ZÖLDSÉGTERMESZTÉSI KUTATÓ INTÉZET, KECSKEMÉT

Igazgató: Dr. Mészöly Gyula, MTA lev. tagja

A LYCOPERSICON ESCULENTUM x SOLANUM PENNELLII UTÓDNEMZEDÉKEINEK GENETIKAI ELEMZÉSE

Doktori disszertáció

Készitette:
Farkas József

Kecskemét
1971.

JATE KÖZPONTI KÖNYVTÁRA
Folyóiratok
Szeged

Diss. B 686

József Attila Tudományegyetem Klebelsberg Központja
SZEGED

TARTALOM

	Oldal
I. IRODALMI RÉSZ	1
A./ A Lycopersicon genus faj- és nemzetséghibridjei	3
1. Lycopersicon és közel-rokon Solanum fajok	3
2. Inkompatibilitási és sterilitási rendszer	4
3. Fajhibridek	11
B./ A faj- és nemzetségkeresztezés céljai	14
1. Rezisztencia-gének átvitele a kulturparadicsomba	14
2. A kulturparadicsom minőségi tulajdonságainak javitása	16
3. Kvantitativ jellegek öröklődésének tanulmányozása	17
4. Vad-faj kromoszóma-részek viselkedése L. esculentum genomban	17
5. Fajhibridek citológiájának vizsgálata	18
6. Citoplazma-genom kölcsönhatás kutatása	18
C./ TMV-rezisztencia a faj- és nemzetséghibridekben	19
1. Allél-vizsgálatok	19
2. TMV-rezisztencia-gének jellemzése	21
3. TMV-rezisztenciával kapcsolatos problémák	25
II. KISÉRLETI RÉSZ	29
A./ Anyag és módszer	29
1. Kisérleti növények leirása	29
2. Kisérleti növények felnevelése	33
3. TMV-törzsek, mesterséges fertőzés módszere	33
4. Kisérletek statisztikai értékelése	34
5. Egyéb meghatározási módszerek	35

Oldal

B./ Kisérleti eredmények 36

1. A Solanum pennellii TMV-ellenállóságának genetikai természete 36
2. A Solanum pennellii TMV-rezisztencia-génjének /Tm_{SP}/ kapcsolódás-vizsgálata 41
3. Solanum pennellii vonalak termékenysége 43
4. Adalék a S. pennellii Lycopersicon-genusba tartozásához 47

C./ Az eredmények megvitatása 51

1. A Solanum pennellii /SP-1/ TMV-rezisztenciája 51
2. Termékenyülés 55
3. Solanum pennellii Lycopersicon-jellemvonásai 59

III. TÉZISEK 62

IRODALOM 63

BEVEZETÉS

Doktori disszertációm tárgya a Lycopersicon esculentum x Solanum pennellii keresztezés utódnemzedékeinek genetikai vizsgálata. Munkám elsősorban az Intézetünkben folyó paradicsomnemesitési tevékenységhez kapcsolódik és része a paradicsom komplex kutatási programnak.

A S. pennellii új dohánymozaikvirus /TMV/ ellenállósági forrás, s miután az eddig tanulmányozott rezisztencia-gének egyike sem teljesen kielégitő, a munka egyik célja az ellenállóság genetikai mechanizmusának kideritése.

A TMV-rezisztencia-génekhez csökkent fertilitás kapcsolódik, a S. pennellii ellenállóságát is szükség volt e szempontból megvizsgálni, mivel a termékenység csökkenése nemcsak a termés mennyiségi, hanem minőségi vonatkozásait is érinti. E vad faj közel rokon a Lycopersiconnal - munkám során néhány fontos szempontot vizsgáltam meg ebben a vonatkozásban.

Disszertációm első felében a témával kapcsolatos irodalom áttekintését adom. Részletesen foglalkozom az inkompatibilitási és sterilitási rendszerrel, mivel ez alapvető a vizsgált fajhibrid termékenyülési képességét illetően. A fajkeresztezések céljainak áttekintése után ismertetem a TMV-rezisztencia-géneket és a velük kapcsolatos problémákat.

A disszertáció második része a kisérleti munkával és annak eredményeivel foglalkozik. A kisérleti növények jellemzése, felnevelése és az alkalmazott módszerek leirása után a S. pennellii TMV ellenállóságának genetikai természetével kapcsolatos eredményeket közlöm.

Foglalkozom az utódnemzedékek termékenységével és néhány adattal hozzájárulok a S. pennellii Lycopersicon genonba tartozásának bizonyitékaihoz. Befejezésül megvitatom a kapott eredményeket /irodalmi adatokkal való összevetés, következtetések levonása/. A tézisek a főbb eredmények rövid összefoglalását adják.

I. IRODALMI RÉSZ

A/ A Lycopersicon genus faj- és nemzetség-hibridjei

1. Lycopersicon és közel-rokon Solanum fajok

A Lycopersicon nemzetség 6-7 fajból áll, melyek morfológiájukat, környezeti viszonyokra történő reagálásukat, citológiájukat és termékenyülési viszonyaikat tekintve egymással közel-rokonok.

OGNYANOVA és SHUKAROV /1967/ Lycopersicon rendszereket áttekintő munkájából az derül ki, hogy MULLER /1940/ rendszere az ősforrás, amelyen a későbbi szerzők sem eszközöltek lényeges változtatást.

A nemzetség két alnemzetségre oszlik: a piros termésü Eulycopersicon-ra, amely magában foglalja a L. esculentumot és L. pimpinellifoliumot, valamint a zöld bogyójú Eriopersicon-ra, amelybe a L. chilense, L. peruvianum, L. hirsutum és L. glandulosum tartoznak.

A rendkivül nagy és 2000-nél több fajt magában foglaló Solanum genust általában úgy tekintik, mint a Lycopersiconnal legközelebbi rokon nemzetséget és annak valószinü ősét. LINNE a paradicsomot eredetileg a Solanum-nak tekintette, 1754-ben MILLER adta a jelenlegi besorolást.

A meglehetősen nagy morfológiai különbségek mellett a Lycopersicon genust a következő tulajdonságai alapján különithetjük el a Solanumtól: a steril portokcsúcs, a pollen a portokok hosszanti felnyilásakor kerül ki a szabadba, a portokok lateralisan kapcsolódva portokcsövet képeznek a bibe körül.

A Solanum nemzetség azon fajait /S. etuberosum, S. ochrantum, S. lycopersicoides, S. pennellii/, melyek a legszorosabb morfológiai ha-

sonlóságot mutatják a Lycopersicon fajaihoz, a következőképpen csoportositották: subgenus Pachystemon, sectio: Tuberarium, subsectio: Hyperbasarthrum, seria: Juglandifolia /WANN és JOHNSON, 1963/.

A S. pennelliit PENNELL találta 1925-ben, az elnevezés és rendszertani besorolás CORRELL /1958/ munkája. Pontos elterjedési területe még nem ismert - Peruban sok helyen található /RICK, 1960/.

2. Inkompatibilitási és sterilitási rendszer

Inkompatibilitásról akkor beszélünk, ha a pollen nem csirázik a bibe felületén vagy a pollentömlő nem hatol le a bibeszál teljes hosszában a petesejtig és elmarad a megtermékenyités.

A növényfajokat a pollentömlő és a bibeszál közötti reakció alapján 4 csoportba lehet osztani /LEWIS és CROW, 1958/:

1. ön-inkompatibilis: SI
2. ön-kompatibilis : SC /SI bibeszálban SC pollentömlő növekedése gátolt, SC bibeszálban SI pollentömlő növekedése akadálytalan/
3. ön-kompatibilis : Sc /SI bibeszálban Sc pollentömlő növekedése akadálytalan, Sc bibeszálban SC pollentömlő növekedése gátolt/
4. ön-kompatibilis : Sc' /SI bibeszálban Sc' pollentömlő és Sc' bibeszálban SC pollentömlő növekedése akadálytalan/

A keresztezési inkompatibilitás /cross-incompatibility/ az SI-fajok között a Nicotiana-nál ismert inkompatibilitáshoz hasonló: a sikeres keresztezéshez a szülőkben eltérő S-allélek jelenléte szükséges,

azaz egy adott S-alléllal rendelkező pollentömlő nem növekszik az ugyanazon allélt tartalmazó bibeszálban /ugyanez a helyzet egy SI fajon belül is/.

Az SI és SC fajok akkor inter-kompatibilisek, ha az ön-inkompatibilis fajt használjuk apaként, azaz az SC-hez egyirányú inkompatibilitás kapcsolódik.

A fajok között inkompatibilitás ezen egyirányú tipusát a következő sémában foglalhatjuk össze:

♀	♂	Keresztezés
ön-inkompatibilis	ön-kompatibilis	sikertelen
ön-kompatibilis	ön-inkompatibilis	sikeres

Számos faj- és nemzetség-keresztezésben találtak ilyen reciprok kompatibilitási különbségeket, pl. Solanaceae, Scrophulariaceae, Linaceae, stb.

CHMIELEWSKI /1966/ közli, hogy van egy kivétel a Lycopersicon genusban lehetséges egyirányú keresztezhetőség /Eulycopersicon x Eriopersicon/ alól: a L. hirsutum f. glabratum x L. esculentum keresztezés üvegházi körülmények között viszonylag jó magkötés mellett sikeres. Szerinte a L. hirsutum f. glabratum teljesen SC.

Van azonban még ennél is kivételesebb eset: MARTIN /1961/ L. esculentum x L. chilense keresztezésben talált S-gént tartalmazó szegregánsokat, amelyek ön-inkompatibilisek és nem gátolják az SC fajok pollentömlőjének növekedését. Az S gén egyedül nem elégséges az inkompatibilitási reakcióhoz - MARTIN egy poligénes rendszer által irányitott egyensúlyt tételez fel a bibeszál pollentömlő növekedését segitő és gátló anyagai között.

MARTIN /1966/ három módszert próbált ki a Lycopersicon fajkeresztezésekben lévő egyirányú akadály leküzdésére:

1. L. hirsutum f. glabratum x L. esculentum. A pseudoinkompatibilitás használata: szabadföldön emasculacio nélkül, szezon végén az idős növényeken végzett beporzást, s így sikerült a fenti keresztezést és a L. esculentum irányába a BC-t végrehajtani.
2. L. hirsutum f. typicum x L. esculentum. A fertilitási gének introgressziója: a L. esculentum x L. hirsutum f. typicum F_1 és BC_1 /L. h. x F_1/ keresztezésével létrehozott "komplex hibridet" használta ♀-ként, ami hozzávetőlegesen egyenértékü a fenti keresztezéssel.

E módszerek eredményességét elősegiti, hogy a L. hirsutum f. glabratum teljesen SC, a f. typicum egyes populációi is lehetnek SC-k /CHMIELEWSKI, 1966/.

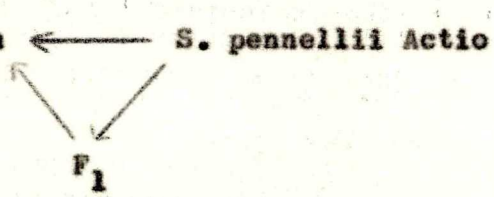
3. Solanum pennellii x L. esculentum. Hid-faj alkalmazása: S. pennellii x L. hirsutum f. glabratum /hid-faj/ keresztezés, majd a BC_{LH} sikeres volt - ennek eredménye a L. hirsutum genom S. pennellii plazmában. Ezt egyelőre még nem sikerült ♀-ként alkalmazni L. esculentum keresztezésben.

A Lycopersicon x Solanum sikertelen keresztezésekből származó beporzott bibeszálak mikroszkópikus vizsgálata bebizonyitotta, hogy a pollentömlő növekedése gátlódott a bibeszálban /S. ochrantum, S. etuberosum, S. lycopersicoides/, vagy lenőtt ugyan a petesejtig, de a megtermékenyités nem, vagy csak néhány esetben történt meg /S. etuberosum és S. lycopersicoides/.

Mindhárom émlitett Solanum faj ön-inkompatibilis /WANN és JOHNSON, 1963/.

S. pennellii-ből három gyüjtemény áll jelenleg a kutatók rendelkezésére: S. p. Actio /jelölése a továbbiakban: SP-1/ ön-kompatibilis; S. p. Sisicaya /SP-2/ és S. p. Nazca /SP-3/ ön-inkompatibilisek.

RICK /1960/ közölte, hogy sikeres keresztezés az alábbi séma szerinti kombinációkban lehetséges:



Az inkompatibilis keresztezésekben vagy nem képződött bogyó, vagy parthenocarp termés fejlődött, ami annak tulajdonitható, hogy a pollen többségében nem hajt tömlőt a bibe felületén. Ez a keresztezési séma megegyezik az Eulycopersicon x Eriopersicon hibrideknél találtakkal.

HARDON /1962, 1967/ egyirányú inkompatibilitást talált a L. esculentum és a S. pennellii között. Mind a három gyüjteményt keresztezhetjük L. esculentummal, de csak akkor, ha az utóbbi az anya. A L. esculentum x SI S. pennellii F_1 és F_2 egyedei az apa-partner SI-reakcióját mutatják - hasonlóan Mc GURIE és RICK /1954/ L. esculentum x L. peruvianum F_1 és F_2 eredményeihez.

A L. esculentum x SP-1 F_1 ön-kompatibilis és az SI S. pennellii gyüjteményekkel való visszakeresztezés közelitőleg 1 SI : 1 SC arányban hasadt.

Ez az eredmény alátámasztja LEWIS és CROW /1958/ fokozatos mutációs modelljét a S-alléleket illetően SI-től SC-ig - ebben az evolúciós folyamatban a S. pennellii Actio közbülső helyet foglal el.

A LEWIS és CROW-féle elképzelés alapján azonban nem tudjuk értelmezni az SI S. pennellii x /L. esculentum x SI S. pennellii/ keresztezés sikertelenségét, noha a 2SI S. pennellii különbözik egymástól S-alléljaiban.

Hasonló megfigyelésről számolt be Mc GURIE és RICK /1954/ /L. esculentum x L. peruvianum/ és MARTIN /1961/ /L. esculentum és L. chilense/ is.

A jelenség oka egy poligénes akadály /barrier/ az SI-fajok bibeszálában, amit a bibe pollentömlő növekedést szabályzó anyagain kivül a bibeszál hosszának és a pollentömlő növekedési képességének viszonya határoz meg. A hosszú bibeszálú, nagy pollenü SI Solanum pennellii pollentömlője könnyen lenő a rövid bibeszálú L. esculentum magkezdeményéig. A reciprok keresztezés az ellenkező értelmü különbségek következtében sikertelen /HARDON, 1967/.

A fajok közötti keresztezés egyirányú akadályának leküzdése megnövelné a gén-kicserélődés lehetőségét, mivel a hibridizáció mindkét irányban korlátlan lenne.

Az inkompatibilitási rendszert határozottan el kell választani a sterilitástól, mivel az utóbbi esetben a megtermékenyités megtörténik, de kromoszóma-rendellenességek vagy fiziológiai zavarok hatnak az embrio-fejlődésre, vagy a gaméta-képzésre. Ennek következtében hibrid-életképtelenség, -gyengeség, vagy -sterilitás léphet fel.

Számos közlemény foglalkozik az embriók abortálódásával, amely interspecifikus és különböző ploidszintü fajok közötti keresztezésekben gyakori jelenség.

A Lycopersicon nemzetséget Eulycopersicon x Eriopersicon fajkeresztezés esetén érinti.

A legtöbb kutató tapasztalata szerint a L. esculentum x L. peruvianum keresztezésekben a bogyókötés jó, azonban az embriók már korai állapotban abortálódnak; az érett bogyóban csak apró magrügyek vannak.

A pimpinellifolium-peruvianum hibrid szövettani vizsgálatával COOPER és BRINK /1945/ kideritették, hogy az embrió korai fejlődése közel normális, később az endospermium-degeneráció eredményeként összeesik. Ez a nehézség embrió-tenyésztési eljárással kiküszöbölhető - a problémát a tenyésztéshez megfelelő méretü embrió megtalálása jelenti, amihez több száz bogyó átvizsgálása szükséges /RICK és BUTLER, 1956/.

A hibridek esculentum szülővel történő visszakeresztezése csaknem olyan nehéz, mint az F_1 létrehozása.

A L. esculentum x L. chilense keresztezés esetében a "sterilitási gát" már kisebb: nagy /tenyésztésre alkalmas/ embriók fejlődnek és nagyobb gyakorisággal keletkeznek életképes magvak. A megtermékenyülési viszonyok hasonló javulását figyelték meg az esculentum szülővel történő BC-kban is.

A L. esculentum x L. hirsutum keresztezésből különösebb nehézség nélkül kaphatunk hibrid-magot.

Az embriók abortálódása főleg a kettős megtermékenyitéssel kapcsolatos: az interspecifikus keresztezésekben változatos allél-dózis egyensúlytalanság lép fel az endospermiumban - két anyai és egy apai eredetü kromoszóma-készlet -, ami a fajon belüli keresztezésekben kompenzálódik.

Ez számos fejlődési rendellenességet okoz /abnormális vacuolizáció, sejtfalképződés gátlása/, ami az endospermium, majd az embrió

teljes degenerációját eredményezi /STEBBINS, 1958/.

