

А. М. АГАДЖАНЯН

## ЯВЛЕНИЕ МЕТАКСЕНИИ У ТОМАТОВ

Явление ксении широко распространено на кукурузе и других культурах, метаксении—на плодовых и бахчевых культурах.

Ряд классических примеров телегонии описан Ч. Дарвином [1] на животных объектах (чистокровная арабская кобыла Мортонна, черно-белая эсекская порода свиней Вестерна и др.). Единственный пока факт телегонии у растений обнаружен И. В. Мичуриным [3].

В литературе нам неизвестно ни одного случая проявления метаксении на томатах. Некоторые факты такого порядка были обнаружены в нашей работе по преодолению нескрещиваемости культурных томатов с дикорастущим видом *Z. peruvianum* Mill. (неопубл.), начатой в 1960 г. на Лениаканской селекционной станции.

Опыт проводился по схеме:

- 1) опыление кастрированных цветков пыльцой отца (обычная гибридизация);
- 2) опыление некастрированных цветков пыльцой отца;
- 3) опыление кастрированных цветков смесью пыльцы родителей.

В качестве материнского компонента брались сорта обыкновенного томата маяк 12/20-4, темно-красный ранний и донецкий 3/2-1. *Z. peruvianum* выступал в роли отцовского компонента.

Сорта маяк и темно-красный имеют детерминантный тип куста, у сорта донецкий тип куста штамбовый. Сорт темно-красный отселектирован методом многократного массового отбора, два других сорта выведены путем гибридизации.

Плоды всех трех сортов гладкие, красные, среднего размера, число камер среднее, осеменены нормально. Наиболее отличительной особенностью сорта темно-красный является то, что незрелые плоды у него беловатые.

Растения перувианского томата стелющиеся, высотой до 1 м и более, имеют тонкие, почти голые стебли. На кисти 12—30 цветков, иногда и более—до 50. Цветки небольшие. В фазе бутонов тычинки и столбик с рыльцем находятся на одном уровне, но постепенно столбик удлиняется и выступает над тычиночной колонкой на 2—4 мм. Рыльце созревает раньше тычинок. В том месте, где столбик выступает над тычинками, он изгибается в одну сторону, примерно, под углом в 45—50°, иногда этот изгиб доходит до 90°. Наряду со столбиком слегка изгибаются тычинки, в том же направлении поворачивается и плодоножка цветка (иногда очень сильно), так что цветок прямо обращается к земле. Нужно полагать, что в результате такого изгиба цветка создаются условия как для самоопыления, так и для перекрестного опыления.

По мере созревания цветка венчик (лепестки) изгибается в сторону, противоположную тычиночной колонке, а у зрелого цветка он находится под углом, примерно, в  $180^\circ$ . В дальнейшем, очевидно после оплодотворения, венчик начинает поворачиваться в обратную сторону и изгибается таким образом настолько, что полностью обхватывает половые органы и целиком закрывает пестик-рыльце. В этом отношении перувианский томат резко отличается от культурного.

Плод округлый, от 1 до 2,5 см в диаметре, весом 2—6 г, 2-камерный, покрытый волосками, беловатый с бледно-фиолетовыми полосками (нередко и пятнами), которые идут от плодоножки вертикально вниз. По мере созревания плода фиолетовое окрашивание усиливается. Иногда появляются желтые и светло-коричневые пятна и полосы, которые также простираются от плодоножки к вершине плода. Семена многочисленные.

### Характер изменений на плодах $F_0$

Во всех вариантах опыления наблюдается высокое завязывание плодов (80,7—100). Полученные от обычной гибридизации плоды в основном бывают бессемянными. Так, из всех 599 плодов, завязавшихся за два года гибридизационной работы, извлечено лишь несколько десятков семян.

В вариантах опыления с участием своей пыльцы (цветка или сорта) намного увеличивается число полностью и частично фертильных плодов, однако довольно большой процент плодов все еще оказывается совершенно стерильным (1,4—67,3%).

В скрещиваниях 1960 г. на плодах морфологических изменений не было обнаружено. По комбинации скрещивания маяк  $\times$  перувианский изменения не проявились и в 1961 г., несмотря на большое число полученных плодов.

Признаки *Z. peruvianum* были замечены на некоторых плодах двух остальных комбинаций от скрещивания 1961 г. Поэтому речь в дальнейшем пойдет только о результатах скрещивания этих комбинаций за 1961 г.

