

А. М. АГАДЖАНЫН, Е. М. НАВАСАРДЯН

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ГИБРИДОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *LYCOPERSICON* С *L. HIRSUTUM* И *L. HIRSUTUM* F. *GLABRATUM*

Обнаружены существенные различия в плодообразовании и осемененности плодов между гибридами F_1 от скрещивания ряда самосовместимых видов, *Lycopersicon* с *L. hirsutum* и *L. hirsutum* f. *glabratum*. Отмечаются возможные причины этих различий. Показано, что по общей репродуктивной способности гибриды с типичной формой *hirsutum* намного уступают соответствующим гибридам с *glabratum*. Последние, в свою очередь, уступают родительским видам или лучшему из них.

В предыдущей статье [2] приведены данные изучения гибридов от скрещивания культурного томата с самосовместимой (SC) и самонесовместимой (SI) формами вида *Lycopersicon hirsutum*. В настоящем сообщении рассматриваются результаты скрещивания и изучения полученных гибридов между некоторыми другими самосовместимыми видами и теми же формами *L. hirsutum*.

Материал и методика. Опыты проводились в 1972—1973 гг. Для исследования преимущественно использованы *L. esculentum* var. *cerasiforme* (Вишневидный красный), *L. pimpinellifolium* (Смородиновидный) желтый, К-2919), *L. cheesmanii* (К-вр. 7764), *L. cheesmanii* f. *minor* (К-вр. 7765), *L. hirsutum* (К-2021) и *L. hirsutum* f. *glabratum* (К-вр. 7924), а также гибриды F_1 от скрещивания первых четырех форм (самосовместимых) с SI *hirsutum* и SC *glabratum*.

Кастрация и изоляция цветков проводились по всем комбинациям скрещивания. Подсчитывались семена, полученные при скрещивании, а также у растений F_1 и родительских форм.

*Скрещивания *L. hirsutum* и *L. hirsutum* f. *glabratum* с самосовместимыми видами.* Как известно, скрещивания, в которых SI *hirsutum* выступает в качестве материнского компонента, а SC виды—отцовского, оказываются безуспешными [1, 4, 6, 7 и др.]. Односторонняя изоляция наблюдается также между *glabratum* и видами *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium* и *L. cheesmanii*, хотя все родительские формы здесь самосовместимы. Так, например, в 1972—1973 гг. опыление *glabratum* пыльцой культурного томата сорта Аргаванд 45 (94 цветка), Вишневидного красного (184 цветка), Смородиновидного красного (80 цветков), и типичной формы томата Чизмана (41 цветок) не привело к завязыванию плодов. Аналогичная связь между *glabratum* и *esculentum* ранее обнаружена в исследованиях Мартина [6]. Таким образом, и в скрещиваниях с *glabratum* положительные результаты получаются только тогда, когда SC виды берутся в качестве материнской формы.

*Скрещивания *L. esculentum* var. *cerasiforme* и *L. pimpinellifolium* с *L. hirsutum* и *L. hirsutum* f. *glabratum*.* В качестве *cerasiforme*

для параллельных скрещиваний с обеими формами *L. hirsutum* использован Вишневидный красный томат. Здесь наблюдается довольно удовлетворительное завязывание плодов, в особенности при опылении пылью *SI hirsutum* (табл. 1). Но осемененность полученных плодов значи-

Таблица 1
Межвидовые скрещивания томата, 1972 г.

Комбинации скрещивания ♀ ♂	Дата опыления	Опылено цветков	Получено плодов,	% завязы- вания	Анализиро- вано пло- дов	Среднее се- число се- мян на 1 плод
Вишневидный красный					63	72,6
Вишневидный кр. × <i>hirsutum</i>	7.VII	112	74	66,1	31	37,5
Вишневидный кр. × <i>glabratum</i>	28.VI	29	13	44,8	5	22,6
Смородиновидный желтый					90	35,0
Смородиновидный ж. × <i>hirsutum</i>	28.VI	56	34	60,7	28	10,4
Смородиновидный ж. × <i>glabratum</i>	28.VI	50	30	60,0	29	18,6
<i>L. cheesmanii</i>					115	34,0+?
<i>Cheesmanii</i> × <i>hirsutum</i>	4.VII	50	16	32,0	12	17,3
<i>Cheesmanii</i> × <i>glabratum</i>	4.VII	41	5	12,2	2	2,0
<i>L. cheesmanii</i> f. <i>minor</i> (принудитель- ное самоопыление)					40	21,3
<i>Minor</i> × <i>glabratum</i>	11.VII	31	17	54,8	14	15,1

тельно понижена, особенно, если опылителем выступает *SC glabratum*. Разница в результатах скрещивания с *hirsutum* и *glabratum*, по-видимому, не может быть сведена только к некоторым различиям в сроках проведения работы и использования неодинакового количества цветков.