A megtermékenyitési viszonyok jobbak, ha 4n Eulycopersicon x 2n Eriopersicon keresztezést hajtanak végre. Pl.: 4n L. esculentum x 2n L. peruvianum kombinációkban rendes magvak képződhetnek nagyobb gyakorisággal, mint diploid szinten és ezekből embrió-tenyésztés, vagy egyéb különleges segitség nélkül is rendesen végbemenő csirázással sesquidiploid /triploid/ növények fejlődnek /GYŐRFFY-MAKÓ, 1962/.

Feltehetően az endospermium és anyai szövet közötti kromoszómaszámbeli egyensúly olyan mértékben megjavult, hogy az endospermium képes az embriót eredményesen táplálni.

Hasonlóak a viszonyok a Lycopersicon x Solanum keresztezés esetén. A L. esculentum x S. etuberosum keresztezésben 100-120 órával a beporzás után az endospermium fejlődés megindul - sejtjei kisebbek a normálisnál -, egynéhány esetben a megtermékenyités tehát valóban megtörtént. Később az endospermium degenerálódott és ezt az embriózsákkal szomszédos anyai szövet /endothelium/ abnormális növekedése /tumor/ követi. A jelenség hasonló BRINK és COOPER /1945/ által leirt "szomatoplasztikus sterilitás"-hoz.

Embrió-fejlődés hiányában lehetetlen volt táptalaj alkalmazása. Az emlitett szövetburjánzás megakadályozta a chalaza-edénynyalábok kialakulását, igy az endospermium és az embrió táplálékhiány miatt pusztult el. WANN és JOHNSON /1963/ feltételezik, hogy a valóságos ok az endospermium, embrió és az anyai szövet közötti fiziológiai kapcsolatokban van.

A L. esculentum x S. lycopersicoides F_1 önporozva számos parthenokarp, de néha szokatlanul nagy bogyókat is hozott néhány embrióval,

melyeknek fejlődése azonban rendellenes. 8-10 nappal a megporzást követően az integumentum sejtek hypertrophiája figyelhető meg: A szaporodó sejtek megtöltik az embriózsákot, amit annak collapsusa követ. Az F_1-ben az ovulumok fertilitása legalább olyan alacsony, mint a pollené. Az F_1 x L. esculentum és a reciprok keresztezésben embrió rendszerint nem fejlődik /BILLS és MARTIN, 1962/.

A fajkeresztezésekben megfigyelt termékenység-csökkenésnek gamétás sterilitási okai is lehetnek. A L. esculentum x L. peruvianum F_1-ben a léha pollen % mintegy 20-30, a megkezdemény abortálás mértékéről nincs közlés. Egyéb fajhibrideknél a gamétás sterilitás mértéke jóval kisebb.

A gaméta-fertilitás rendellenességeit nagyrészt magyarázni lehet a meiozis lefolyásával: pl. szabálytalan kromoszóma-megoszlás, hídképződések, rendellenes párosodási viszonyok, stb. Ez utóbbira példa a L. esculentum x S. lycopersicoides F_1, ahol az I. metafázisban a kromoszómák 14,8 %-a párosodott, mint bivalens /RICK, 1951/.

A L. esculentum x S. pennellii F_1 meiozisa szabályosnak tekinthető, bár kis százalékban meta- és anafázisban univalensek figyelhetők meg és négy bivalens heteromorf /1, 5, 7, 8 kromoszóma/, de ez nem zavarja a chiasma-képzést /RICK, 1960/.

3. Fajhibridek

Az Eulycopersicon fajok keresztezésekor semmiféle nehézség nem merül fel egyik irányban sem, a hibridek citogenetikai viselkedése annyira hasonlit a fajon belüli hibrideknéz, hogy sok kutató hajlamos a L. pimpinellifoliumot a L. esculentum változatának, mintsem külön fajnak tekinteni.

A visszakeresztezési és F_2 nemzedékek rendes genetikai hasadást mutatnak. A L. esculentum x L. hirsutum keresztés növényházban - minden különösebb beavatkozás nélkül - sikeres /különösen a f.glabratummal/, az F_1-ek fertilitása rendes.

RICK és BUTLER /1956/ véleménye szerint az összes Lycopersicon fajhibrid közül a L. esculentum x L. peruvianum kombináció a legigéretesebb új kivánatos jellegeknek termesztett paradicsomfajtákba történő bevitelére. A legtöbb betegséggel szembeni ellenállóságot biztositó vadfajok egyike.

MAKÓ /1969/ véleménye szerint diploid szinten kb. 5-6000 keresztezés bogyóinak átvizsgálásakor kapnak egy életképes hibridmagot. Többen embrió-tenyésztéssel, mások anélkül /pl. MÉSZÖLY, 1955; MAKÓ, 1964/ kaptak hibridet, az eredményes keresztezések száma még igy is rendkivül kevés.

A L. chilense, a L. peruvianummal közel-rokon faj, a keresztezés könnyebb, az F_1-ek termékenysége jobb, mint peruvianummal. RICK és BUTLER /1956/ feltételezi, hogy a L. chilenseben és a L. peruvianumban számos fontos recessziv gén van, hasonlóan az og = óarany virágszin, aw, al: anthociánmentesség génekhez. Azonban egyrészt gyakoriságuk kicsi, másrészt az öntermékenyülésre való képtelenség miatt ritkán rögzitődnek homozigóta állapotban.

Az ún."komplex" fajhibridek előállitása azzal a céllal történt, hogy egy termesztési körzet összes kórokozója ellen védettséget nyújtó növényanyagot szelektáljanak. E komplex hibridekben az összes Lycopersicon faj szerepel.

Az első ilyen hibrid FRAZIER és munkatársai /1946/ nevéhez fűződik, L. esculentum, L. hirsutum, L. peruvianum, L. chilense voltak a partnerek.

A másik ismertebb komplex fajhibridet MÉSZÖLY /1956/ állitotta elő. A szülők a L. esculentum, L. pimpinellifolium, L. peruvianum és L. hirsutum voltak. A Solanum és Lycopersicon fajok közötti keresztezhetőség lehetősége mindaddig ismeretlen volt, mig RICK /1951/ nem közölte, hogy a L. esculentumot sikeresen keresztezte a Solanum lycopersicoidessel, majd később a Solanum pennelliivel /RICK, 1960/.

WANN és JOHNSON /1963/ 15 Tuberarium sectioba tartozó fajt keresztezett Lycopersicon fajokkal. A már emlitett 2 fajon kivül a S. ochrantum és a S. etuberosum mutatott némi keresztezhetőségi hajlandóságot.

A S. ochrantum bogyót kötött a L. chilense vagy L. peruvianum pollennel történt beporzáskor, de a termés parthenokarp: a megtermékenyités valószinüleg nem történt meg.

A S. etuberosum pollenjével történő beporzáskor bogyókötés volt a L. esculentumon, de életképes hibridmagot nem sikerült kapni /bár néhány esetben a megtermékenyités megtörtént/.

A L. esculentum x S. lycopersicoides keresztezés esetén köztes nagyságú magkezdemények fejlődtek, néhány elérte a mag állapotot, de nem csirázott, ezért csak steril kultura segitségével tudtak F_1 növényeket felnevelni. Az F_1-ek nagyobb vigorral növekedtek, mint az egyes szülők. A vizsgált 25 jelleg közül ötben a S. lycopersicoides és csak háromban voltak dominánsak a L. esculentum tulajdonságok, 17 jelleg köztesnek mutatkozott /RICK, 1951/.

A L. esculentum x S. pennellii keresztezés viszonylag könnyen sikeres, feltünő az F_1-ek nagyfokú fertilitása. 30 jelleg öröklődését figyelték meg F_1-ben, 11-ben a S. pennellii dominanciáját állapitották meg, 6 esetben a paradicsom jellegzetessége volt domináns és 13 tulajdonság köztes megjelenésü /RICK, 1960/.

B/ A faj- és nemzetségkeresztezés céljai

1. Rezisztencia-gének átvitele a kultur-paradicsomba

A fajhibridek iránt megnyilvánuló nagy érdeklődés főként annak a gyakorlati célnak tulajdonitható, hogy a nemesitès a vadfajokból kivánatos jellegeket - elsősorban különféle betegségeknek ellenálló-képességet - kivánja a L. esculentum kertészeti alakjaiba átvinni.

A keresztezési munka 1910 és 1920 között kezdődött, amikor megfigyelték, hogy vad paradicsomfajok számos betegséggel szemben ellenállóságot mutatnak. Az 50-es évek elején a fajkeresztezés különösen népszerü területe lett a kutatásnak, számos országban /különösen USA-ban/ programokat inditottak egy-egy betegség elleni rezisztencia felkutatására, s ennek eredményeképpen több hatásos gént fedeztek fel /1. táblázat/.

1. táblázat

Fontosabb rezisztencia-gének

Kórokozó	Gén	Gén eredete	Ellenálló kereskedelmi fajta
Verticillium	Ve	?	+
Fusarium	I_{1-2}	L. pimpinellifolium	+
Cladosporium	Cf_{1-4}	L. pimpinellifolium L. hirsutum	+
Phythophthora	Ph	L. pimpinellifolium	+
Fonálféreg	Mi	L. peruvianum	+ .
Dohánymozaikvirus /TMV/	Tm, Tm2, $Tm2^a$	L. peruvianum L. hirsutum	- .

+ = van, - = nincs, . = csökkent fertilitás

A L. pimpinellifoliumból származott rezisztencia gének: Cf_2 és Cf_3: jelentőségük új rasszok fellépése következtében csökkent.

Ph: csak a Phythophthora 0 rasszával szemben nyújt védelmet.

I_1 és I_2: ellenállnak a Fusarium 1 és 2-es rasszának, I_2-t tartalmazó kereskedelmi fajta még nincs. A génekhez nem kapcsolódnak előnytelen tulajdonságok /WALTER, 1967/.

A L. hirsutumból származik a Cf_4, mely a Cladosporium fulvum legtöbb rasszával szemben ellenállást biztosit.

Az egyik legproblematikusabb paradicsombetegséggel, a TMV-vel szemben ellenállást mutató vonalakat sikerült előállitani egy L. hirsutummal /PI 126 445/ képzett fajhibridből /WALTER, 1956/.

A L. peruvianumból származó fontos rezisztencia gén az Mi /tökéletlenül domináns, a 6-os kromoszómán/ a fonalféreg ellen biztosit védelmet. A rezisztencia, különösen Mi/+ növényeknél csökken, ha a talaj hőmérséklete emelkedik. Az Mi-hez kapcsolt kedvezőtlen tulajdonság: az eddig előállitott termesztésre alkalmas fajták csökkent fertilitást mutatnak /PECAUT és LATERROT, 1966/.

ALEXANDER és HOOVER /1955/ közlése szerint a L. peruvianumban van a legnagyobb lehetőség a TMV ellenállóság vonatkozásában. Valóban a jelenleg legjobb TMV rezisztencia-gének a Tm2 és a $Tm2^2$ L. peruvianum eredetüek.

A Tm néhány komplex fajhibrid eredetü vonalból származik.

A S. lycopersicoides ellenállónak mutatkozott TMV és curly top virussal szemben /BILLS és MARTIN, 1962/.

A S. pennellii /SP-1/ ellenálló a fusariumos hervadással /Fusarium oxysporum f. lycopersici/ és a szürke levélfoltossággal /Stemphylium solani/ szemben. Mindkét rezisztenciát egy-egy domináns gén ha-

tározza meg. A fusariumos hervadás esetében az ellenállási gén azonos az I-vel: a szürke levélfoltosság génjének allél kapcsolatát Sm-mel nem sikerült megállapitani. Érzékeny Septoriára, fonalféregre, Cladosporiumra /WANN, 1963/.

A Phythophthorával szemben mutat bizonyos "szabadföldi ellenállóságot" /HODOSSY, 1969/. Rezisztens a fehérléggyel /Trialeurodes vaporariorum/ szemben, ami a mirigyszőrök váladékának következménye /GENTILE et al., 1968/.

2. A kultur-paradicsom minőségi tulajdonságainak javitása

PORTER és LINCOLN /1950/ olyan L. pimpinellifolium hibridekről számol be, melyek bogyóinak lycopin-tartalma a termesztett fajtákénak kétszerese is lehet. További közlemény azonban ezen anyag felhasználásáról nincs.

A két legfontosabb szin-gén a hp /high pigment = kétszeres likopin és béta-karotin tartalmat eredményez/ és az og^c /crimson = bibor: intenziv vörös szinü/ is fajhibrid-eredetü és alkalmas lesz a szinnel kapcsolatos problémák megoldására /ANDRÁSFALVY-FARKAS-ANDRÉ, 1970/.

A L. hirsutum és L. chilense közötti bogyószin-különbségeket legalább 3 gén határozza meg: likopin szintézist gátló, bogyóhús sárga szinét mérséklő és a bogyóhéj szinét módosító gének /MANNUNTA, 1951/.

Szárazanyagtartalom vonatkozásában többen nyúltak a vad-fajokhoz, leginkább a L. pimpinellifoliumhoz, illetőleg ehhez az alak-körhöz. Ezen jelleg alacsony heritabilitású, kevés gén /kb. 3/ által meghatározott /ld.: bővebben ANDRÁSFALVY-FARKAS-ANDRÉ, 1970/.

3. Kvantitativ jellegek öröklődésének tanulmányozása

A L. pimpinellifolium és a L. esculentum bogyónagysága között a mennyiségi eltérés olyan nagy, hogy ezt a különbséget sok kutató használta ki a kvantitativ öröklődés tanulmányozására. Ugyancsak L. pimpinellifolium fajhibridek szolgáltattak anyagot a koraiság genetikájának tanulmányozásához.

Meglepő, hogy két fajt megkülönböztető morfológiai jellegek vonatkozásában inkább csak egy-két megjegyzés található - e vonatkozásban szinte úttörő jelentőségü TAL /1966/ munkája. A L. esculentum x S. pennellii hibrid utódnemzedékeit 10 morfológiai /9 fajmegkülönböztető/ jelleg öröklődése vonatkozásában tanulmányozta. A portokcsúcs-sterilitás hiánya, mint egyik fő megkülönböztető jelleg: 1 vagy 2 domináns gén jelenlétére vezethető vissza a S. pennelliiben.

4. Vad-faj kromoszóma-részek viselkedése L. esculentum genomban

Eléggé ismeretlen terület, noha a paradicsomban leirt mutáns gének nagy száma meglehetősen könnyüvé tenné az ilyen irányú vizsgálatokat.

RICK /1969/ éppen a S. pennelliivel kapcsolatban végzett kutatásokat: a 2, 6, 8, 10, 11 kromoszóma-teszterek szegregációját vizsgálva azt találta, hogy a 8, 10 és 11 kromoszómáknál eltérés található a BC-ben várt 1:1 hasadástól. A fajhibrid rekombinációs %-ok csökkennek BC_1-től B_5-ig, a 6, 8, 10, 11 kromoszóma esetében - a 2-es kromoszómára a kontrollhoz megközelitően hasonló értékek vannak. A rekombináció alacsonyabb a centrikus és proximális régióban, mint a distalisban. A rekombináció csökkenése a rekombináns ♂ gaméták elimilálódásával kapcsolatos.

5. Fajhibridek citológiájának vizsgálata

Csaknem kizárólag pollen-anyasejtek meiozisát tanulmányozták. A Lycopersicon nemzetségen belül feltünő hasonlóság van a fajok kromoszómái között a pachytén-szerkezetüket és a meiozis folyamán történő viselkedésüket tekintve /ld. bővebben GOTTSCHALK, 1956; RICK és BUTLER, 1956/. A L. esculentum x S. lycopersicoides F_1-ben már komoly rendellenességek vannak /RICK, 1951/.

A S. pennellii kromoszómák nagy hasonlóságot mutatnak a Lycopersiconnal, a megfigyelt rendellenességek a genom kis részére korlátozódnak /KHUSH és RICK, 1963/.

6. Citoplazma-genom kölcsönhatás kutatása

Ha a L. esculentum x S. pennellii keresztezésben a S. pennelliit, mint rekurrens apát használjuk, a citoplazma-genom kölcsönhatás következtében plazmás himsterilitás lép fel /ANDERSEN, 1963/.

Különböző Lycopersicon fajokat használva anyaként a fenti séma szerint fajonként változó érzékenységet tapasztaltak a S. pennellii genom iránt, amit a plazma-különbségek okoznak /ANDERSEN, 1964/.

MARTIN /1967/ lehetségesnek látja megoldani a kultur-paradicsom citoplazmás - himsterilitás kérdését a S. pennellii segitségével.

Másrészt vad-fajok citoplazmája és L. esculentum genom kölcsönhatása szintén citoplazmás himsterilitást eredményez, ezért is jelentős lenne az egyirányú inkompatibilitás letörése /MARTIN, 1966/.

C/ TMV-rezisztencia a faj- és nemzetséghibridekben

A TMV az amerikai monokulturás termesztési feltételek mellett s nálunk az üvegházi hajtatás során az egyik legjelentősebb kórokozó, melynek terjedési és szaporodási mechanizmusát figyelembevéve a preventiv vegyszeres védekezésen kivül /NaOH-os magcsávázás/ nincs "ellenszere" a tenyészidő folyamán az ellenállóságot biztositó géneken kivül.

A környezeti feltételektől függően csökkenti a termékenyülést /10-30 %-kal kevesebb lesz a termés/ és rontja a bogyók biológiai és technológiai értékét /MÉSZÖLY, 1968/.