Краткое описание метаксенийных плодов приводится в табл. 1 и 2.

Вариант опыления с кастрацией материнских цветков. При обычной гибридизации сортов темно-красный и донецкий с перувианским томатом анализировано в общей сложности 299 плодов, из которых 274 плода (91,6%) абсолютно лишены семян. В этих плодах содержатся одни лишь зачатки семян, а у некоторых из них отсутствуют даже зачатки. 25 плодов характеризуются наличием зачатков и единичных семян.

Из всего количества плодов 21 плод (7%) имеет более или менее ясно выраженные признаки *Z. peruvianum* (метаксения). Изменения проявляются в наличии на плодах коричневых и малиновых пятен и нитей, в пестром окрашивании плодов, в присутствии характерных для плодов *Z. peruvianum* полос и пятен, нередко приобретающих совершенно различные оттенки, и т. д.

Номера плодов	Вес г	Число камер	Число семян и зачатков	Физиологическое состояние плода	Окраска поверхности плодов
<b>а) вариант с кастрацией материнских цветков</b>					
48	4	5	несколько мелких зачатков	незрелый	На розоватом фоне у плодоножки имеются коричневые пятна.
50	10	9	"	"	"
61	16	6	"	"	На бледножелтоватом фоне от плодоножки идут розовые нити (стяжи).
72*	75	7	зачатки	зрелый	На красном фоне у плодоножки имеются коричневые пятна.
73*	82	5	зачатки и 1 семя	"	"
75*	60	5	зачатки	полузрелый	Одна половина плода бледно-розовая, а на другой половине на розовом фоне сплошные малиновые нити (стяжи).
94*	55	11	"	"	Цвет пестрый: малиново-розовый.
95*	35	11	"	"	Цвет малиновый с розово-желтыми пятнами.

**б) вариант без кастрации материнских цветков**

21	13	—	зачатки и 10 семян	незрелый	Окраска плода у вершины бледно-желтая, а у плодоножки розовая с коричневыми пятнами.
----	----	---	--------------------	----------	--

**в) вариант с кастрацией материнских цветков и нанесением смеси пыльцы родителей**

3*	—	—	зачатки и 14 семян	зрелый	Плод красный с коричневыми пятнами у плодоножки
4*	25	3	зачатки и 15 семян	"	"
11	55	6	зачатки и 2 семени	"	"
16	75	9	зачатки и 8 семян	"	"
20	152	7	много семян	"	Плод розовый с малиновыми пятнами.
26	105	8	зачатки и семена	"	Плод красный с коричневыми пятнами у плодоножки.
27	30	6	"	"	"
34	50	10	зачатки и 10 семян	"	"
43	45	5	мелкие зачатки и 10 семян	полузрелый	Одна половина плода розовая, другая малиновая с коричневыми пятнами. От плодоножки на 1/4—1/2 длины плода тянутся крупные малиновые полосы; у основания плод матово-беловатый. Перегородки между камерами окрашены в розовый цвет.

\* Плоды, образовавшиеся на одной кисти.

Все измененные плоды лишены семян, за исключением одного, содержащего одно единственное семя.

**Вариант опыления без кастрации материнских цветков.** В варианте опыления в присутствии пыльцы собственных цветков всего описано 95 плодов, в том числе 45 плодов (47,4%), в которых совершенно отсутствуют семена и содержатся одни лишь зачатки или нет и зачатков, 26 плодов с зачатками и единичными семенами и 24 плода с нормальным числом семян.

На 5 плодах отчетливо видно влияние *Z. peruvianum*, из которых 2 осеменены хорошо, 1 содержит зачатки и 10 семян, а 2 имеют только зачатки.

**Вариант опыления кастрированных цветков смесью пыльцы родителей.** Изучено 105 плодов, из них в 6 плодах (5,7%) отсутствуют или есть одни лишь зачатки, 53 плода имеют зачатки и единичные семена, 46 плодов содержат нормальное число семян.

С признаками перувианского томата оказалось 13 плодов (коричневые и малиновые пятна, полосы различных оттенков, пестрое окрашивание, окрашивание плода наполовину в один цвет, наполовину—в другой). Из них 5 плодов имеют нормальное число семян, а 8 содержат только единичные семена и зачатки.

### Характер изменений на плодах $F_1$

Растения первого поколения в основной своей массе (более 80%) имеют константную наследственность материнских сортов.

