*M. incognita, javanica, arenaria, hapla*; [18,19]), до знижених позитивних температур на рівні насіння, а також – основних біологічно цінних компонентів в плодах [20, 21,22].

© Самовол О.П., Монтвід П.Ю., Костромітін В.А., 2009.

Але, як вже буде зазначено далі, не всі «одомашнені» й тим більше віддалені та предкові види роду *Capsicum* L., які є потенційними геноносіями основних господарсько-цінних ознак, проявляють при схрещуванні вільний обмін генами. Головна причина – наявність цілого каскаду бар'єрів несумісності на постмейотичному, перед – і постзиготичному етапах розвитку репродуктивної системи розвитку рослин.

Так, наприклад, при схрещуванні близьких біосистематичних одиниць – *C. chinense* и *C. frutescens* – гібридне насіння утворюється, але бар'єр несумісності починає проявлятися на попередній стадії (спостерігається низька зав'язуваність плодів – від 1 до 3 на 30-60 запилених квіток). При цьому рослини F₁, як правило, повністю стерильні. Тоді як зворотні схрещування забезпечують одержання частково фертильного потомства (рис.). Це добре узгоджується з результатами досліджень Smith and Heizer [23], Lippert et. al. [24]. Згідно з думкою авторів, незважаючи на високу морфологічну схожість між видами *C. chinense* и *C. frutescens*, у їх рослин добре проявляється еволюційно відпрацьовані механізми несумісності, завдяки яким і забезпечується те, що вони займають ареали, що перекриваються або контактують на периферії. Є інша думка вчених щодо зазначених видів. Так, Pickersgill вважає, [25], що *C. frutescens* и *C. chinense* сумісно утворюють ступінчасту таксономічну пару – «дикий - окультурений вид», аналогічну тій, що склалася в блоці *C. annuum* – *C. baccatum*. Не виключено, що *C. frutescens* є залишком дикого предкового виду, який зник в результаті контакту, що повторювався за рахунок гібридизації з «одомашненим» видом *C. chinense* [26].

При схрещуванні дикого виду *C. pendulum* з «одомашненим» видом *C. chinense*, що використовувався в якості батьківського компоненту, зав'язування плодів не спостерігали. Про невдачу при такому напрямі схрещування згадували Smith and Heizer [23]. Автори зазначали, що більш позитивний ефект проявляється у випадку, коли *C. pendulum* при гібридизації був використаний у якості жіночої форми. При цьому у рослин F₁ було зафіксовано високий процент стерильності пилку, внаслідок чого утворення життєздатного насіння F₂ було рідкісним явищем. Підтвердження такої ситуації ми знайшли в іншій роботі [24], де зазначалось, що при реципрокних схрещуваннях між наведеними таксонами гібридне насіння було отримане, але рослини, що вирости з них були стерильними.

Виявлено особливості в схрещуваності культурного виду *C. annuum* (♂ Подарок Молдови, мутантна лінія с геном *al-2*), які були зведені, в основному, до диференційованої сумісності: до зав'язування плодів з нормально розвиненим гібридним насінням (*C. frutescens* × *C. annuum*), до наявності в плодах частково або повністю недорозвиненого насіння (*C. pendulum* × *C. annuum*), до відсутності плодів, що зав'язалися при реципрокних схрещуваннях (*C. pubescens* ⇌ *C. annuum*). Двостороння несумісність встановлена також між *C. frutescens* і *C. pubescens*.

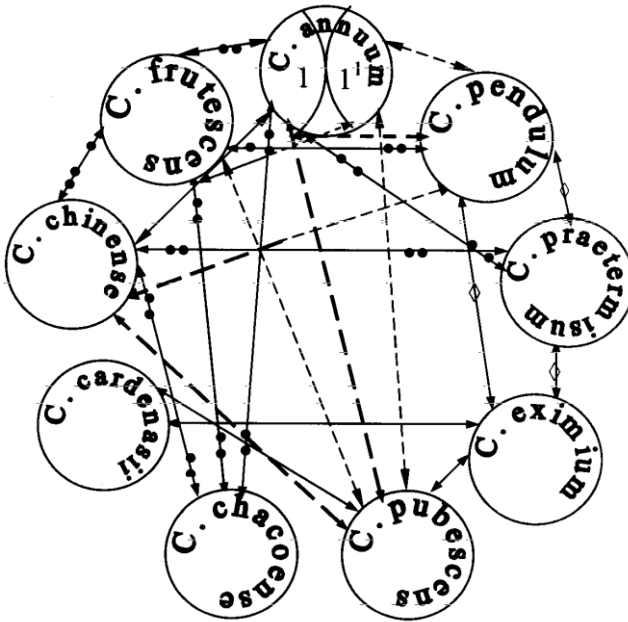


Рис. Особливості прояву сумісності між видами роду *Capsicum* L.