1. Allél-vizsgálatok

Számos fajhibrid mutat kisebb-nagyobb mértékben ellenállóságot a TMV-vel szemben. Ha csak a génforrásokat nézzük, bizonyos fokig áttekinthetetlennek tünik a kérdés irodalma - már csak azért is, mert az ellenállóságot irányitó genetikai mechanizmusokat gyakran eltérőnek vélik. Ebben elsődleges szerepe az eltérő körülményeknek /hőmérséklet!/, virus-izolatumoknak és a genetikai háttérnek van.

Az allél-vizsgálatok végrehajtása egyszerü feladat: egy pontosan leirt gén és az ismeretlen genotipusú fajhibrid utód-nemzedékeinek /F_1, F_2 és BC/ azonos körülmények közötti összehasonlitása.

HOLMES /1954/ a FRAZIER-féle komplex fajhibrid vonalait használta visszakeresztezési programjában és úgy találta, hogy TMV ellenállóságát 1 domináns gén határozza meg: a Tm /a növény fertőződik, de a virus szaporodása lassú és a tünetek megjelenése késik/. A későbbiek során sok TMV-ellenállósági forrásról bebizonyosodott, hogy ugyanezt a tolerancia gént tartalmazza.

A fontosabbak: WALTER /1956/ szerint a L. hirsutumból származó tolerancia 3 recessziv gén ellenőrzése alatt áll. WATSON és HEINRICK /1951, 1954/ szerint a toleranciát 2 recessziv, későbbi közlésük szerint 2 domináns gén határozza meg /PELHAM, 1966/.

PECAUT és LATERROT /1967/ vizsgálatai során úgy találta, hogy a WALTER-féle ACEMSTW-törzs és a HOLMES-féle 2940-D vonal ellenállóságát ugyanez a gén határozza meg.

DAVIS és WEBB L. peruvianum fajhibridje is a Tm-et tartalmazza /SCHROEDER és PROVVIDENTI, 1969/.

MÉSZÖLY másfél évtizedes nemesitői munkával kialakitott vonalai két szempontból jelentősek:

- Cladosporium-rezisztensek /a rezisztencia genetikai mechanizmusa még felderitetlen/
- TMV ellenállóságuk - különösen szabadföldi viszonyok között - jó /MÉSZÖLY, 1968/.

Az ellenállóság genetikai természetének kideritésére többen végeztek allél-vizsgálatot: PECAUT és LATERROT, 1967; SCHROEDER és PROVVIDENTI, 1969; MÉSZÖLY és FARKAS, 1971. Az emlitettek más-más vonalat /és későbbi fajkeresztezésekből származó törzseket/ vizsgáltak és egyöntetüen arra a következtetésre jutottak, hogy e vonalakban a Tm-gén található.

A FRAZIER-féle komplex fajhibridből még egy ellenállóságot biztositó gént tartalmazó vonalat izoláltak - a Tm 2 hiperszenzitiv rezisztenciát eredményez. A Tm 2 egy nem kivánatos recessziv jelleghez kapcsolt /nv: netted virescent: a növények betegesen sárgák, lassú fejlődésüek/. A kapcsolatot eddig senkinek sem sikerült megtörni, s ez akadályozza a gén gyakorlati felhasználását. Mivel az nv a 9-es

kromoszóma hosszú karjainak heterochromatikus részén van, így ismerjük pontos helyzetét is /KHUSH et al., 1964/.

ALEXANDER /1963/ egy L. peruvianum keresztezésből a /PI 128 650/ TMV-rezisztencia 1 domináns génjét izolálta, amely a Tm 2 allélja: Tm 2^2 /PELHAM, 1966/. Az ALEXANDER által kialakított vonalat /630 818/ 1963 őszén osztották szét a kutatók között, akik igyekeztek annak rezisztenciáját kertészetileg elfogadható állományba bevinni.

LATERROT a Montfavet-i Kísérleti Állomáson 1959 óta vizsgálta a PI szerzeményeket a Tm-nél erősebb TMV rezisztencia kialakitása érdekében. Végül a PI 126 926 L. peruvianum var. dentatum tételben több rezisztens növényt izoláltak. Az F_1-et embrió-kultura segitségével nevelte fel és L. esculentummal visszakeresztezve kialakitotta a Perou 2 vonalat /LATERROT, 1968/. A Perou 2 a fertőzési kisérletek során a Tm 2-höz hasonlóan viselkedett; a későbbi allél-vizsgálat során beigazolódott, hogy a Tm 2-t tartalmazza - a káros hatású nv gén nélkül /PROVVIDENTI et al., 1968, 1969/.

2. TMV-rezisztencia-gének jellemzése

Az ismert rezisztencia-gének két locusa, a Tm és Tm 2 - utóbbiban egy allél-sorozat van Tm 2 és Tm 2^2 /újabban Tm 2^a-val jelölik/ génekkel.

a./ Tm-gén

A Tm esetében az ellenállóképesség a virus-szaporodás mértékének gátlásából adódik.

A HOLMES és WALTER-féle törzsekkel dolgozva DAWSON /1967/ megfigyelte, hogy a TMV mennyisége bennük kisebb, mint az érzékeny növény-

ben. A tünetes Tm növényben lévő virus könnyebben megfertőzi a Tm-egyedeket, mint az érzékenyről származó, azaz a virus két minőségileg különböző populációjával állunk szemben. A Tm növényeken ilyen "alkalmazkodott" virustörzzsel történt fertőzés után több tünet látható, mint az érzékeny fertőzötteken. Ha ezzel a törzzsel érzékeny növényeket fertőzünk, kevesebb tünet mutatkozik, mintha a standard virussal fertőznénk.

A virus tulajdonságainak ilyen megváltozása jelentős, mivel megnehezíti a tolerancia öröklődésének megfigyelését. A Tm genetikai természetének meghatározása nehéz: a dominancia nem teljes, a hasadások nem szabályosak, többen a toleráns növények elégtelenségét figyelték meg hasadó generációkban. Korai szerzők poligénesnek irták le, a HOLMES-vonal TMV-ellenállóságát. Érdekes, hogy újabban PHILLIP et al. /1965/ is erre a következtetésre jutottak.

A Fireball /+/+/ 14 nappal a fertőzés után tüneteket mutatott, míg a HOLMES-törzs /Tm/Tm/ 35-49 napra. Utóbbiban a virus-koncentráció alacsonyabb, mint ami a tünetek megjelenéséhez szükséges, amelyek ezért csak a növény idősebb korában láthatók. Ebben az esetben a szerzők e következtetésének oka a genetikai háttér figyelmen kivül hagyása. MÉSZÖLY és FARKAS /1971/ szerint a Tm hatása erősen változik a genotipusos háttérrel: a lasúbb növekedésü /pl. d: törpe/ genotipusokban hatása kifejezettebb, azaz legelőször a gyorsabb növekedésü és korábbi Tm-növényeken, legkésőbb a d-Tm növényeken mutatkoznak tünetek.

A Tm-gén néhány előnytelen tulajdonsághoz van kapcsolódva, melyeket legalaposabban LATERROT /1968/ vizsgált: Klorofill-mentes kimérák megjelenése a leveleken és a bogyókon, fürtönkénti virágok számának csökkenése, rossz fertilitás. Ez utóbbi két tulajdonság különösen ked-

vezőtlen körülmények között nyilvánvaló, de sajnos szabadföldi körülmények között sem érik el a Tm/Tm növények a +/+-ok termőképességét.

b./ Tm 2 és Tm 2^a gének

SCHROEDER et al. /1967/ különböző hőmérsékleteken /15-40 C°/ és két különböző virustörzzsel történő mesterséges fertőzés segitségével hasonlitották össze a két gént és a következő hasonlóságokat találták:

1. Mindkettő ugyanazon kromoszómán van. LATERROT és PECAUT /1969/ később közli, hogy a Tm 2^a ugyanazon lókuszon helyezkedik el, mint a Tm 2 és domináns az utóbbi felett.
2. Mind a Tm 2/+, mind a Tm 2^a/+ genotipus nekrózist mutat /sokkreakció, melynek során a megtámadott növényi rész a kórokozóval együtt elhal/, csak különböző hőmérsékleti minimumok esetén /30, illetve 25 C°/.
3. Egyik gén sem teljesen domináns.
4. A kisérletben használt egyik virus-törzzsel szemben sem mutatnak immunitást /fertőződés és virus-szaporodás a megtámadott növényi részben nincs/.
5. A tünetek a hőmérséklet hatására irreverzibilisek.

LATERROT /1968/ nem meri a Tm 2 és Tm 2^a rezisztenciáját immunitásnak minősiteni, ritkán nekrózist talált a homozygota rezisztens növények sziklevelén.

Mindkét törzs homozygota növényei gyors és korlátozott /kevéssé kifejezett nekrotikus tünetek/ hiperszenzibilitással /eredménye a nekrózis/ reagálnak: néha parányi nekrózis jelenik meg a fertőzött sziklevélen.

Fogékony fertőzött növényre oltva a Tm 2^a/Tm 2^a genotipusú egyeden nekrotikus tünetek mutatkoznak /PECAUT és LATERROT, 1966/, közön-

séges rasszal történő fertőzéskor 35 C^{o} felett nekrózis lép fel /SCHROEDER et al., 1967/.

A hiperszenzibilitási reakció sokkal lassúbb az erre a rezisztencia tipusra heterozygota növényeknél.

A Tm 2/+ és Tm 2^{a}/+ növények súlyos csúcsnekrózist szenvedhetnek, annál gyakrabban, minél fiatalabb a növény és minél magasabb a hőmérséklet /PECAUT és LATERROT, 1966/. A visszakeresztezéshez szükséges Tm 2^{a}/+ növények megtartása érdekében ezért nem 10, hanem 20 napos palántákat fertőznek /LATERROT, 1968/.

A Tm 2 lókusz génjeinek ezen magatartását a genetikai háttér /F_1 szinten a fogékony szülő/ is befolyásolja.

A homo- és heterozygota növények általában nem mutatnak semmilyen tünetet természetes feltételek és erős palántakori mesterséges fertőzés mellett sem, - innen az"immunis" leirás -, bár maga ALEXANDER is közölte, hogy a virustörzstől függően a Tm 2^{2}/Tm 2^{2} növényeken mozaik tünetek jelentkezhetnek.

A Tm 2 lókusz génjeinek visszakeresztezési programjában - Tm 2^{a} és Tm 2 bevitele termesztésre alkalmas fajtákba - LATERROT /1968/ a rezisztens növények elégtelenségét állapitotta meg /a hasadás nem a várt 1:1 arányban következik be/.

A Tm 2^{a}-hoz közepes fertilitás kapcsolódik, e kapcsolat jellegéről nagyon keveset tudunk. Mindenesetre a zöldségnövények rezisztencia-génjei között egyedülállók az Mi és a Tm-gének e közepes termékenység miatt /MUNGER, 1970/. F_1 hibrid formájában - partner genotipusától függően - a termékenység javul, sőt el is érheti az érzékeny fajta szintjét. A heterozygota hőmérsékleti reagálása miatt az F_1 csak szabadföldre javasolható biztonságosan.

c./ Egyéb TMV-rezisztencia-források

TMV-ellenállóság vonatkozásában HOLMES /1939/ végzett vizsgálatokat a L. chilensével: Az ellenálló növények nedve gátolja a vírusszaporodást. A későbbi nemzedékek nagymértékben terméketlenek voltak, ezen kivül HOLMES képtelen volt meghatározni az ellenállás genetikai természetét /PELHAM, 1966/. A Solanum lycopersicoides tolerans vagy rezisztens TMV-vel szemben, mivel gyakran érintkezett fertőzött növényekkel és 2 év alatt nem mutatott tüneteket /RICK, 1951/.

1961-ben P.G. SMITH közölte, hogy a Solanum pennellii 59 L 366 kifejezett TMV-ellenállóságot mutatott, mely különbözik a Tm és Tm 2 génektől. A L. esculentum x S. pennelliiből kapott ellenálló szegregánsokon 4-6 hetes késéssel jelennek meg a látható tünetek az érzékenyhez képest és nagyon gyengék.

Adatai nem elegendők a pontos meghatározáshoz, de az F_2 és BC populációk alapján feltételezi, hogy 3 domináns gén felelős a rezisztenciáért.

3. TMV-rezisztenciával kapcsolatos problémák

a./ Általában minden kórokozó esetében egy-egy rezisztencia-gén eredményes beépitése után új biotipusok alakulnak ki.

PELHAM et al. /1970/ beszámolnak arról, hogy a TMV új rassza legyőzi a Tm által biztositott ellenállóságot üvegházi hibridekben - 3 év elteltével lehetetlenné vált Tm-t tartalmazó hajtató fajták és hibridek termesztése Angliában. Ez a jelenség gomba-kórokozó elleni egy gén által meghatározott rezisztencia esetében egyébként eléggé gyakori. DAWSON /1967/ utalt rá, hogy a Tm-gén aktivan hozzájárul a rezisztens növényekben képződött mutánsok kiválasztásához.

A TMV szaporodása igen nagymértékü, a hosszú ideig életképes részecskék terjedése könnyü. Normális mértékü mutációt feltételezve nem meglepő, hogy gyorsan több új virulens rassz keletkezhet.

Feltehető, hogy külön-külön a Tm 2 és Tm 2^a is a Tm 1-hez hasonló sorsra jutna.

b./ Egyedülálló módon a zöldségnövények rezisztenciája területén mindhárom TMV-ellenállósági génhez csökkent fertilitás kapcsolódik. Ez F_1 formájában, genotipus háttértől függően helyreállitható /2. táblázat/.

2. táblázat

TMV-rezisztencia-gének és a termékenység

Fajta	Genotipus	Parcella[x] -hozam, kg	%
Mobaci	Tm/Tm, sp^+/sp^+	58,30	51,1
Momor	Tm 2^a/Tm 2^a, sp^+/sp^+	49,40	43,3
Smith 025	Tm 2^a/Tm 2^a, sp/sp	108,00	94,7
W 21 366	Tm 2^a/Tm 2^a, sp^+/sp^+	53,00	46,5
/KE x 2940-D/F_1	+/Tm, sp^+/sp	82,3	72,2
/KE x S-025/F_1	+/Tm 2^a, sp/sp	116,6	102,3
/KE x W 21366/F_1	+/Tm 2^a, sp^+/sp	63,3	55,5
KE /=K export/	+/+, sp/sp	114,0	100,0

[x] 14,4 m^2, 140 + 40 x 40 xm-es térállás, 40 növény
sp: determinált növekedésü /a 6. virágfürt után nem nő tovább/
sp^+: folytonnövő

Eltekintve az egy gén által ellenőrzött rezisztencia veszélyétől a Tm 2^2/+ genotipus esetében fellépő súlyos nekrózis is - különösen üvegházban - akadályozza e rezisztencia-génnek F_1 formájában történő alkalmazását.

Kézenfekvő /és egyébként szükségszerü is/ a főként PELHAM és LATERROT által évek óta hangoztatott lehetőség: az összes rezisztencia-gén egy genotipusba történő beépitése.

Ez egyrészt felvet egy alternativát: vagy a Tm^2-t, vagy a Tm 2-t kell használni /mivel ugyanazon lókuszon vannak/ a Tm mellett, másrészt nem oldja meg a csökkent termékenység kérdését /valamelyes javulás van az egyik-egyik génre homozygota formákhoz képest/. A nagy előny az, hogy a Tm 2^a Tm^+ /Tm 2^a+ Tm genotipus nem szenved csúcsnekrózist közönséges TMV-rasszal történő fertőzés esetén. LATERROT /1968/ közlése szerint a Tm-et letörő rassz a fenti genotipuson is okoz nekrózisos tünetet.

A további kutatás iránya a nekrózis elkerülése és a termékenységi hibák kiküszöbölése. A termékenységi hibát fertilitási gének /a fertilitás valószinüleg poligénes/ beépitésével lehet javitani. Mivel a legtermékenyebbek a korai /"generativ"/ fajták, igy ez gyakorlatilag egy korai, ellenállósági géneket tartalmazó genotipust jelent. Azonban az idei év eredményei szerint éppen a korai fajták elég kismérvü terméskieséssel reagálnak a mesterséges fertőzésre /3. táblázat/.

3. táblázat

Mesterséges TMV-fertőzés hatása korai, középkései és Tm 2^a-t tartalmazó fajták hozamára

Fajta	Genotipus	Parcella[x]-átlag, kg	%
K 928	sp/sp, korai	99,0	91,6
Harrow	sp/sp, korai	103,0	95,4
K konzerv	sp/sp	77,0	71,3
Porto Rico	sp/sp	64,0	59,3
Smith-025	sp/sp, Tm 2^a/Tm 2^a	108,0	100,0

[x] 14,4 m^2, 140 + 40 x 40 cm-es térállás, 40 növény

Anélkül, hogy ebből messzemenő következtetést vonnánk le, kétségtelen, hogy nálunk az üvegházi TMV-rezisztens fajták és hibridek kérdését kell először megoldani.

Az áttekintésből világosan látszik, hogy az eddig tanulmányozott TMV-ellenállósági gének egyike sem mentes komoly hibáktól és még sokat kell tenni, hogy bizonyitsuk használhatóságukat a paradicsomnemesitésben.

WALTER 1967-ben annak a reményének adott kifejezést, hogy talán majd a SMITH által a S. pennelliiból hozott, vagy a MÉSZÖLY-féle komplex fajhibridből kapott ellenállóság kielégitőnek mutatkozik.