Значительная часть гибридных растений (более 60%) по внешним признакам также представляет материнский тип. Здесь гибридность проявляется по физиологическим особенностям (слабая плодовитость, позднеспелость). Относительно небольшое число растений (около 30%) относится к промежуточному типу, но с преобладанием признаков культурного томата. У этой группы растений сильно выражено бесплодие, особенно в нижних ярусах. И только единичные растения отклоняются к типу отца.

В 1962 г. по двум комбинациям выращено 3 линии из семян от метаксенейных плодов.

Линия 198 комбинаций темнокрасный  $\times$  *Z. peruvianum* (опыление смесью пыльцы родителей) составлена из семян плодов 3, 4, 20, 26, 27 и 43 (табл. 1).

Высеяно 190 семян, взошло 143. Изучено 38 растений, причем все они имеют тип куста материнского родителя. Но 10 растений отличаются физиологически, у 9 из которых резко выражена позднеспелость и малосемянность нижних плодов. На некоторых плодах этих растений имеются слабо заметные полосы и пятна.

Одно растение по внешнему виду представляет собой обычный темно-красный, но имеет следующие особенности: во-первых, незрелые плоды в нижней части светло-зеленые, а вверху беловатые; во-вторых, пло-

ды на самой первой кисти характеризуются наличием коричневых полос, идущих от плодоножки к вершине: первый плод имеет 5 полос, второй плод—2 полосы. Полосы проходят по углублениям плодов. Оба этих плода небольших размеров, ребристы и малосемянны. Остальные плоды нормальны во всех отношениях.

Линия 209 комбинации скрещивания донецкий  $\times$  Z. peruvianum (опыление смесью пыльцы родителей) получена путем объединения семян плодов 16, 21 и 22 (табл. 2).

Посеяно 384 семени, взошло 281. Выращено 36 растений. У растений существенных отличий от матери нет. Исключение составляют 7 растений, у которых нижние плоды мелкие и малосемянны.

В этом номере обнаружены плоды с пятнами, характерными для перувианского томата.

Линия 211 той же комбинации скрещивания (опыление без кастрации собственных цветков) составлена из семян метаксенийных плодов 8 и 49 и нормально фертильного неизмененного плода 48 (табл. 2).

Высеяно 258 семян, взошло 150 или 58,1%. Изучено 35 растений. Но не обнаружено никаких изменений в окрашивании плодов.

Приведенные факты проявления признаков отца (перувианского томата) на плодах растений первого поколения, по-видимому, должны быть отнесены не к явлениям метаксении, а телегонии. Но поскольку возможность непосредственного влияния пыльцы перувианского томата на цветки растений первого поколения не была исключена путем искусственной или достаточной естественной изоляции, нельзя пока сделать окончательные и исчерпывающие выводы по данному вопросу.

Таким образом, по всем вариантам опыления сортов темно-красный и донецкий пыльцой перувианского томата всего анализировано 499 плодов. Из этого количества с признаками перувианского томата оказалось 39 плодов.

Из числа измененных плодов 7 были осеменены нормально, 10 имели зачатки и единичные семена, а 22 содержали одни лишь зачатки.

В работе по преодолению межвидовой нескрещиваемости томатов (в печати) подробно объясняются причины завязывания стерильных и фертильных плодов. Здесь же вкратце упомянем, что стерильные плоды могут возникнуть либо без всякого оплодотворения, в результате одного лишь стимулирующего воздействия чужой пыльцы (беззародышевые, партенокарпические плоды), либо же вследствие неполного оплодотворения. В последнем случае хотя оплодотворение и удается, но ввиду больших физиологических различий половых элементов, зародыши впоследствии не развиваются и гибнут на разных стадиях (плоды с зачатками).

Получение же фертильных плодов в основном должно быть отнесено на счет самооплодотворения при дифференцирующем воздействии пыльцы перувианского томата или перекрестного оплодотворения при сглаживающем влиянии своей пыльцы. Такое взаимодействие своей и чужой пыльцы при обоих вероятных вариантах оплодотворения оказывает

Описание измененных плодов в комбинации донецкий × *Z. peruvianum*. F<sub>0</sub>, 1961 г.