Умовні позначення: 1 і 1¹ – *C. annuum* L. (відповідно знеособлені сорти, лінії згідно з літературними даними і сорт Подарок Молдови, мутантна лінія з геном *al-2* – відсутність антоціанового забарвлення на всіх органах рослини); ; \longleftrightarrow – гібридні рослини частково ($\leftarrow \bullet \rightarrow$) або повністю ($\leftarrow \bullet \bullet \rightarrow$) стерильні; $\longleftrightarrow \diamond$; \longrightarrow – фертильні схрещування; $-\ - \rightarrow$ – прояв несумісності; $-\ - \rightarrow$ – успішне схрещування можливе, але з дуже низькою вірогідністю.

Штучне нанесення пилюк виду *C. pendulum* на прийомочку пуп'янків *C. chinense* дозволило одержати незначну кількість гібридного насіння, але при пророщуванні вони були нежиттєздатними. На думку Smith and Hezer [23], це пов'язано з тим, що одержане насіння в такому напрямі схрещування позбавлене ендосперму.

Відсутність сумісності при зворотних схрещуваннях *C. pendulum* × *C. chinense*) дозволяє припустити, що, можливо, прояв бар'єрів несумісності відбувається на більш ранніх стадіях, тобто на рівні не проростання пилюкових трубочок або блокування їх росту.

У раніше дослідженій колекції перців, яка налічувала більш 2500 зразків, дикорослі види *C. cardenasii* і *C. eximium* були відсутні, у зв'язку з чим інформацію щодо їх сумісності між собою й з окремими дикорослими видами ми наводимо тільки на основі літературних даних.

Як зазначають Lippert et al. [24] й Eshbaugh [26], успішна сумісність між таксонами *C. cardenasii* та *C. eximium*, а також сумісність, яка проявляється між цими видами й *C. pubescens*, дозволяє припустити існування між ними генеалогічної спорідненості.

Уведення до схеми схрещування нових видових таксонів *C. chacoense*, *C. praetermissum* та ін. дозволило Lippert et al. [24] встановити, що більшість з них проявляє двосторонню несумісність з віддаленими й предковими видами вже на стадії утворення насіння, яке при пророщуванні було нежиттєздатним. В той же час, при схрещуванні їх з «одомашненими» видами (*C. annuum*, *C. frutescens*, *C. chinense* у *C. pendulum*) бар'єри несумісності проявляються на більш пізніх стадіях – росту і розвитку рослин F₁. Реципрокні схрещування (в одному випадку) – *C. pendulum* ⇆ *C. praetermissum*, *C. eximium* дозволяють одержати частково фертильне потомство F₁ або (в іншому випадку) – *C. annuum*, *C. frutescens* ⇆ *C. chacoense*, *C. chinense* – повністю стерильне.

Для селекційних цілей (розширення спектру генотипової мінливості) велике значення набувають дані щодо сумісності між представниками культурного виду *C. annuum* і «окультуреними» дикорослими й предковими видами роду *Capsicum* L.

Згідно з літературними даними, в комбінації схрещування *C. annuum* (знеособлені сорти й лінії) × *C. frutescens* біля 2% насіння залишається життєздатним у випадку, коли *C. frutescens* використовується в якості жіночого батьківського компонента [23,27]. Позитивний ефект при зворотних схрещуваннях, як правило, був

відсутнім, а якщо і спостерігався, то рослини F_1 були повністю стерильними. На можливість одержання насіння при реципрокних схрещуваннях між *C. annuum* й *C. chinense* наголошували Smith and Hezer [23], а також Eshbaugh [26]. При чому, згідно з думкою авторів, при використанні культурного виду в якості батьківського компоненту схрещування можливий прояв репродуктивної ізоляції (від зниження фертильності пилку до 50% в F_1 до одержання стерильних рослин в другому поколінні).

Досить потужні бар'єри несумісності утворилися в процесі еволюції між *C. annuum* і *C. pendulum*. Так, при прямих схрещуваннях не було одержано життєздатного насіння, при зворотних (*C. pendulum* – жіночий компонент) утворення його є дуже рідкісною подією, а одержання можливо тільки через ембріокультуру [23,28]. Згідно з результатами дослідження Lippert et al. [24], схрещування в даному напрямі дають можливість одержати насіння, але рослини F_1 є повністю стерильними. В комбінаціях схрещування *C. annuum* і *C. pubescens* спостерігається двостороння несумісність, але утворення плодів можливо, проте вони не мають насіння або рослини F_1 повністю стерильні [24].