Az azóta eltelt időszakban a MÉSZÖLY-féle vonalakról többen is kideritették, hogy a Tm-et tartalmazza, igy sajnos nem jelent új ellenállósági gén-forrást /a másfél évtizedes nemesitői munka során azonban e Tm olyan genetikai háttérben van, hogy ezáltal a legjobb a Tm-et tartalmazó törzsek közül - emellett Cladosporium-rezisztensek is/. Hogy a S. pennellii TMV-ellenállósága mennyiben új az eddigiekhez képest, ez egyik célkitüzése a jelen munkának.

II. KISÉRLETI RÉSZ

A/ Anyag és módszer

1. Kisérleti növények leirása

A kisérletben használt S. pennellii gyüjteményeket P. G. SMITH és ANDRÁSFALVY A. bocsátotta rendelkezésemre. A három gyüjtemény morfológiájában nagy hasonlóságot mutat a Lycopersiconnal.

Egymástól - a már tárgyalt termékenyülési viszonyokon kivül - a következő jellegekben különböztethetők meg:

SP-1: mirigyszőrökkel sürün boritott a növény minden része; nagy mutatós, jól kinyilt virágok, a porzók tövén lila pont, 1,0-2,5 g-os bogyók és nagy magok jellemzik /1. ábra/.

SP-2: méreteit tekintve a legkisebb a 3 gyüjtemény közül, 0,05-0,2 g-os bogyók; az állomány nagy részén különösen fiatal korban, a levelek klorofill-defektesek /2. ábra/.

SP-3: erőteljes növekedésü, kevéssé szőrözött, virágai nagyok, 0,7-2,0 g-os bogyói vannak /3. ábra/.

Mindhárom tipus kilógó bibéjü /legkevésbé SP-1/, a lombfelülethez képest gyökérzet kicsi. Az ismertetett és egyéb morfológiai bélyegek a 6,, 7. és 8. ábrán láthatók.

Anyanövényként MÉSZÖLY által nemesitett fajtákat /főleg Kecskeméti export/ és marker-jellegeket tartalmazó törzseket - MAKÓ J. és ANDRÁSFALVY A. gyüjteményéből - használtam /4. táblázat/. A táblázatban felsorolt jellegek nagyrészt csiranövény-korban felismerhetők, ami a hasadó generációk kis helyen történő felnevelését és kiértékelését teszi lehetővé.

4. táblázat

A kisérleti munka során használt L. esculentum marker gének és fenotipusuk

Kromoszóma	Gén-jelölés és elnevezés x	Fenotipus
1	au = aurea: aranysárga levelü	Levelei élénksárgák, a csúcshoz közeliek - különösen szabadföldön - fehéresek.
	br = brachytic: törpeszerü	Internodiumok rövidek, ami alacsony termetet /3 leveles állapotában feleakkora, mint + növény/ és kompakt növekedési alkatot eredményez.
2	d = dwarf: törpe	A növény minden fejlődési szakaszában csökkentett az egyes szervek mérete, a levél merev, felülete ráncos.
	dv = dwarf virescent: elzöldülő törpe	A növekedés sebessége, az egész növény mérete a rendesnél kisebb; a szik- és lomblevelek először halvány sárgás-zöldek, később /magas hőmérséklet és fény hatására/ normálisak.
	aw = without anthocyanin: antocian-nélküli	Az anthociánok okozta bibor szin semmiféle körülmények között nem jelenik meg.
3	wf = white flower: fehér virágu	Párta fehéres vagy világos barnássárga szinü.
4	e = entire: éplevelü	Az első lomblevél tagolatlan, a levélszeletek száma redukált.
	clau = clausa: zártvirágú	Cleistogam, levéllemez megrövidült, levélkék többszörösen osztottak.
5	wt = wilty: hervatag	A levélszegély felfelé begöngyölődő. A jelleg felismerhetősége a genotipustól és a növény korától erősen függ.
	tf = trifoliate: háromlevelü	Az 5. levéltől kezdődően igen hosszú levélnyél, végén általában csak 3 levélszelet alakul ki.
	mc = macrocalyx: óriás csésze	A csészelevél a rendesnél mindig nagyobb, a párta hosszát meghaladja

Kromoszóma	Gén-jelölés és elnevezés[x]	Fenotipus
6	c = potato leaf: burgonyalevelü	Az első lomblevél tagolatlan és épszélü. A kifejlett leveleknek 2-3 kis oldalszeletkéje van /+/+:5-7/, a szegélyük ép.
	yv = yellow virescent: elzöldülő sárga	A sziklevél és fiatal levelek élénk sárgás-zöldek.
7	La = Lanceolate: lándzsás levelü	Egyszerü, épszélü, megnyúlt levelek, vékony szárak, dús oldalhajtással, La/La életképtelen.
8	l = lutescent: elsárguló	A 4-6 hetes csiranövény sziklevele és első valódi lomblevele elsárgul. A későbbiek folyamán az idősebb levelek fokozatosan elsárgulnak és idő előtt lehullanak.
	al = anthocyanin-loser: antocián mentes	Az anthocyanin okozta szineződés a kelés utáni 10-12. napig közepes erősséggel jelentkezik, később a szár teljesen elzöldül.
	bu = bushy: bokros	A sziklevelek ék alakúak, az internodiumok igen rövidek, dús oldalhajtásképződés, hosszú levélnyél.
9	ah = Hoffman's anthocyanin-less: H-féle a-mentes	Az egész növény teljes mértékben antocián mentes.
	nv = netted virescent: hálózatosan elzöldülő levelü	A sziklevelek és lomblevelek érközi mezője halvány, az idős levelek sem teljesen zöldszinüek.
10	ag = anthocyanin gainer: antocianban gyarapodó	Fenotipusában a és av-hez hasonló, a szik- és lomblevelek fonákán azonban antocián jelenik meg és a növekedést gátló feltételek között ez intenzivebbé válik.
	lg = light green: világoszöld	Minden vegetativ rész jellegzetes sárgás-zöld szinü, ami a növény egész életén át megmarad.
	l_2 = lutescent 2: elsárguló	Az idősebb levelek idő előtt elsárgulnak.

Kromo-szóma	Gén-jelölés és elnevezés[x]	Fenotipus
11	a = anthocyanin-less: anto-cián mentes	Az antocián hiányzik a hypocotylban, és később a kifejlett növény minden részében - még növekedést gátló feltételek mellett is.
	hl = hairless: szőrtelen	Az összes szőrtipus kialakulása gátolt a mirigyszőrök kivételével.
	j = jointless: izesülésmen-tes	A kocsányon jellegzetesen felduzzadó és leválási réteggel ellátott kocsánybütyök hiányzik, a bogyó a csészében történő tapadási helyén válik le.
12	alb= albescent: elfehéredő	A lomblevelek szabálytalanul klorofill-hiányosak. E foltok előbb zöldes, később elfehéredő színüek.

Az ismertetett fenotipus-jellemzés az eredeti teszter-törzsekre vonatkozik, S. pennellii keresztezésekben számitani kell bizonyos módosulásokra /4. ábra/.

E markerek helye pontosan ismert a paradicsom kromoszóma-térképén /9. ábra/, igy egy, vagy kevés gén által ellenőrzött sajátság térképezését elvégezhetjük. Jelen esetben a SMITH által leirt 3 TMV-ellenállási gén helyzetére /és a génkölcsönhatások pontos kideritésére/, valamint a hasadások rendes vagy rendellenes voltából a L. esculentum és S. pennellii között fennálló kapcsolatra gondoltunk.

TMV-rezisztencia-géneket tartalmazó leggyakrabban használt törzsek: Tm /2940-D LATERROT-től, K Fh 1740 MÉSZÖLY-től/; Tm 2^a /630 818 ALEXANDER-től. W 21 366 PEARSON-tól/; Tm 2 /Perou 2 PECAUT-tól/.

[x] RICK és BUTLER, 1956; CLAYBERG et al., 1960.

2. Kisérleti növények felnevelése

Mivel a crossing over gyakoriság függ a környezeti tényezőktől, mint pl. tápanyag, stb. /GRIFFING és LANGRIDGE, 1963; BARROW, 1967/ - e vizsgálatok során különös tekintettel voltunk a körülmények egységes voltára.

Üvegházban és hollandágyban /üveg alatt/ szaporitóládába történt a tüzdelés, csiranövény-jellegek esetében 4 x 4 cm, virág-jellegek esetében 8 x 8 cm térállásra. Igy relative kis területen több ezer növény megfigyelése volt lehetséges.

A többi kisérlet során a szokásos üvegházi és szabadföldi termesztési feltételek voltak. Az F_1-ek erőteljes növekedésüek /5. ábra/, probléma e tekintetben a későbbi generációk során sem volt. RICK /1961/ útmutatása szerint a vad szülők magjait kifehéredésig hypós kezelésnek vetettük alá a csirázás gyorsitása céljából.

Az F_1 nemzedék magjainak csirázása rendes, csak kissé késleltetett. Csiráztatási kisérletünk szerint - ha a L. esculentum már 100 %-ban kicsirázott - az F_1 magoknak genotipustól függően 60-90 %-a. Ez 3-4 napos eltolódást eredményez a kelésben. Biztonságos az F_1 magok hypós kezelése, igy a kelések egészen rendes módon történnek.

3. TMV-törzsek, mesterséges fertőzés módszere

A használt egyik törzs, amely az érzékeny /+/+/ növényeken a fertőzést követő 10-14 nap során kifejezett mozaik-tüneteket mutat, vele szemben a Tm toleranciát, a Tm 2^a rezisztenciát mutat - ANDRÁSFALVY-tól.

A másik törzset DAWSON /1967/ és LATERROT /1968/ eredményei alapján izoláltam: tünetes Tm növényekről származó virussal Tm növényeket

fertőztem, ezáltal kaptam egy mutáns törzset, amivel szemben a Tm nem mutat toleranciát /10. ábra/.

A PELHAM /1969/-féle izogenes paradicsom-vonalakon kialakitott rassz-nomenklatura - mely független a virológusok rendszerétől - értelmében az előbbi a 0-ás, utóbbi az 1-es törzs.

A virus-részecskéket tartalmazó présnedvet 1:5 arányban desztillált vizzel higitjuk; LATERROT /1968/ leirása alapján 72 C^{o}-on 10 percig hevitjük, hogy a hőinaktiválási pont alapján eltávolitsuk a leggyakoribb virusokat anélkül, hogy a TMV-t hatástalanná tennénk.

A fertőzés karborundum-por alkalmazásával történt, egy szivacsdarabka segitségével, amely egy présnedvet tartalmazó edényke dugóját képezte. Az eljárás gyors és megbizható. Felvételezés: az érzékeny növény nyáron 7-10 napra, télen 10-14 napra mutat mozaik-tüneteket a fertőzés után.

4. Kisérletek statisztikai értékelése

A hasadás-eltéréseket χ^2-próba segitségével, valamint a kapcsolódás-vizsgálatot MATHER /1963/ alapján végeztem. A 2 x 2 vagy kontingencia táblázat alapján mindkét tulajdonságra és a kapcsolódásra /linkage/ is kiszámitjuk a χ^2 -t, és ha ez utóbbira az érték nagy, ez azt mutatja, hogy a két gén között linkage van. Ez esetben kiszámithatjuk a gén-kicserélődési /cross-over/ %-ot, ami megadja a két gén egymáshoz viszonyitott távolságát.

Egyéb számitásokat illetően SVÁB /1967/ könyve szolgált útmutatásul.

5. Egyéb meghatározási módszerek

Szárazanyag-tartalom meghatározás: ABBE-féle kézi refraktométerrel.

Pollen-fertilitás mérés: karminecetsavas festődés alapján.

A citológiai vizsgálatokat a PMC /pollenanyasejt/-elemzés alapján végeztem: a fejletlen portokok Carnoy-rögzitőbe kerültek, majd kimosás után karminecetsavas szétkenés következett /ld. bővebben GOTTSCHALK, 1956; RICK és BUTLER, 1956/.

A szin-méréseket Intézetünk szin-laboratóriumában ANDRÉ L., a bogyók beltartalmi értékeinek vizsgálatát a kémiai laboratóriumban VIDÉKI L. végezte.

B/ Kisérleti eredmények

1. A Solanum pennellii TMV-ellenállóságának genetikai természete

A TMV O-rasszal történő fertőzés során az SP-1 hasonlóan viselkedett a Tm-hez: az állomány fokozatosan válik tünetessé - kontroll: 2-3 napon belül -, a virágzáskor már minden növény kifejezetten mozaikos /5. táblázat/.

5. táblázat

SP-1 és ismert TMV-ellenállási gének viselkedése mesterséges fertőzéses körülmények között

Fajta	Genotipus	Tünetes növények száma						N
		2	3	4	5	6	7[x]	
2940-D	Tm/Tm		40	17	6			55
K Fh 1740	Tm/Tm		19	14	8	4	6	51
SP-1	?		5	26	12	10	-	53
630 818	Tm 2^a/Tm 2^a		-	-	-	-	-	35
Perou 2	Tm 2/Tm 2		-	-	-	-	-	35
K export	+/+	28						28

[x] A fertőzéstől eltel idő hetekben
N = Növényszám összesen

A SP-1-ben tehát a TMV-ellenállás tolerancia-foka van és a látható tünetek megjelenésében nincs meg az a nagy időkülönbség - a kontrollhoz képest -, mint amit SMITH /1961/ tapasztalt. Előbbi megállapitást a TMV 1-es rasszal történő fertőzés is alátámasztja: az állomány fertőződik és a tünetek kifejezettebbek, mint O-ás rasszal történő fertőzés esetén.

Egy adott virus-izolatummal történő fertőzés esetén tapasztalt viselkedés elég sok tényező függvénye, igy a tolerancia természetére pontosabban csak hasadó generációk alapján lehet következtetni /6. táblázat/.

6. táblázat

K export és SP-1 hasadó generációinak viselkedése O-ás rasszal történő fertőzés esetén

Fajta	Tünetes növények száma					N
	2	3	4	5	6[x]	
K export	20					20
SP-1		19	6	3	2	30
F_1		15	12	3		30
F_2	56	45	40	29	10	182
BC^1_{KE}	41	12	15	2		70

[x] A fertőzéstől eltelt idő hetekben

Ennek alapján poligénesnek kell minősiteni az SP-1-ben lévő tolerancia-tényezőt. Ehhez hasonló eredményeket kapott és következtetéseket vont le PHILLIP et al. /1965/ a HOLMES-féle Tm és hasadó generációinak viselkedése alapján.

Azonban, ha a 3, 4, valamint 5. héten tüneteket mutató növények utódait külön-külön mesterséges fertőzéssel vizsgáljuk, azok egyforma TMV-ellenállási reakciót mutatnak /7. táblázat/.

7. táblázat

Különböző időpontokban tüneteket mutató Tm és SP-1 növények utódtesztelése

Fajta	Virustünetek jelentkezése[x]	Növények száma		N
		Tünetes	Tünetmentes	
2940-D	3. héten	-	42	42
2940-D	4. "	-	42	42
2940-D	5. "	-	40	40
SP-1	3. "	-	42	42
SP-1	4. "	-	42	42
SP-1	5. "	-	41	41
K export		21		21

[x] Az előző generációban

A táblázat a fertőzés után 15 nappal történt felvételezés adatait mutatja, a tünetmentesnek minősitett növények későbbi viselkedése hasonló az 5. és 6. táblázatban feltüntetett tolerans növényekéhez.

Az eddigiekből következően az SP-1-ben lévő TMV-ellenállás monogénes tolerancia. Ennek alapján a 6. táblázatban feltüntetett F_2-ben és BC-ben a fertőzést követő 2. héten az érzékeny növények hasadnak ki, a később tünetessé válók a toleránsak.

Egy gént feltételezve a hasadás nem tér el a 3:1-től és a BC_1 hasadása is megfelel az 1:1-nek / χ^2 = 2,29 és 2,26; a táblázatban P = 5 % szintre megadott érték: 3,84/.

Az allél-vizsgálat során bebizonyosodott, hogy ez a gén a Tm /8. táblázat/.

8. táblázat

SP-1 tolerancia-génjének allél-vizsgálata

Fajta	N	Növények száma	
		tolerans	érzékeny
K export	30	-	30
Tm_H	30	30	-
SP-1	30	30	-
/Tm_H x SP-1/ F_1	50	50	-
/Tm_H x SP-1/ F_2	161	161	-
K export x F_1	85	85	-

Tm_H: HOLMES eredetű Tm

A Tm jelenlétét még egy módon igazolhatjuk: a +Tm 2^a/Tm+ növény nem mutat nekrózist, a Tm 2^a/+ viszont 25 C° felett igen /9. táblázat/.

9. táblázat

Tm jelenlétének igazolása nekrózis-reakcióval

Genotipus	N	Növények száma		
		Tünetes	Tünetmentes	Nekrózisos
Tm 2^a/Tm 2^a	28	-	28	-
Tm 2^a/+	31	-	18	13
+ Tm 2^a/Tm 1_{Sp} +	41	-	41	-
+/+	21	21	-	-

Mesterséges TMV-fertőzések SP-2 és SP-3 gyüjteményeken és utódnemzedékeiken is történtek - az eredmények nem mutatják egyértelmüen tolerancia jelenlétét vagy hiányát.