Номера плодов	Вес (г)	Число камер	Число семян и зачатков	Физиологическое состояние плода	Окраска поверхности плодов
1	2	3	4	5	6
а) вариант с кастрацией материнских цветков					
14	32	11	несколько мелких зачатков	полузрелый	На поверхности плода (розового цвета) проходят 9 продольных защитно-зеленоватого цвета полосок, которые идут от вершины к плодоножке, примерно, на 3/4 высоты плода. У перувианского томата полоски также расположены на 3/4 высоты плода, но идут они от плодоножки к вершине.
15	19	5	.	незрелый	На поверхности плода имеются 4 продольных защитного цвета полоски. Одна половина плода малиновая, другая — мозаичная: фон беловатый, а на нем малиновые, красные и розовые пятна.
42*	85	8	зачатки	полузрелый	Цвет плода малиново-оранжевый.
43*	47	7	.	.	Плод у основания малиновый, а у плодоножки имеются зеленоватые пятна.
49	—	4	.	.	Плод по окраске пестрый: на вершине розово-малиновый, у плодоножки красно-розовый, с желтоватыми полосками вдоль плода.
54	35	8	очень мелкие зачатки	зрелый	Плод по окраске пестрый: красно-оранжево-малиновый.
88	43	17	.	.	Плод по окраске пестрый: розово-малиново-желтый.
91	71	14	.	.	Плод по окраске пестрый: розово-малиново-беловатый.
106	66	14	.	полузрелый	Плод по окраске пестрый: розово-малиново-беловатый.
107*	66	8	маленькие зачатки	.	Окраска пестрая. Одна половина плода от плодоножки розовая, на этом фоне расположены красно-малиново-желтые пятна; другая половина плода желтоватая.
108*	79	7	.	.	От вершины вдоль плода идут 6 зеленоватого-желтых полосок.
161	32	9	.	.	
164	17	7	очень мелкие зачатки	незрелый	

\* Плоды, образовавшиеся на одной кисти.

1	2	3	4	5	6
<b>б) вариант без кастрации материнских цветков</b>					
8	157	—	зачатки и много семян	зрелый	Плод розово-красный, у плодоножки желтые и малиновые пятна.
32*	40	6	очень мелкие зачатки	незрелый	От вершины к плодоножке проходят полосы на 3/4 плода, у плодоножки расположены зеленоватые и грязно-коричневые пятна на беловато-розовом фоне.
33*	23	11	.	.	От вершины к плодоножке проходят 10 полосок, а у плодоножки имеются зеленоватые пятна.
49	29	6	много семян	.	От вершины плода отходят полосы, у плодоножки зеленоватые пятна.

**в) вариант с кастрацией материнских цветков и нанесением смеси пыльцы родителей**

16	—	—	много семян	полузрелый	Плод у основания малиновый, к плодоножке переходит в желтовато-зеленый цвет. По всей длине плода проходят зеленоватые полосы.
20*	—	—	.	.	Плод по окраске пестрый: малиново-розовый у основания и бледножелтый у плодоножки. От вершины к плодоножке плода (стяжами) идут широкие малиновые полосы.
21*	76	12	.	.	.
22*	77	10	.	.	.

\* Плоды, образовавшиеся на одной кисти.

весьма благотворное влияние на завязываемость плодов и семян и на жизнеспособность получаемого потомства.

Метаксенийные плоды в основном или вовсе бессемянны или содержат единичные семена. Только некоторая часть таких плодов завязывает нормальное число семян. Причем следует подчеркнуть, что изменения на бессемянных плодах выражены несколько глубже, чем на фертильных.

Напомним, что наиболее резкие изменения в первом поколении опять таки обнаружены на малосемянных плодах. У вполне фертильных плодов признаки перувианского томата выражены слабее.

Факты прямого или непосредственного влияния мужского элемента на материнскую форму отмечены еще Дарвином [1] на кукурузе, горохе, апельсине, винограде, яблоне и других культурах, но природа этого интересного явления, как признавал сам Дарвин, тогда еще не была известна и казалась загадочной.

Только открытие С. Г. Навашиным двойного оплодотворения у растений (1898 г.) сразу пролило свет на вопрос о том, почему эндосперм часто имеет признаки отца.

Благодаря этому открытию стало известно, что мужской элемент наряду с яйцеклеткой оплодотворяет центральную клетку зародышевого мешка, продуктом чего и является эндосперм. Вот почему, когда отцовский производитель несет доминантные признаки, его влияние непосредственно проявляется на эндосперме (ксения).