Висновки. Таким чином, викладений нами фактичний матеріал за ступенем сумісності таксонів в межах роду *Capsicum* L. дозволяє виділити 3 типи особливостей, які склалися в системі міжвидових відносин між різними біосистематичними одиницями з певною еволюційною віддаленістю відносно культурного виду й навпаки – близькістю до нього:

1. Реципрокні схрещування між виключно дикорослими, еволюційно дивергованими від предкової форми видами *C. pendulum*, *C. praetermissum*), як правило, дають певний відсоток фертильного потомства, в обсягах, достатніх для проведення подальших селекційно-генетичних досліджень.

2. У роді *Capsicum* L., на відміну від томата, використання культурного виду в якості батьківської форми забезпечує інтрогресію більш адаптивної зародкової плазми, що містять яйцеклітини. У зв'язку з цим, певний інтерес викликає гіпотеза Геодакяна [29] ... «про більшу фенотипову дисперсію чоловічої статі в порівнянні з жіночою»... Автор розглядає інформацію чоловічої статі (безпосередньо пилки) в якості еволюційного «авангарду» передачі екологічної інформації поточного року й зазначає, що безпосередньо залишок пилкових зерен призводить до елімінації більшої частини з них, особливо при зростанні екстремальності умов середовища. Тоді

як жіноча стать, тобто яйцеклітини, еволюційно більш захищені, і вони є джерелом генетичного потоку інформації. У зв'язку з цим логічно можна б було передбачити, що вірогідність наявності запасів коадаптованих блоків генів адаптації (еволюційна пам'ять про середовище) у яйцеклітин вища, ніж у пилкових зерен. Залишок пилкових зерен, як зазначає Тер-Аванесян [30], слугує «мобілізаційним резервом» рослин, що забезпечує запліднення в несприятливих умовах.

3. Вільний обмін генами при гібридизації в роді *Capsicum* L. ускладнений завдяки наявності цілого каскаду бар'єрів несумісності. При чому, даний ефект простежується від непроростання пилку на приймочці маточки до прояву стерильності у рослин F_1 та розщеплюваних популяцій.

Бібліографія.

1. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. – Кишинев: Штиинца, 1980. – 587 с.
2. Майр Э. Зоологический вид и эволюция: Перевод с англ. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
3. Самовол А.П. Прогноз уровня и спектра генотипической изменчивости в F_2 на основе оценки гетерозигот F_1 по степени онтогенетической приспособленности // Методические указания для культуры томатов. – Кишинев: Ин-т генетики АН РМ, 1992. – 32 с.
4. Holmes F.O. Inheritance of resistance to tobacco-mosaic disease in the pepper//Phytop. – 1937. Vol. 27. – P. 637-642.
5. Bansal R.D., Khatri H.L., Sharma O.P. Interaction between tobacco mosaic virus and *Colletotrichum capsici* in *Capsicum annum*// Pytop. Medit. – 1978. – 17. – P. 210-211.
6. Lapidot, M., Paran, I., Ben-Joseph, R., Ben-Harush, S., Pilowsky, M., Cohen, S., Shifriss C. Tolerance to cucumber mosaic virus in pepper: Development of advanced breeding lines and evaluation of virus level // Plant Dis. - 1997.-Vol.81.- P.185-188.
7. Cook A.A. A mutation for resistance to potato virus Y in pepper// Phytop. – 1961. – 51. – P. 550-552.
8. Milbrath G.M., Cook A.A. Virus diseases of pepper (*Capsicum* sp.) in Hawaii// Plant Disease Rep. – 1971. – Vol. 2. – P. 17-22.
9. Márcia de Moraes Echer, Cyro Paulino da Costa Reaction of sweet pepper to the potato virus Y (PVYm)1 // Scientia Agricola. – 2002. - Vol. 59, n.2. - P.309-314.
10. Horsfall J.G., Mac Donnel A.D. Varietal susceptibility of peppers to bacterial spot// Plant. Dis. – 1940. – Rep. 24. – P. 34.
11. Greenleaf W.H. Resistance levels to the bacterial leaf spot disease in

peppers// Proc. Assoc. Sout. Agric. Work. – 1960. – 57. – P. 238.

12. Byung-Soo Kim, Young-Chun Kim, Kwang-Sik Shin and Jeong-Hoon Kim Near-Isogenic Lines for Genes Conferring Hypersensitive Resistance to Bacterial Spot in Chili Pepper // Plant Pathol. J. – 2007. – Vol. 23(3). – P. 155-160.

13. Kimble K.A., Grogan R.G. Resistance to *Phytophthora* root rot in peppers// Phytop. USA. – 1960. – 50. – P. 642.

14. Bazan de Segura C. Busqueda hongo *Phytophthora citrophthora*// Turialba, Costa Rica. – 1962. – 12, 1. – P. 16.

15. Véronique Lefebvre, Arnaud Thabuis, Bertrand Servin, Anne-Marie Daubèze, Patrick Signoret, Frédéric Hospital, Alain Palloix Results of three cycles of marker-assisted backcross in pepper for resistance QTLs to *Phytophthora capsici*// Proc. XIIth Meeting on Genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant Noordwijkerhout, The Netherlands, May 17-19, 2004. – P. 73-79.