A TMV-fertőzés hatására a növények fejlődése visszamarad, a rezisztencia-, vagy tolerancia-gént tartalmazó palánták szárazsúlya ezért általában magasabb /LATERROT, 1968/. Ezért meglepő volt az a megfigyelés, hogy F_2-ben a hasadás során egyes esetekben az érzékeny növények voltak fejlettebbek a toleránsokhoz képest. A problémát egy négy ismétléses /20-20 növény/ kisérletben vizsgáltuk különböző szülőkkel képzett F_2-kben /10. táblázat/.

10. táblázat

TMV-fertőzés hatása L. esculentum x S. pennellii F_2 szegregánsok szárazsúlyára[xx]

F_2 száma		Egy növény szárazsúlya, g				$\bar{x}$
		1	2	3	4	
1[x]	+	2,08	3,25	3,10	3,35	2,94
	-	1,00	1,22	0,89	1,14	1,06
2[x]	+	1,64	1,95	2,15	1,90	1,91
	-	1,15	0,76	0,91	1,11	0,98
3[x]	+	1,51	2,15	1,84	1,39	1,72
	-	0,80	0,72	0,99	0,73	0,81
4	+	1,73	1,26	1,24	1,96	1,55
	-	1,29	1,55	1,42	1,74	1,50
5	+	1,05	1,22	0,78	0,83	0,97
	-	1,15	0,93	0,98	1,07	1,03
6	+	1,18	1,73	1,35	1,43	1,42
	-	1,33	1,55	0,92	1,08	1,22
7	+	0,52	1,16	1,02	0,66	0,84
	-	0,78	0,92	0,80	0,58	0,77
					SzD 5%	0,35

[x] Korai anyával képzett F_2-k; [xx] Mérés 5 hetes korban /föld feletti rész/

\+ = érzékeny; - = toleráns

A 4-7 esetben az érzékeny szülőben növekedési defektusokat előidéző recessziv gének is voltak /d, hl, stb./, ami a szárazsúlyban mutatkozó különbségeket csökkentette.

Az eredmények bizonyos kapcsolatra /pleiotropia vagy szoros kapcsolódás/ utalnak a Tm_{SP} és a lassú növekedés /kisebb szárazsúly/ között.

2. A Solanum pennellii TMV-rezisztencia-génjének /Tm_{SP}/ kapcsolódás-vizsgálata

A Tm kromoszóma-térképen történő elhelyezését mindeddig senkinek sem sikerült teljes bizonyossággal megoldani. PELHAM 1970-ben közli e vonatkozású adatait, melyek az 5-ös kromoszómára utalnak. Nem tudta azonban eldönteni, hogy a Tm a proximalis, vagy disztalis karon van-e?

A 11. táblázat a kapcsolódás-keresési teszt adatait tartalmazza.

11. táblázat

A Solanum pennellii Tm génjének kapcsolódás-keresési vizsgálata F_2-ben

Kr	t	Tm +	Tmt	++	+t	L
1	au	101	25	41	11	-
	br	58	14	21	5	-
2	d	199	48	95	26	-
	aw	125	32	52	15	-
	dv	135	22	52	11	-
3	wf	150	19	61	10	-
4	e	144	35	56	15	-
	clau	110	26	42	11	-
5	wt	181	53	81	30	?
	tf	107	24	42	15	?
	mc	76	20	26	15	L ?
6	c	242	73	92	27	-
	yv	85	23	29	8	-
7	La /BC/	29	22	31	26	-

Kr	t	Tm +	Tmt	++	+t	L
8	l	239	85	77	26	-
	al	211	71	66	23	-
	bu	222	36	68	9	-
9	ah	77	33	40	15	-
	nv	60	10	22	4	-
10	ag	386	103	147	41	-
	lg	357	77	138	31	-
	l_2	169	49	62	16	-
11	a	375	130	154	44	-
	hl	339	92	172	46	-
	j	29	7	12	3	-
12	alb	142	15	55	8	-

Kr = kromoszóma t = marker gén L = linkage

A várt dihibrid hasadási arányoktóli eltérés oka az egyes genotipusok, vagy gaméták életképtelenségéből adódó hiány, vagy a kapcsolódás.

Az 5-ös kromoszómán a kontingencia χ^2 értékek / χ^2_L / linkagere a χ^2_{Tm} és χ^2_t hasonló értékeihez képest elég nagyok, igy egy laza kapcsolódásra következtethetünk.

A crossing over %-okat az 5-ös kromoszómára a 12. táblázat tartalmazza.

12. táblázat

Kapcsolódásvizsgálat a Tm és az 5-ös kromoszóma-teszterek között F_2-ben

t	Tm +	Tmt	++	+t	Cont.X^2	Co %
wt	96	32	42	20	1,31	42,3
	85	21	39	10	0,13	49,2
tf	106	24	42	15	1,05	42,6
mc	76	13	33	15	2,08	36,9

Bár a kapott kapcsolódási teszt nem szignifikáns, de a PELHAM-féle elképzelést nem cáfolja.

3. Solanum pennellii vonalak termékenysége

Bár a TMV-ellenállást biztositó gének hatás-terjedelme korlátozott, a legnagyobb problémát mégis e génekhez kapcsolódó csökkenő terméshozam okozza. Ez egyrészt a virágszám csökkenésével, másrészt a kötődési % alacsony voltával értelmezhető.

Előbbivel kapcsolatban a 13. táblázat szolgáltat adatokat /3 ismétléses - 10-10 növény - kisérlet/.

13. táblázat

Különböző eredetü Tm-ek hatása az első fürt virágszámára

Fajta	Az első fürt virágszáma			$\bar{x}$
	1	2	3	
K export	7,8	7,3	7,7	7,6
Tm_{II}	5,5	5,9	6,0	5,8
Tm_{SP}	7,2	6,5	6,9	6,9
			SzD 5%	0,7

x BC_2 törzs

Meglepő, hogy az SP-1 eredetü Tm /Tm_{SP}/ kevésbé van csökkentő hatással a virágszámra, mint a HOLMES-törzs Tm-je /Tm_{II}/. Mivel a kisérlet nem izogén vonalakkal történt, az eltérő genotipus-háttér módositó hatásával, mint az eredményeket befolyásoló tényezővel, számolnunk kell.

A termékenyülés viszont nagymértékben lecsökken a Tm_{SP} vonalnál /14. táblázat/.

Ha a kötődési %-ot nézzük /64, illetve 45 %/, még szembetünőbb a Tm_{SP}-hez kapcsolódó termékenyülési hiba.

Ez a termékenyülés-csökkenés - ha kisebb mértékben is, de - az

érzékeny szegregánsokra is vonatkozik. Néhány pennellii származék vizsgálata arra utal, hogy rendes termékenyülésü egyedek - az F_1-et kivéve - elég kis %-ban fordulnak elő /a vizsgált populációban szelekció Tm-re nem történt/ /15. táblázat/.

14. táblázat

Különböző eredetü Tm-ek hatása az első fürt bogyószámára

Fajta	Az első fürt bogyószáma			$\bar{x}$
	1	2	3	
K export	5,6	6,3	6,4	6,1
Tm_H	3,6	4,0	3,5	3,7
Tm_{SP}	2,8	3,3	3,1	3,1
			SzD 5 %	0,5

15. táblázat

S. pennellii származékok kötődése

Fajta	N	Virágszám $\bar{x}$	A populáció %-os megoszlása		
			50 %	51 - 75 %	75 % [x]
K export	30	7,6			100
/KE x SP-1/F_1	30	7,2			100
/KE x SP-1/F_2	40	6,8	76	14	10
/KE x SP-3/BC^1_{KE}	90	7,8	28	62	10
A 500	20	4,3	100		

[x] Kötődési %

Az A 500 TMV ellenállásra stabilizált vonal /P.G. SMITH-től/, amely már kifejezett degenerációt mutat. Néhány BC_1 egyed azonban meglepően jó termékenységet mutatott /16. ábra/.

A kötődés ilyen mértékü csökkenését nem lehet csak a pollenfertilitás csökkenésével értelmezni, mivel ennek mértéke kisebb, mint az alacsony termékenyülés alapján várható lenne /16. táblázat/.

16. táblázat

Solanum pennellii származékok pollen-fertilitása

Fajta	N	A populáció %-os megoszlása		
		50 %	51 - 75 %	75 %[x]
K export	30			100
/K.E x SP-3/F_1	30			100
/K.E x SP-1/F_1	30			100
/K.E x SP-1/F_2	40	16	26	58
/K.E x SP-3/BC^1_{KE}	90		20	80
A 500	20		25	75

[x] Festődött pollen %

A /K export x SP-1/F_2-ben a pollen-fertilitás tág határok között mozgott /10-100 %/.

A BC-generációkban változatos porzó- és bibeszál-méretek figyelhetők meg /11. ábra/, amelyek valószinüleg citoplazmatikus különbségekre /pontosabban citoplazma-genom kölcsönhatásra/ vezethetők vissza.

A pollenanyasejtek meiozisában rendellenességek kicsiny előfordulási gyakorisága alátámasztja a pollenfertilitással kapcsolatos megfigyeléseket /12. és 13. ábra/.

Az I. metafázisban a 12 kromoszómapár közül egyeseknél a szétválás a többihez viszonyitva korábban vagy később következik be.

A későbbi fázisokban, igy az I. és a II. anafázisban rendellenes kromoszóma-szám nem figyelhető meg, a II. metafázisban a kromoszómák szétválása szabályosnak látszik.

A 15. és 16. táblázatok adatai egy szárazanyag-tartalom /püréfeldolgozás energia igényét befolyásoló érték/ kisérlet anyagának méréseiből származnak. Maga a kisérlet is idetartozik, mert a megfigyelt értékek magyarázatát főként a termékenyülés csökkenése adja. /A bibe-kinyúlás nyilvánvaló kötődést zavaró hatását virágonkénti önporzással küszöböltük ki./

17. táblázat

Solanum pennellii származékok bogyóinak szárazanyag-tartalma

Populáció	N	$\bar{x}$	S
P_1 /K export/	30	4,80	0,6446
P_2 /SP-1/	30	7,08	0,7102
P_3 /SP-3/	30	7,71	0,6573
/P_1 x P_2/F_1	20	7,40	0,6480
/P_1 x P_3/F_1	40	6,99	0,1810
/P_1 x P_2/F_2	40	9,89	1,0955
/P_1 x P_3/BC^1_{P1}	90	7,60	0,9852

Az F_1 és BC^1_{P1} középértékek a vad szülőkhöz /és nem a két szülő középértékéhez/ vannak közel; az eloszlás-görbék is a magas szárazanyagtartalmú szülők felé tolódnak el /14. és 15. ábra/. A szárazanyagtartalom öröklődésében domináns gének hatására következtethetünk.

4. Adalék a S. pennellii Lycopersicon genusba tartozásához

Ha a L. esculentum x Eriopersicon-fajok és S. pennellii gyüjtemények keresztezéseit összehasonlitjuk, azt tapasztaljuk, hogy kb. a L. hirsutum-hoz hasonló szinten keresztezhetők /18. táblázat/.

18. táblázat

Vad-Lycopersicon-fajok és S. pennellii keresztezése L. esculentummal

Keresztezés	Keresztezések száma	Kötődött bogyók száma	Bogyónkénti magszám	100 db mag súlya, g
K export x L. pimpinellifolium	15	12	98,5	0,2844
K export x L. hirsutum f. glabratum	12	7	63,2	0,1021
K export x L. peruvianum	20	-	-	-
K export x SP-1	18	10	54,3	0,1760
K export x SP-2	7	3	50,4	0,2470
K export x SP-3	15	8	65,3	0,2865
K export x Atom	15	13	105,1	0,3674
K export	10	10	118,8	0,3219

A kötődött magot tartalmazó bogyók és a bogyónkénti mag száma alapján a S. pennellii a L. hirsutum-hoz hasonlitható /a keresztezés minden különösebb nehézség és kezelés nélkül végrehajtható/. A L. esculentum x Eriopersicon és x S. pennellii keresztezésekben több-kevesebb abortált embrió található.

19. táblázat

Hasadási arányok L. esculentum x S. pennellii F_2-ben

t	3 : 1		t	3 : 1	
	t-re	Tm-re		t-re	Tm-re
au	+	+	La^x	+	+
br	-	+			
			l	+	+
d	-	-	al	+	+
aw	+	+	bu	-	+
dv	-	+			
			ah	+	-
wf	-	+	nv	-	+
l	+	+	ag	-	+
clau	+	+	lg	-	+
			l_2	+	+
wt	+	-			
tf	+	+	a	+	+
mc	+	+	hl	-	-
			j	+	+
c	+	+			
yv	+	+	alb	-	+

^{x} BC /1:1/ + = illeszkedés jó - = szignifikáns eltérés
P = 5 %-os szinten

A L. hirsutum f. glabratum és a SP-1 keresztezésben jellegzetesen csökken a magok súlya, ami lehetővé teszi a hibrid-magok biztos kiválasztását.

A L. esculentum marker jellegek és a Tm-gén hasadási viszonyait a 19. táblázat tartalmazza. A marker jellegek egyrészének esetében és néhány F_2 törzsnél Tm-re P = 5 % szinten szignifikáns hasadás-eltérés figyelhető meg/19. táblázat - számadatokat ld. 11. táblázat/.

A S. pennellii gyüjtemények és különböző Lycopersicon fajok bogyóinak beltartalmi értékeit összehasonlitva az Eriopersicon-hoz a hasonlóság kétségtelen /20. táblázat/.

20. táblázat

Lycopersicon fajok és S. pennellii beltartalmi értékeinek összehasonlitása

Faj	Refrakció %	Összcukor %	Szacharóz %
L. esculentum	5,0	5,0	-
L. pimpinellifolium	6,0	4,3	-
L. peruvianum	7,0	3,6	0,80
L. hirsutum	6,0	4,6	1,10
SP-1	7,5	0,6	0,13
SP-3	8,1	1,1	0,25

Ez a hasonlóság különösen az Eriopersiconra jellemző szacharóz előfordulásában ütközik ki. A keresztezett származékokban - az érett bogyóból a klorofill eltünésével egyidejüen - a szacharóz már nincs jelen és javul a bogyók biológiai értéke is /cukor, C-vitamin/.

A L. esculentum /piros bogyójú/ x S. pennellii /zöld bogyójú/ F_1 bogyója zöldes-sárga, az első visszakeresztezés a L. szülőre a zöldes-sárgától a pirosig terjedő szinskálát mutatott; az F_2-ben piros szinü szegregáns nem volt - vagy talán a vizsgált populáció volt ehhez kicsi /21. táblázat/.

A B-gén /béta-karotin-szintézist irányitja/ kétségtelenül megvan a S. pennellii-ben: 70 % feletti béta-karotin-tartalom erre utal a szülőkben, az F_1 és a hasadó generációkban. F_2-ben piros szinü szegregánsokat nem találtunk /24 sárgás-zöld, 16 narancssárga/, a BC-hasadás sem egyértelmü a B-t illetően: 3 fenotipus osztály van a várt 2 helyett /36 piros, 40 narancssárga, 14 sárga/ - igy a S. pennellii a szinanyagokra ható több génben különbözik a L. esculentumtól.

Jóvcsi Attila Tudományegyetem Könyvtára SZEGED

21. táblázat

S. pennellii keresztezések bogyóinak festéktartalma

Fajta	Szín	Összfesték mg/g	Likopin %	Béta-karotin %
K export	piros			
SP-1	zöld	6,86	-	100
SP-3	zöld	2,86	-	100
/KE x SP-1/F_1	zöldes-sárga	12,04	2,8	97,2
/KE x SP-3/F_1	zöldes-sárga	27,10	4,8	95,2
/KE x SP-1/F_2	zöldes-sárga	21,90	5,5	94,5
/KE x SP-1/F_2	narancssárga	43,90	58,7	41,3
/KE x SP-3/BC_1	piros	28,1	79,3	20,7
/KE x SP-3/BC_1	piros	64,1	77,0	23,0
/KE x SP-3/BC_1	narancssárga	29,1	40,5	59,5
/KE x SP-3/BC_1	sárga	84,1	29,8	70,2
/KE x SP-3/BC_1	sárga	82,6	10,7	89,3

Néhány egyéb, Lycopersicon-eredetü gén is található a S. pennelliiben: gf /green flesh = zöld kocsonya/ és az u /uniform: egyszinből érő, nem zöldtalpas/. Az u vagy azonos a L. esculentumban előforduló génnel /ez a valószinübb/, vagy az u - u^G - u^J allélsorozat további tagja.

C/ Az eredmények megvitatása

1. A Solanum pennellii /SP-1/ TMV-rezisztenciája

Az SP-1-ben lévő új TMV-rezisztencia-forrás iránti érdeklődés /pl. WALTER, 1967/ indokolt volt, hiszen egyik rezisztencia-gént sem sikerült a termesztésre alkalmas fajtába a hozzá kötött hibák kiküszöbölése nélkül beépíteni.

BJÖRLING /1967/ a virológusok jogos ellenvetéseit foglalta össze a rendelkezésre álló TMV-rezisztencia-génekkel kapcsolatban. A tolerancia a virusrezisztencia legkevésbé megfelelő típusa, melynek komoly hátrányait figyelembe kell venni /a toleráns növények virushordozók, csak egy ideig kisebb koncentrációban, mint ami a tünetek megjelenéséhez szükséges/. A hyperszenzitiv reakcióval kapcsolatos ellenállóság hosszú távon kevéssé megfelelő /bizonyos körülmények között fejti csak ki hatását a hyperszenzitiv védekezést irányító gén/. Ezért továbbra is indokolt valóban hatásos TMV-rezisztencia-gének kutatása vad-fajokban /pl. SKRLDA et al., 1968/ és e vonatkozásban különösen a L. peruvianum reménytkeltő.