После же открытия И. В. Мичуриным менторального характера пыльцы, выражающегося во влиянии оплодотворяющего начала мужских элементов не только на яйцеклетку и центральную клетку, но и на весь цветок в целом и другие части материнского растения, сделались совершенно понятными и объяснимыми явления метаксении и телегонии.

И. В. Мичурин отмечал, что «...рядом с настоящим половым процессом, продуктом которого является зародыш, заключающий в себе зачатки будущих форм растения, видимо протекает и другой процесс, другое соединение частичек (*gemulae*) мужского и женского организма, отражающееся непосредственно на материнском организме... Оплодотворяющее начало (пыльца) оказывает свое воздействие не только на яйцеклетку и происходящий из нее зародыш, но и, кроме того, непосредственно на другие части материнского растения, на семенодоли и форму плода, или, вернее сказать, околоплодника» ([3], стр. 397—399).

Воздействие оплодотворяющего начала на другие части материнского растения И. В. Мичурин назвал «вторым процессом» и подчеркивал, что «...второй процесс влияния клеточных ядер растений—производителей может проявляться и независимо от удачного или неудачного течения первого настоящего полового акта, продуктом которого является зародыш нового растения...» ([3], стр. 398).

Как показывают приведенные выше примеры, воздействие «второго процесса» при неудавшемся или частично удавшемся оплодотворении, как правило, бывает даже более глубоким, чем при полном оплодотво-

рени. Неправ, следовательно, Л. Н. Делоне [2], который утверждает, что в метаксениях дело заключается «...во влиянии развивающихся внутри плода гибридных семян на развитие околоплодника» (стр. 65). Если исходить из такого толкования, то факты проявления (тем более, резкого) признаков отца у бессемянных плодов абсолютно необъяснимы.

Совершенно ясно, что явление метаксении может иметь место и без оплодотворения в узком смысле слова.

Ленинаканская селекционная  
станция

Поступило 27.XI 1963 г.

Ա. Մ. ԱՂԱՋԱՆՅԱՆ

ՄԵՏԱՔՍԵՆԻԱՅԻ ԵՐԵՎՈՒՅԹԸ ՏՈՄԱՏԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հողվածում բերվում է մի քանի փաստերի նկարագրությունը, որոնք ցույց են տալիս արական էլեմենտների բեղմնավորման սկզբի անմիջական ազդեցությունը տոմատի պտղի հատկանիշների վրա (մետաքսենիա):

Այս երևույթը մենք նկատել ենք կուլտուրական տոմատների և վայրի *Z. peruvianum* Mill. տեսակի միջտեսակային խաչաձևման անհաղթահարելիությունը վերացնելու աշխատանքի ժամանակ:

Հայրական բույսի ուղղակի ազդեցությունը փոշոտման տարում ստացված պտուղների վրա արտահայտվում է պերուվիական տոմատի պտղին յուրահատուկ դարչնագույն զուլերի և բծերի առկայությամբ և ի հայտ է գալիս բեղմնավորման պրոցեսի հաջող կամ անհաջող ընթացքից անկախ:

Մեր նկարագրած օրինակներում դա արտահայտվում է նրանով, որ մետաքսենիայի կարգի փոփոխությունները հայտնաբերվում են ինչպես ֆերտիլ, այնպես էլ ստերիլ պտուղների վրա: Ավելին, հայրական ձևի անմիջական ազդեցությունը շահողված կամ մասնակիորեն հաջողված բեղմնավորման դեպքում, որպես կանոն, լինում է նույնիսկ ավելի խորը, քան լրիվ բեղմնավորման ընթացքում:

Մետաքսենիայի երևույթը միանգամայն հասկանալի և բացատրելի դարձավ միայն Ի. Վ. Միշուրինի կողմից փոշու մենտորալ բնույթի հայտնագործումից հետո, որի էությունն այն է, որ արական էլեմենտների բեղմնավորման սկզբի ազդեցությունը տարածվում է ոչ միայն ձվաբջջի և կենտրոնական բջջի, այլև ամբողջ ծաղկի ու մայրական բույսի մնացած մասերի վրա:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Д а р в и н Ч. Соч., т. 4, изд-во АН СССР, М.—Л., 1951.
2. Д е л о н е Л. Н. Глава из «Курса генетики» Н. Н. Гришко и Л. Н. Делоне, Сельхозгиз, М., 1938.
3. М и ч у р и н Н. В. Соч., т. 1, Сельхозгиз, М., 1948.