16. Hare W.W. Inheritance of *Cercospora* resistance in pepper// Phytop. USA. – 1960. – 50. – P. 642.

17. Nakayama R.M. *Verticillium* wilt and *Phytophthora* blight of chile pepper// Diss. Abst. USA. – 1960. – 20, 12. – P. 44-84.

18. Hare W.W. Inheritance of resistance of plante to nematodes// Phytop. – 1965. – Vol. 55, № 11. – P. 1162-1167.

19. Fausto de Souza-Sobrinho, Wilson Roberto Maluf, Luiz A.A. Gomes, Vicente Paulo Campos Inheritance of resistance to *Meloidogyne incognita* race 2 in the hot pepper cultivar Carolina Cayenne (*Capsicum annuum* L.)// Genet. Mol. Res. – 2002 – Vol. 1 (3). – P. 271-279.

20. Андрющенко В.К., Жученко А.А., Самовол А.П., Затуливетер В.И. Потенциальные возможности генофонда перцев по содержанию биологически ценных компонентов в плодах в связи с селекцией на качество// Тез. докл. Науч. – произв. конф. «Научно-технический прогресс в орошаемом земледелии и овощеводстве». – Кишинев. – 1979. – С. 16-18.

21. Samovol A.P., Andryushchenko V.K., Zatuliveter V.I. Biochemical evaluation of the pepper gene pool// *Capsicum* newsletter. Turin – Italy. – 1983. 2. – P. 43-45.

22. Erik A.M. de Swart, Leo F.M. Marcelis, Roeland E. Voorrips Search for low temperature tolerant *Capsicum* accessions to conserve energy in greenhouse pepper production// Proc. XIIth Meeting on Genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant Noordwijkerhout, The Netherlands, May 17-19, 2004. – P. 101-108.

23. Smith F.G., Heizer C.B. Taxonomy of *Capsicum chinense* Jacq. and the Geographic Distribution of the cultivated *Capsicum* species// Bulletin of the Torrey Botanical Club. – 1957. – V. 84, № 6. – P. 413-420.

24. Lippert L.F., Smith P.G., Bergh B.O. Cytogenetics of the vegetable crops: Garden pepper, *Capsicum* sp.// Bot. Rev. – 1966. – 32, № 1. – P. 24-55.
25. Pickersgill Barbara. Relation-ships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (genus *Capsicum*)// Evolution. – 1971. – 25. – P. 683-691.
26. Eshbaugh W.H. A biosystematic and evolutionary study of *Capsicum baccatum* (Solanaceae)// Brittonia. – 1970. – 22. – P. 31-43.
27. Smith P.G., Heizer C.B. Taxonomic and genetic studies on the cultivated peppers: *Capsicum annuum* and *C. frutescens* L.// Amer. Bot. – 1951. – 38. – P. 362-368.
28. Ballard R.E., Mc Clure J.W., Eshbaugh W.H., Wilson K.G. A chemosystematic study of selected taxa of *Capsicum*// Bot. – 1970. – V. 57, № 2. – P. 225-233.
29. Геодакян В.А. О существовании «отцовского эффекта» при наследовании эволюционирующих признаков// Докл. АН СССР. – 1979. – Т. 248, № 1. – С. 230-234.
30. Тер-Аванесян Д.В. Оплодотворение растений ограниченным количеством пыльцы // Агробиология. – 1946. - № 3. – С. 71-77.

А.П. Самовол, П.Ю. Монтвид, В.А. Костромитин Пред- и постсингамная несовместимость видов в роде *Capsicum* L.

Резюме. Проанализированы межвидовые отношения в роде *Capsicum* L. Сделаны выводы о проявлении стерильности гибридов F₁ при прямых скрещиваниях и возможности получения потомства при обратных скрещиваниях, двухсторонней несовместимости между дикорастущими видами. Существование эволюционно-отработанных мощных барьеров несовместимости между *Capsicum annuum* и *Capsicum pendulum* требует использования метода культуры *in vitro* для получения жизнеспособного потомства.

О.Р. Samovol, Montvid P.Yu., V.A. Kostromitin Pre- and postsyngamic incompatibility of species in *Capsicum* L. genus.

Summary. Interspecific positions in *Capsicum* L. genus have been analyzed. The conclusion is drawn about the manifestation of F₁ hybrids sterility during direct and back crossing and the possibility of obtained progeny during backcrossing bi-side incompatibility between wild species. Existence of evolutionally mastered powerful barriers of incompatibility between *Capsicum annuum* and *C. pendulum* requires the use of the method of culture *in vitro* for obtaining viable progeny.