A L. esculentum x S. pennellii keresztezés anya-partnerének megválasztásában a következő meggondolás játszott szerepet: az eddigi fajkeresztezések során kivétel nélkül a L. esculentum szülő nagybogyós volt. A nagybogyójú fajták kevéssé termékenyek: a fürtökön kevesebb virág van és bogyónagyságtól függően a fürtönkénti bogyószám is változik - extrém nagy bogyójú fajtáknál 1-2 /ez esetleg kompenzálódhat az összetermésben/. Mivel a kisbogyójú fajták termékenyebbnek látszanak /a fajták között kétségtelenül van fertilitási különbség/ és tekintettel a TMV-ellenálláshoz kapcsolódó termékenység-csökkenésre, indokoltnak látszott minél termékenyebb fajta genetikai hát-

terébe hozni a S. pennellii virus-ellenállóságát. A K. export középkorai, az egyik legkiválóbb termőképességü fajta.

A két virus-törzzsel szembeni viselkedés és a hasadó generációk alapján nyilvánvalóan toleranciával állunk szemben /5. és 6. táblázat/ /a vitás esetekben a Chenopodium quinoa teszt növény leveleinek nekrózis-reakciója mindig ezt igazolta/.

A tolerancia genetikai természetét sokáig poligénesnek tartották. Érzékeny x tolerans keresztezés hasadó generációjában /különösen egy agresszivebb virus-törzs és ennek kedvező környezeti feltételek mellett/ változatos hasadási arányokat kaptak.

MÉSZÖLY /1969/ Tm vonalakkal végzett fertőzési kisérletei során azt tapasztalta, hogy háromszori palántakori fertőzést követő szelekciók során az első szelekciótól a harmadikig csökkenő sorrendben válnak fokozatosan virusossá a hasadó és stabil vonalak.

PHILLIP et al. /1965/ Fireball x Tm_H keresztezés vizsgálata alapján - korai szerzőkhöz hasonlóan - poligénesnek irják le a toleranciát. Azonban a Tm-re stabilizált vonalak különböző időpontokban látható mozaiktüneteket mutató "törzsei" fertőzési kisérletben ugyanezt a tipusú tolerancia-reakciót mutatják /7. táblázat/. Az, hogy egy Tm-populáció egyedei között szórás van e vonatkozásban, a gazdanövény - virus - környezet kölcsönhatás következményeként értelmezhető.

Ha PHILLIP et al. /1965/ eredményeit e monogénes felfogáshoz vezető kisérlet alapján kiszámitjuk, meglepően jó egyezést találunk a 3:1, illetőleg 1:1 hasadási arányokkal.

Az azonos viselkedés éppen a fent emlitett okok miatt nem fogadható el feltétlen bizonyitéknak arra nézve, hogy két forrás azonos ellenállósági gént hordoz. DAWSON /1967/ a HOLMES és a WALTER-féle

törzsekkel dolgozva 2 virus-törzzsel szembeni viselkedésüket is hasonlónak találta, mégsem von le következtetést az ellenállást irányító gének azonosságát illetően.

Erre nézve az allél-teszt /8. táblázat/ ad biztos választ - nemcsak a rezisztencia-gének, hanem más jellegek esetében is.

Az SP-1-ben tehát a Tm van. A fertőzött érzékeny növényhez képest a tünetek megjelenése 1-2 hetet késik; természetes fertőződés feltételei mellett a Tm elegendő rezisztenciát nyújt. A virus mutációja folytán azonban ezt a védekezési mechanizmust letörő törzs jelenhet meg - hogy ez a többi TMV-gén esetében még nem általános, az éppen a termesztésben való kevésbé elterjedettség következménye.

A Tm kapcsolatban levőnek látszik a növekedés kezdeti lassúbb voltával /10. táblázat/: a Tm-szegregánsok közel azonos szárazsúlyúak minden keresztezésben és a gyors növekedésü anyákkal képzett kombinációkban a ++ növények jóval fejlettebbek. /Ez nem zárja ki a Tm-növények későbbi erőteljes vegetativ növekedését - ami kapcsolatban van a kisebb termékenyülési hajlammal./

Feltételezhető az is, hogy a lassúbb növekedéssel jellemezhető anyagcseretipus és a tolerancia között oksági összefüggés van /ANDRÁSFALVY, 1970/. A Tm hatása a lassúbb növekedési erélyü - pl. d-genotipusokban kifejezettebb/ hosszabb ideig mutatkoznak a növények tünetmentesnek /MÉSZÖLY-FARKAS, 1971/. Lehetséges korai, intenziv növekedésü Tm egyedek kiválasztása, ezekben azonban a virus-koncentráció hamarabb eléri a látható tünethez szükséges szintet /a virus-koncentrációra a tesztnövény lézióinak száma alapján lehet következtetni/.

Az elmondottak alapján értelmezhető, hogy SMITH a virus-törzs, a környezeti feltételek és a genotipusbeli eltérések miatt következte-

tett 3 rezisztencia-génre /bár ezt később nem erősitette meg, s adatai csak a feltételezést engedték meg/.

A Tm kromoszóma-térképen történő elhelyezése problematikus, sokáig nem is sikerült pontosan lokalizálni. PELHAM /1970/ szerint ennek egyik oka, hogy a hasadó generációkban a Tm/+ növényeket nagy százalékban +/+-nak osztályozták.

Adataink megerősitik PELHAM közlését a Tm helyét illetőne: Az 5-ös kromoszómán van /11. és 12. táblázat/.

A Tm gén dominanciája nem teljes; a hasadások gyakran nem szabályosak a toleráns növények elégtelensége folytán /19. táblázat/. A Tm/+ növényeken különösen nyáron gyakran figyelhetünk meg gyenge tüneteket.

LATERROT /1968/ szerint szabadföldről begyüjtött anyag esetén /Tm-F_2 generációkból/ a hasadás-eltérés nagyobb, ami a +/+ növények előnyben részesitéséből adódik - azaz a Tm-gén termesztésre alkalmatlannak itélt tulajdonságokhoz van kötve.

Az is lehetséges, hogy az I /Verticillium rezisztencia-gén/-nél megfigyeltekkel analóg módon a + pollen előnyösebb helyzetben van a megtermékenyitésnél Tm-pollenhez viszonyitva /PECAUT és LATERROT, 1966/.

Az eddigiek alapján levonhatjuk azt a következtetést, hogy a virus-tolerancia komplex természetü, valószinüleg egész sor általános anyagcsere-folyamattól függ, amelyekre különbözőképpen hatnak: a virus-törzs, a környezet és a genetikai háttér, amelybe a toleranciagén kerül.

2. Termékenyülés

Szabadföldön az F_1-ek és a /L. esculentum x SP-1/$BC_{L.\ esc.}$ jól kötött, de az F_2, F_3 különböző fokú sterilitást mutatott. A legtöbb esetben a sterilitás a virág-abortálásnak, vagy a kinyúló bibének /szerkezeti sterilitás/ tulajdonitható.

Az F_2 és BC_1 generációkban változatos bibeszál-portokcső méretek vannak, nem jelentett azonban nehézséget a rendes önporzási mechanizmusnak megfelelő virágú - a bibeszál kisebb a portokoknál - egyedek kiválasztása.

A rövid-bibeszálúság ugyanis kevés számú gén által meghatározott, magas heritabilitású jelleg a kultur-paradicsom esetében /RICK és DEMPSEY, 1969/ - és valószinüleg a fajkeresztezésekben is.

A másik szerkezeti sterilitási tényező abból adódik, hogy a S. pennelliiben hiányzik a steril portokcsúcs, aminek a megporzás eredményességében fontos szerepe van. Szintén kevés gén által meghatározott jelleg, igy a Lycopersicon tipus kiválasztása kevés számú szaporulatból is könnyü.

Az üvegházban végzett kisérletek során a szerkezeti sterilitást virágonkénti önporzással küszöböltük ki. Ezáltal a portok esetleges varrat-felpepedési rendellenességeit is kizártuk a lehetséges okok közül, valamint azt a lehetőséget, hogy a léha pollenszemek eltömjék a steril portokcsúcs által képzett hasadékot, ami sokszor a funkcionális sterilitás határesetét idézheti elő /ANDRÁSFALVY, 1966/.

Kétségtelen, hogy az egyes előrehaladt öntermékenyülő generációkon virágszám-csökkenés és termékenyülés rosszabbá válása, azaz fokozatos degeneráció figyelhető meg /15. táblázat/. A megfigyelt pol-

len-sterilitási értékek nem elegendők a termékenyülés csökkenésének értelmezéséhez.

RICK /1956/ utal arra, hogy fajkeresztezésekben a környezeti viszonyokhoz való rossz alkalmazkodás és a génkombináció hiánya felelős részben az észlelt sterilitásért.

Szerepe van a STEBBINS /1958/ által említett, a kettős megtermékenyitéskor keletkező allél-dózis egyensúlytalanságnak, bár ennek alapján nehezen értelmezhető az előrehaladt generációk termékenység csökkenése.

Az egyes törzsek bogyóiban található abortált embriók, valamint a parthenokarpia gyakorisága arra utal, hogy termékenyülési rendellenességről van szó.

RICK /1961/ szerint egy öröklődő terméketlenségi hatás járul hozzá a fertilitás-csökkenéshez. Ezt alátámasztja, hogy a S. pennelliit szabadföldön gyenge bogyókötés jellemzi.

A termékenység csökkenése az alábbi elképzelés alapján is értelmezhető: A szülőkön megfigyelhető rendes kötődés egy fajon belüli gén-egyensúly következménye. F_1-ben mindkét szülő kromoszóma-készlete szerepel, ezért a termékenység közel rendes. F_2 és BC_1-ben már a fajon belüli egyensúlyi helyzet mind a citoplazmát, mind a kromoszómákat tekintve megbomlik.

A fajkeresztezések során megnyilvánuló terméketlenségi hatást meg kell különböztetni a Tm-hez kapcsolódó termékenység-csökkenéstől. A fajhibrid-törzsek sokszoros visszakeresztezésével előbbi megszüntethető - a Tm-terméketlenség kapcsolat esetében közel 30 év munkája sem tudott a genotipikus kompenzációnál többet elérni.

A korai SP-1 generációkban /F_2, F_3, BC_1, BC_2/ ez a hatás összegeződik, ezért nem meglepő, hogy a Tm_{SP}-hez még nagyobb fokú termé-

kenység-csökkenés látszik kapcsolódni, mint más eredetü Tm-hez.

Amig a rezisztenciához kapcsolódó termékenység-csökkenés kérdése meg nem oldódik, a TMV-ellenállóságot biztositó gének nem sokat érnek a gyakorlat számára.

Tulajdonképpen két lehetőség van: igen szoros kapcsolódás, vagy pleiotropia. Előző esetre példa a Tm 2-nv kapcsolat, amelyet mindeddig nem sikerült szétszakitani. Ez talán annak következménye, hogy a 9-es kromoszóma rövid karjának heterochromatinjában vannak, ezen állományra viszont az alacsony rekombinációs érték jellemző.

A Tm-terméketlenség esetében kapcsolódást feltételezve, annak megtörésére két tényező van kedvezőtlen hatással. Egyrészt a rekombinációs % csökkenése az előrehaladó generációkban /RICK, 1969/, ami a linkage-blokkok egyben-maradásának következménye. Másrészt lehetséges, hogy az 5-ös kromoszómán sok "terméketlenségi-gén" található - erre utal az 5-ös kromoszóma-teszterek nagyrészének /mc, tf, stb./ erősen csökkent termékenysége.

A pleiotropiára utal, hogy a Tm termékenyülést csökkentő hatása függ a genotipustól, amelybe beépitették.

A termékenység helyreállitódik genotipustól függően F_1-ben - ez az, amit jelenleg felhasználunk F_1-ek előállitásánál. Ha a termékenység-csökkenés a Tm pleiotropiás hatása, akkor csak elég szerény javulást érhetünk el Tm/Tm esetben.

Ezt az is alátámasztja, hogy a fertilitási gének introgressziójával kapcsolatos elképzelés /kisbogyójú, termékeny fajtával történő keresztezés/ egyelőre nem sok eredményt hozott.

Bebizonyosodott, hogy a virágszám és a kötődés a Tm egymástól független hatásai /13. és 14. táblázat/. Ugyanezt tapasztaltuk Tm 2^a

és a MÉSZÖLY-féle Tm-mel kapcsolatos munkánk során is: virágszám tekintetében érhető el előrehaladás az érzékeny fajta irányába, kötődé vonatkozásában rezisztenciára homozygota vonalak esetében már kevésbé.

A Solanum pennellii növelte 1-gyel a Tm-források számát /22. táblázat/.

22. táblázat

TMV-rezisztencia-gének és eredetük

Gén-forrás	Fajkeresztezés	Rezisztencia-gén meghatározása
L. hirsutum PI 126 445	PORTE et al., 1939.	PECAUT, 1961. Tm
L. peruvianum	ALEXANDER, 1963.	PECAUT, 1965. Tm 2^a
	LATERROT, 1965.	PROVVIDENTI et al., 1968-1969. LATERROT és PECAUT, 1969. Tm 2
	MAKÓ, 1964-1970.	-
Komplex fajhibrid / L. esculentum, L. pimpinellifolium L. hirsutum L. peruvianum/	KIKUTA és FRAZIER, 1946. MÉSZÖLY, 1957.	HOLMES, 1952. Tm SOOST, 1958. Tm 2-nv LATERROT és PECAUT; 1969. SCHROEDER és PROVVIDENTI, 1969. MÉSZÖLY és FARKAS, 1971. Tm
S. pennellii 59 L 366	SMITH, 1961. FARKAS, 1968.	FARKAS, 1970. Tm

A L. esculentum x S. pennellii utódnemzedékekben megfigyelt szárazanyagtartalom értékek nagysága /8,0 felett/ a domináns géneken kivül módosító tényezők - termékenység csökkenése és a kis bogyósúlyok - következménye. Ezek azt eredményezik, hogy a bogyó-lomb arány extré-

men eltolódik az utóbbi javára. Valószinüleg az irodalomban található, sokszor fantasztikus értékek /10-15 %/ is erre az okra vezethetők vissza.

A termékenység módositó hatásának fontosságára a különböző beporzási módokból /virágonként, vibrálás, szabad beporzás/ adódó különböző szárazanyagtartalom értékek is utalnak.

A S. pennellii vonalaknak mindamellett helye van a következő elképzelésben:

Különböző eredetü magas szárazanyagtartalmú vonalakkal egy utánzott idegen-termékenyülő rendszert lehetne létrehozni, amelyben a gyors homozygotává válás kiküszöbölésével szelekciós javulásra lehetne számitani. A kukoricánál LENG 60 szelekciós generáció alatt 6 %-ról 15 %-ra növelte az olajtartalmat.

Az utóbbi években érdeklődéssel fordultak az új gén-véltozékonyságot nyújtó fajhibridek felé az F_1 hibridek előállitásában. Bizonyos kereskedelmi fajták és a FRAZIER-féle program vonalai nagyobb mérvü heterózist mutattak, mint a fajták közötti hibridek /GILBERT és TANAKA, 1968/. Ez termékeny S. pennellii eredetü konstans vonalak esetén is elképzelhető.

3. Solanum pennellii Lycopersicon-jellemvonásai

A kompatibilitási viszonyok, az F_1 nagyfokú fertilitása, a kromoszóma-párosodás, hasonlóság mind a növény, mind a kromoszómák morfológiájában, komoly kétségeket vet fel a S. pennellii rendszertani helyével kapcsolatban.

E kérdés eldöltéséhez 3 gyüjtemény vizsgálata alapján csak adalékokat szolgál tathatunk. A teljes kapcsolat kideritéséhez szükséges

ismerni a Peru különböző területein előforduló populációk fenotipikus variációját /populáción belül és populációk között/, a kompatibilitási-viszonyokat, a beporzási mechanizmust, stb.

A keresztezés csaknem olyan könnyen keresztülvihető, mint a fajon belüli keresztezések mindkét szülőben és sokkal könnyebben, mint a legtöbb keresztezés a Lycopersicon fajok között.

A magnagyságban mutatkozó különbségek lehetővé teszik az öntermékenyülésből származó magok kiszelektálását /18. táblázat/.

A vad jellegek dominanciája más fajhibridekhez viszonyitva meglepően kicsi /talán a legkisebb/.

A L. esculentum teszter törzsek x S. pennellii keresztezésben a legtöbb marker génre a hasadásokat közel rendesnek találták /RICK, 1960., 1969; WHALEN, 1965/.

A RICK /1969/ által közölt hasadás-eltéréseket kisebb mértékben tapasztaltam a 8, 10 és 11 kromoszóma-markerek esetében; a 2-es kromoszómára nézve megfigyeléseim eltérnek RICK-étől /19. táblázat/. Valószinüleg ez annak tulajdonitható, hogy F_2 /és nem BC/ generációkkal és eltérő teszter-törzsekkel dolgoztam.

A szacharóz előfordulása az Eriopersicon fajokban MANNUNTA /1951/ és VIDÉKI /1969/ véleménye szerint azzal függ össze, hogy a bogyókban éretten is klorofill található. Ez a helyzet a S. pennellii esetében is.

MANNUNTA /1951/ szerint a L. hirsutum pigment-szintézise legalább 3 allélban különbözik a L. esculentumtól: likopin szintézist és a bogyóhús sárga szinét gátló és a bogyóhéj szinét módositó gének.

Ehhez a S. pennellii-ben még gátló hatású módositó gének jelenlé-

tét is fel kell tételeznünk /21. táblázat/.

A B gén előfordulása az egész Lycopersicon génusra jellemző /CHMIELEWSKI, 1965/, kétségtelen jelenléte a S. pennellii-ben szintén a Lycopersicon-nal való szoros kapcsolatra utal.

III. TÉZISEK

1. A Solanum pennelliiben /SP-1/ a TMV-ellenállóság tolerancia fokozatát irányitó Tm gén van.

2. A Tm gén az 5-ös kromoszómán található.

3. Az SP-1-ből származó tolerancia-génhez is csökkent termékenység kapcsolódik.

4. A S. pennellii felhasználható a kultur-paradicsom szárazanyagtartalmának növelésére.

5. A S. pennellii keresztezhetőségi viszonyok, marker-gének hasadása, beltartalmi értékek alakulása, a B-gén jelenléte alapján inkább a Lycopersicon, mint a Solanum génusba tartozik.

IRODALOM

ALEXANDER, L.J. - HOOVER, M.M., 1955: Disease resistance in wild species of tomato. Res. Bull. Ohio Agric. Exp. Sta. 752.

ANDERSEN, W.R., 1963: Cytoplasmatic sterility in hybrids of Lycopersicon esculentum and Solanum pennellii. TGC Rept. 13: 7-8.

ANDERSEN, R., 1964: Evidence of plasmon differentiation in Lycopersicon, TGC Rept. 14: 4-5.

ANGRÁSFALVY A., 1966: A pollenminőség hatása a szabadföldi paradicsom koraiságára. KKI Közl. 2.

ANFRÁSFALVY, A., 1970: Szóbeli közlés

ANDRÁSFALVY A. - FARKAS J. - ANDRÉ L., 1970: A szin- és a szárazanyagtartalom öröklődése a paradicsomban. Agrártudományi Közlemények 29 /3/: 227-238.

BARROW, J.R., 1967: The use of controlled nutritional and aerial enviroment to establish standardized recombination frequencies in tomatoes. Diss. Abst. 28 /1/: 53-B.

BILLS, R.W. - MARTIN, M.W., 1962: Embrio sacs in hybrids between L. esculentum and S. lycopersicoides. TGC Rept. 12: 15-16.

BJÖRLING, K., 1966: Virus resistance problems in plant breeding. 4. Eucarpia meet. suppl. 16: 119-136.

CHMIELEWSKI, T.M., 1965: L. minutum contain the gene B. TGC Rept. 15: 28-29.

CHMIELEWSKI, T.M., 1966: An exception to the unidirectional crossability pattern in the genus Lycopersicon. Genetica Polonica, 7 /1/: 31-39.

CLAYBERG, C.D. - BUTLER, L. - RICK, C.M. - YOUNG, P.A., 1960: Second list of known genes in the tomato; including supplementary rules for nomendature. J. Hered. 51 /4/: 167-174.

DAWSON, J.R.O., 1967: The adaptation of tomato mosaic virus to resistant tomato plant. Ann. Appl. Biol. 60: 209-214.

GENTILE, A.G. - WEBB, R.E. - STONER, A.K., 1968: Resistance in Lycopersicon and Solanum to greenhouse Whiteflies. Jour. Ec. Entom. 61 /5/: 1355-57.

GILBERT, J.C. - TANAKA, J., 1968: The use of Hawaiian tomato lines in crosses with mainland lines to obtain greater heterosis in the F_1. TGC Rept. 18: 18.

GOTTSCHALK, W., 1956: Die Cytologie der Kulturtomate und ihrer wildwachsenden Verwandten. Bibl. Genetica, 109. p.

GRIFFING, B. - LAGRIDGE, J., 1963: Factors affecting crossing over in the tomato. Aust. J. Biol. Sci. 16: 826-37.

GYŐRFFY B. - MAKÓ J., 1962: A sesquidiploid F_1 hybrid of Lycopersicon pimpinellifolium and Lycopersicon peruvianum. Acta Biologica. XIII /3/: 253-263.

HARDON, J.J., 1962: Self-incompatibility and self-compatibility in Solanum pennellii Corr. in relation to its unilateral compatibility with Lycopersicon esculentum Mill. Genetics 47 /8/: 957.

HARDON, J.J., 1967: Unilateral incompatibility between Solanum pennellii and Lycopersicon esculentum. Genetics 37: 795-808.

HODOSY S., 1969: Szóbeli közlés

KHUSH, G.S. - RICK, C.M., 1968: Cytogenetic analysis of the tomato genome by means of induced deficiensies Chromosoma /Berl./ 23: 452-484.

KHUSH, G.S. - RICK, C.M. - ROBINSON, R.W., 1964: Genetic activity in a heterochromatic chromosome segment of the tomato. Science, 145: 1432-34.

LATERROT, H., 1968: Contribution á l'amelioration de la tomate pour la résistance aux maladies et potamment á celle causée par le virus de la mosaique du tabac. Sta. d'Amelior. des Plant. Maraich p. 57-110.

LATERROT, H. - PECAUT, P., 1969: Gene Tm 2: new source. Rept. TGC 19: 13-14.

LATERROT, H. - PECAUT, P., 1969: Gene Tm: new test of allelism. Rept. TGC 19: 14-15.

LEWIS, D. - CROVE, L.K., 1958: Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants. Heredity 12 /2/: 233-256.

MAKÓ J., 1969: Szóbeli közlés

MANNUNTA, C., 1951: Sul modo d'agire, biochimicante dei geni dai quali dipende il colore dei frutti in razze di Lycopersicon esculentum Mill. e in specific selvatiche del genere. Genetica Agraria. III. /1-2/: 11-50.

Mc GURIE, D.C. - RICK, C.M., 1954: Self-incompatibility in species of sect. Eriopersicon and hybrids with L. esculentum. Hilgardia. 4: 101-124.

MATHER, K., 1963: The measurement of linkage in heredity. London. 149. p.

MARTIN, F.W., 1961: The inheritance of self-incompatibility in hybrids of L. esculentum Mill. x L. chilense Dunn. Genetics 46: 1443-1454.

MARTIN, F.W., 1966: Avoiding unilateral barriers in tomato species crosses. TGC Rept. 16: 19-20.

MARTIN, F.W., 1967: A scheme for the development of cytoplasmic male-sterility in the tomato. TGC Rept. 17: 38-39.

KHUSH, G.S. - RICK, C.M., 1963: Meiosis in hybrids between Lycopersicon esculentum and Solanum pennellii. Genetica 33: 167-183.

MÉSZÖLY Gy., 1968: A paradicsom dohánymozaikvirus /TMV/ rezisztenciája. Agrártud. Közl. 27: 333-353.

MÉSZÖLY Gy., 1969: A paradicsom TMV-rezisztenciájának kialakitása. Duna-Tisza közi Mg. Kisérleti Intézet Bull. 4: 5-14.

MÉSZÖLY Gy. - FARKAS J., 1971: TMV-resistance of some other species-hybrid strains. TGC Rept. 21 /in press/

MUNGER, H.M., 1970: Szóbeli közlés

OGNYANOVA, A. - SHUKAROV, L., 1967: /Lycopersicon genus - present classifications and characterization of the species/ Grad. Loz. IV /8/: 33-53.

PECAUT, P. - LATERROT, H., 1966: Perspectives sur la selection de varietes de tomate resistantes aux maladies. Genetica Agraria 20: 110-120.

PECAUT, P. - LATERROT, H., 1967: Gene Tm: Test of allelism. TGC Rept. 17: 42.

PELHAM, J., 1966: Resistance in tomato to tomato mosaic virus. Euphytica 15 /2/: 258-67.

PELHAM, J., 1969: Isogenic lines to identify physiologic strains of TMV. TGC Rept. 19: 18-19.

PELHAM, J., 1970: Linkage tests with Tm. TGC Rept. 20: 37-38.

PELHAM, J. - FLETCHER, J.F. - HAWKINS, J.H., 1970: The establishment of a new strain of tobacco mosaic virus resulting from the use of resistant varieties of tomato. Ann. Appl. Biol. 65: 293-97.

PHILLIP, M.J. - HONMA, S. - MURAKISHI, H.H., 1965: Studies on the inheritance of resistance to tobacco virus in the tomato. Euphytica 14: 231-36.

PROVVIDENTI, R. - SCHROEDER, W.T. - ROBINSON, R.W., 1968: Possible sources of Tm-2 not linked with the nv allele. TGC Rept. 18: 29-30.

PROVVIDENTI, R. - SCHROEDER, W.T., 1969: Further evidence that Perou 2 is a new source of Tm-2 linked with nv. TGC Rept. 19: 23.

RICK, C.M., 1951: Hybrids between Lycopersicon esculentum Mill. and Solanum lycopersicoides Dun. Proc. Nat. Acad. Sci. 37: 741-44.

RICK, C.M., 1960: Hybridization between Lycopersicon esculentum and Solanum pennellii: phytogenetic and citogenetic significance. Proc. Nat. Acad. Sci. 46: 78-82.

RICK, C.M., 1961: Inheritance studies with Solanum pennellii. TGC Rept. 11: 19-20.

RICK, C.M., 1969: Controlled introgression of chromosomes of Solanum pennellii in to Lycopersicon esculentum: segregation and recombination. Genetics 62: 753-68.

RICK, C.M. - BUTLER, L., 1956: Cytogenetics of the tomato. Adv. Genet. 8: 267-382.

RICK, C.M. - DEMPSEY, W.H., 1969: Position of the stigma in relation to fruit setting of the tomato. Bot. Gar. 130 /3/: 180-186.

SCHROEDER, W.T. - PROVVIDENTI, R. - ROBINSON, R.W., 1967: Incubation temperature and virus strains important in evaluating tomato genotypes for tobacco mosaic virus reactions. TGC Rept. 17: 47-49.

SCHROEDER, W.T. - PROVVIDENTI, R., 1969: Identification of the TMV resistance in four tomato lines. TGC Rept. 19: 25.

SKRLDA, W.H. - ALEXANDER, L.J., 1968: Horticultural characters and reaction to two diseases of the world collection of the genus Lycopersicon. Res. Bull. Ohio Agric. 1009.

SMITH, P.G., 1961: Tobacco mosaic resistance in S. pennellii. TGC Rept. 11: 27.

STEBBINS, G.L., 1958: The inviability, weakness and sterility of interspecific hybrids. Adv. Genet. IX. 147-215.

SVÁB, J., 1967: Biometriai módszerek a mezőgazdasági kutatásban. Mezőgazdasági Kiadó, 498.

TAL, M., 1966: Genetic differentiation and stability of some characters that distinguish Lycopersicon esculentum Mill. from Solanum pennellii Cor. Evolution 21: 316-333.

VIDÉKI L., 1969: A paradicsom minőségét meghatározó néhány tényező, Doktori értekezés, 177.

WALTER, J.M., 1967: Hereditary resistance to disease in tomato. Ann. Rev. Phytopath. 5: 131-162.

WANN, E.V., 1963: Intergeneric hybridization between Lycopersicon and Solanum and its potential in tomato breeding. Diss. Abst. 23 /7/: 2274-75.

WANN, E.V. - JOHNSON, 1963: Intergeneric hybridization involving species of Solanum and Lycopersicon. Bot. Gaz. 124 /6/: 451-55.

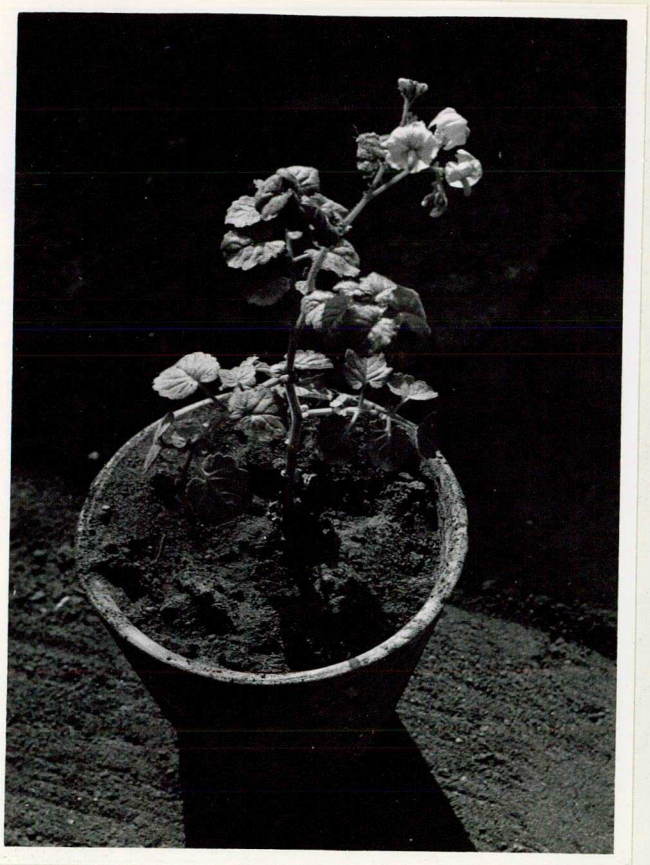
WHALEN, R.H., 1965: Genetic segregation in some interspecific and intergeneric hybrids of Lycopersicon and Solanum. Diss. Abst. 26: 1301-1302.

Köszönetemet fejezem ki Dr. Mészöly Gyula igazgatómnak, aki munkámat lehetővé tette és figyelemmel kísérte.

Dr. Andrásfalvy András és Makó József a kísérleti anyagokat bocsátották rendelkezésemre és tanácsaikkal nagy segitséget nyújtottak.

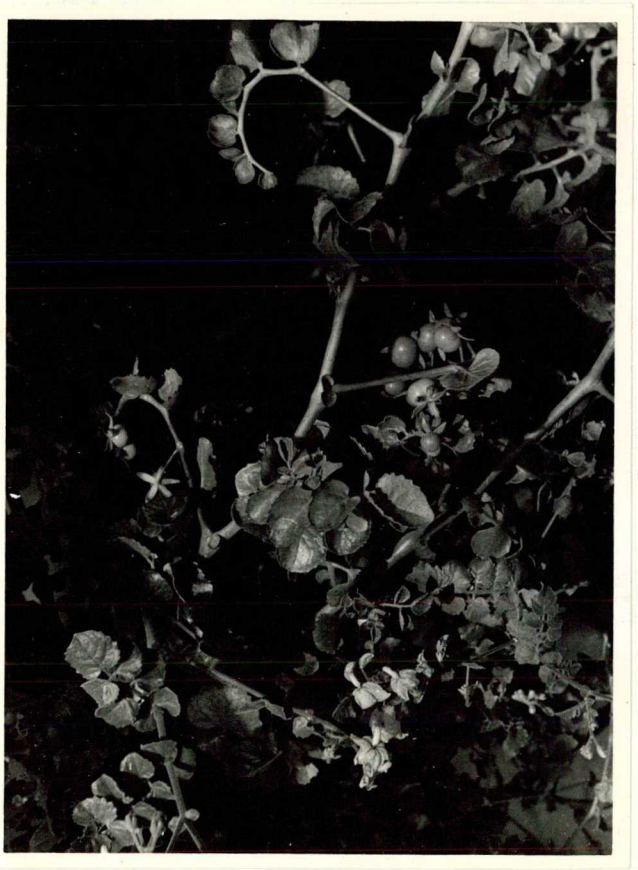
Köszönettel tartozom Báldy Bélánénak /kisérleti eredmények értékelésében nyújtott segitségéért/, Szappanos Istvánnak /grafikonok megrajzolásáért/ és Tóth Istvánnak a szinvonalas fotókért.

Köszönet illeti az Intézet minden dolgozóját, akik munkámat közvetlenül vagy közvetve segitették.



1. ábra: Solanum pennellii Actio /SP-1/

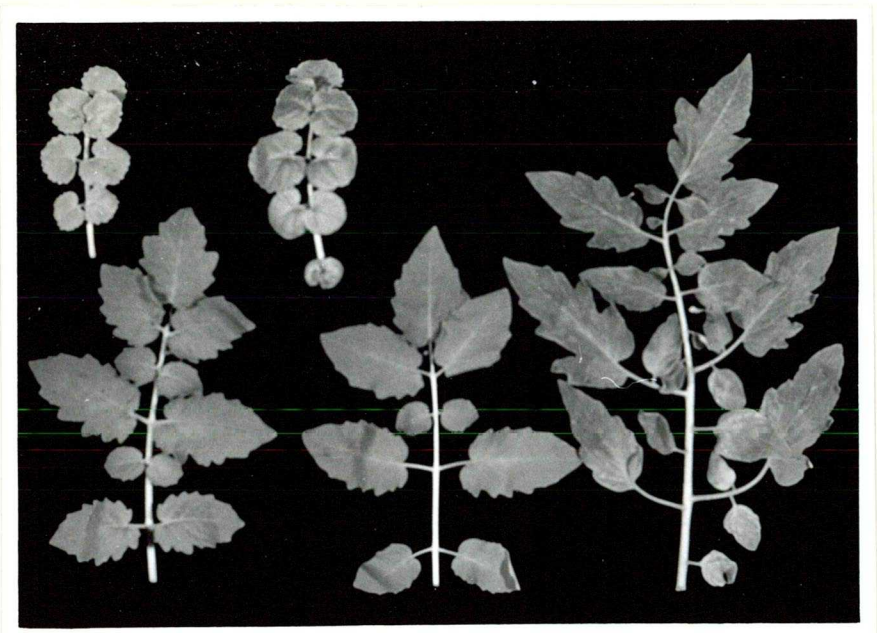
2. ábra: Solanum pennellii Sisicaya /SP-2/



3. ábra: Solanum pennellii Nazca /SP-3/

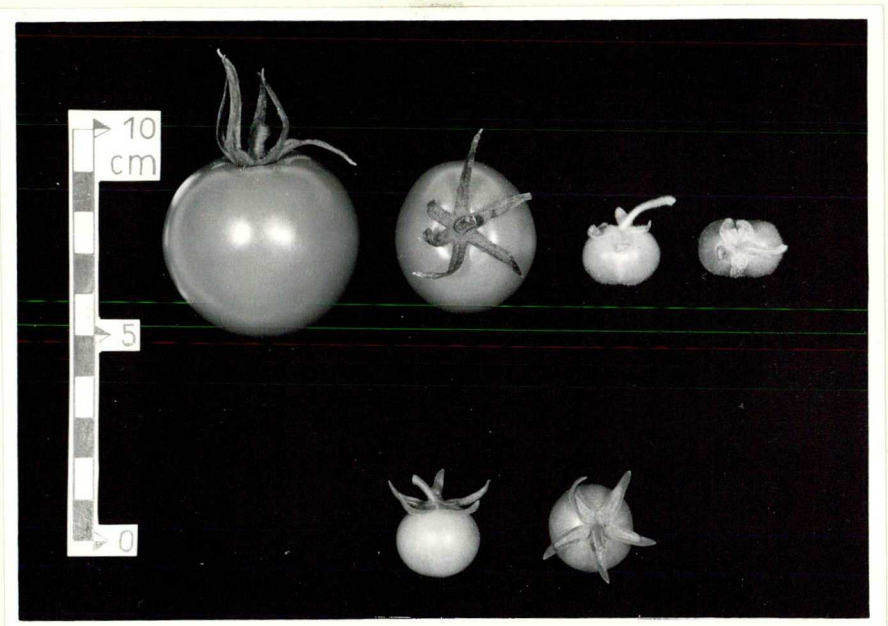
4. ábra: La/+ szegregáns /La/+ x SP-1/F_2-ből

5. ábra: K export; /K.e. x SP-1/F_1; /K.e. x SP-3/F_1

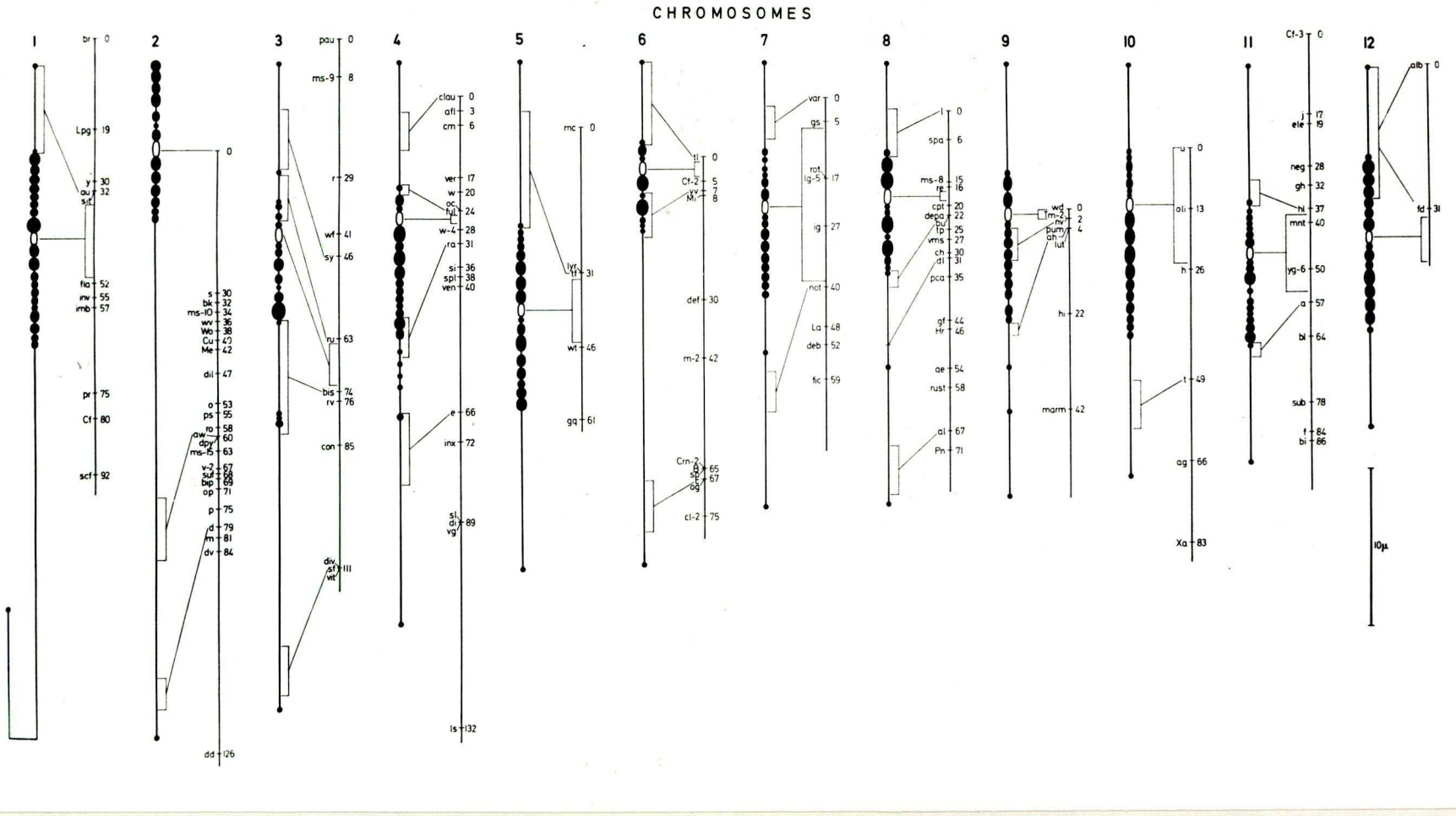


6. ábra: SP-1; SP-3 /fenn/; /K.e. x SP-1/F_1;
/K.e. x SP-3/F_1; K export

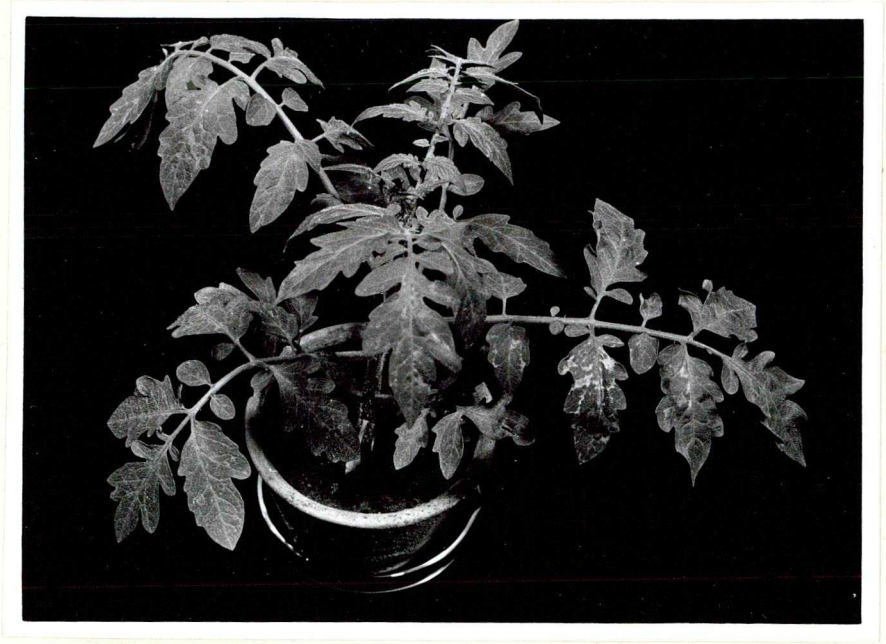
7. ábra: SP-3; /K.e. x SP-3/F_1; K export



8. ábra: K export; SP-1; /K.e. x SP-1/F_1

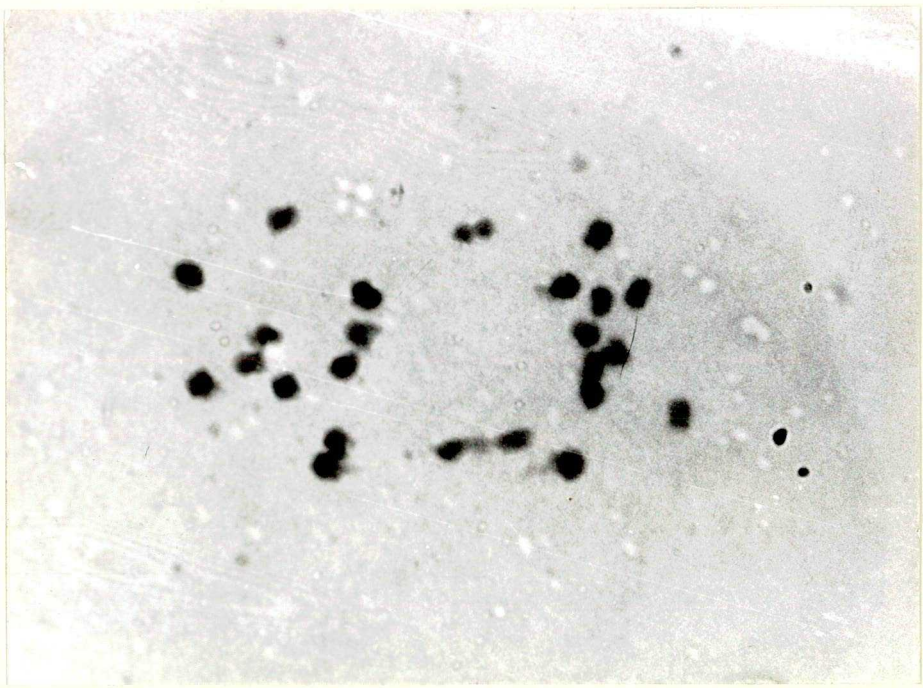


9. ábra: A Lycopersicon esculentum kromoszóma-térképe /KHUSH-RICK, 1968./



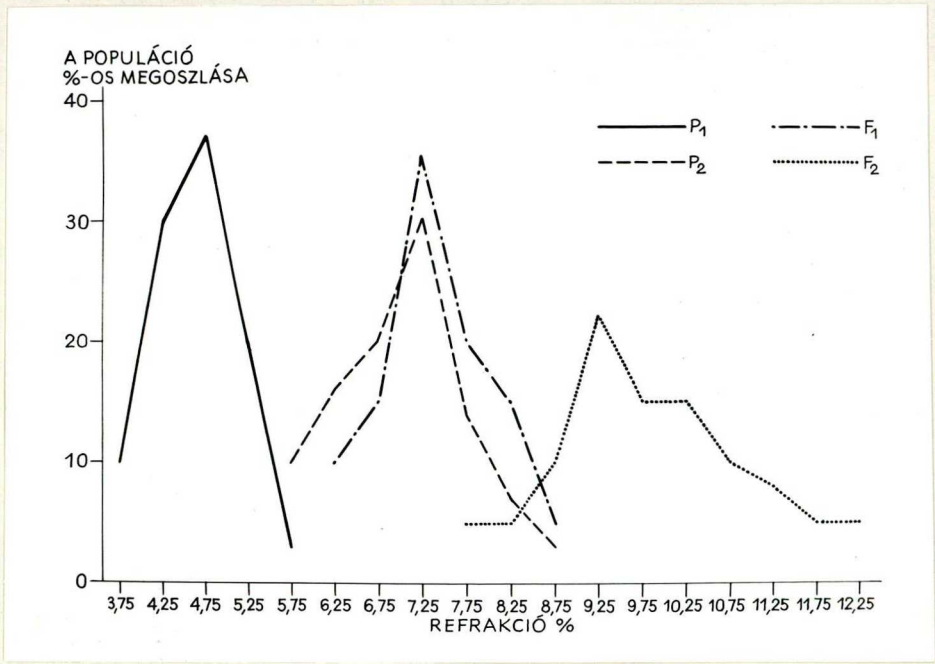
10. ábra: TMV 1-es rassz Tm/Tm gazdanövényen

11. ábra: /K.e. x SP-1/F_2; /K.e. x SP-3/$BC^1_{K.e.}$

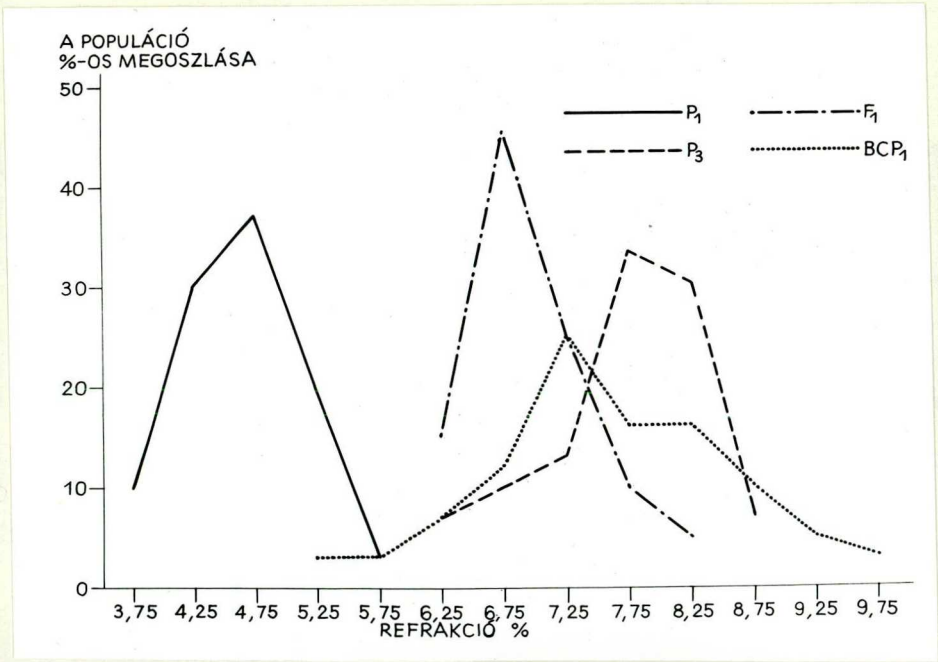


12. ábra: Lemaradó kromoszómák /I. anafázis/ /K.e. x SP-1/F_1

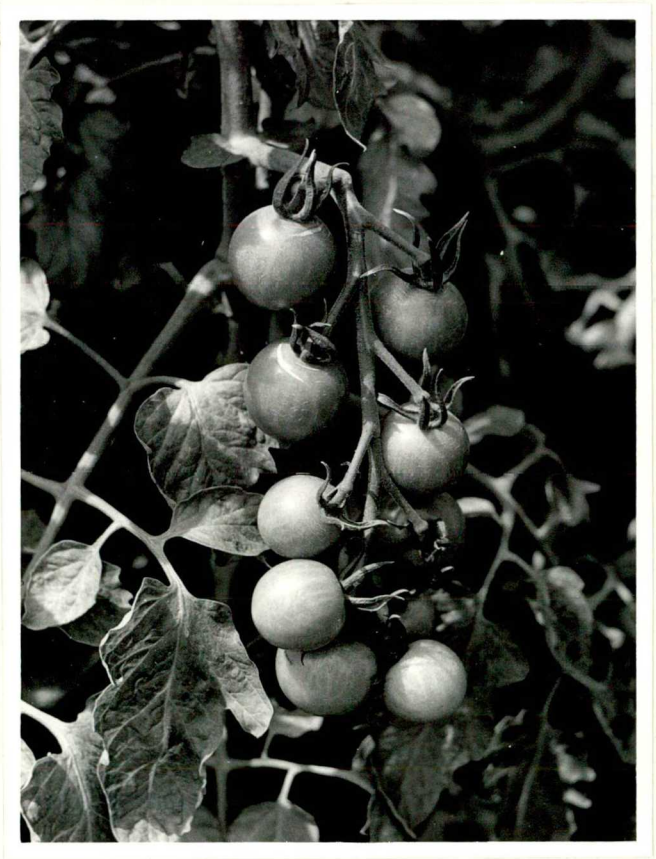
13. ábra: Kromoszómák szétválása az I. metafázisban /K.e. x SP-1/F_1



14. ábra: A növények gyakorisági eloszlása szárazanyag-tartalomra P_1: K export P_2: SP-1



15. ábra: A növények gyakorisági eloszlása szárazanyag-tartalomra P_1: K export P_3: SP-3



16. ábra: /K.e. x SP-3/$BC^{1}_{K.e.}$ termékeny tő

József Attila Tudományegyetem Könyvtár SZEGED