Еще слабее скрещиваемость смородиновидных томатов с типичной формой *hirsutum*. Например, в 1972 г. по Смородиновидному желтому томату (К-2919) среди других образцов собственно *pimpinellifolium* отличающийся сравнительно лучшей скрещиваемостью, в плодах от опыления пылью *hirsutum* в среднем содержалось 10,4 семян или в три с лишним раза меньше, чем при естественном опылении. Однако при скрещивании этого томата с *SC glabratum* получены несколько лучшие результаты (18,6 семян на плод).

Скрещивания *L. cheesmanii* с *L. hirsutum* и *L. hirsutum* f. *glabratum*. Вид *L. cheesmanii* Мюллер [5] включил в подрод *Eriopersicon*, что, однако, нельзя считать оправданным ввиду очевидного сходства этого томата с представителями подрода *Eulycopersicon* [3, 7].

В опытах участвовали две формы томата Чизмана. Одна под названием *L. cheesmanii* (К-вр. 7764) достаточно однородна и характеризуется двусторонней совместимостью с видами подрода *Eulycopersicon*. С *L. hirsutum* скрещивается довольно слабо, особенно с его *SC* формой *glabratum* (табл. 1). Другая форма — *L. cheesmanii* f. *minor* (вр. 7765) двусторонне скрещивается с *L. esculentum* и типичным *cheesmanii*. С *SC glabratum* скрещивается заметно лучше, чем *L. cheesmanii*. В этой комбинации опыления получено 54,8% завязывания плодов и 15,1 семян на плод. Число семян в плодах *minor*, полученных от прину-

длительного самоопыления, составило 21,3. Вполне возможно, однако, что в плодах от естественного опыления было бы больше семян. Трудно поэтому сказать, каков в действительности уровень скрещиваемости с *glabratum*.

Скрещивания *minor* с типичной формой *hirsutum* нами не проводилось.

Гибриды первого поколения. Гибриды первого поколения по фенотипу ближе к отцовскому виду, хотя по отдельным признакам наблюдается промежуточное наследование. Растения F_1 во всех комбинациях скрещивания оказались не только жизнеспособными, но и проявили достаточно высокую степень гибридной мощности. По росту, например, превосходство гибридов над лучшей родительской формой составляет 24,3—42,4% в комбинациях с типичным *hirsutum* и 42,3—55,6% в комбинациях с SC *glabratum* (табл. 2). Данные измерений по комбинации *cheesmanii* × *glabratum* (превышение на 96,4%), вероятно, могут не приниматься в расчет, т. к. чрезмерная мощность растений (всего 2) здесь, возможно, обусловлена не только генетическими причинами, но и связана с несколько лучшими условиями питания по сравнению с родителями и другими комбинациями. Таким образом, по росту растений уровень превосходства гибридов с *glabratum* относительно лучшего родителя несколько выше, чем у соответствующих гибридов с *hirsutum*, хотя абсолютные показатели развития данного признака у них даже ниже. Разница эта, однако, небольшая и скорее можно считать, что по высоте растений F_1 с *hirsutum* и *glabratum* примерно одинаковы.

Напротив, результаты плодоношения гибридов оказываются существенно разными в зависимости от того, какая форма *L. hirsutum*—SI или SC—приняла участие в образовании данного гибрида (табл. 2). Если гибриды получены с участием типичной формы *hirsutum*, они обычно характеризуются понижением плодообразования, хотя плодоносят все без исключения растения F_1 . Так, по двум комбинациям из трех в отношении числа плодов гибриды в несколько раз уступают обоим родителям, а по комбинации Смородиновидный желтый × *hirsutum* F_1 уступает только одному родителю, значительно превосходя другого. Когда же мы сравниваем гибриды с родительскими видами по числу семян в плодах, то отставание F_1 становится еще более очевидным. Число семян в плодах гибридов уменьшается примерно в 5—6 раз в сравнении с таковыми родителя, у которого этот признак выражен слабее. В итоге репродуктивная способность гибридов (общее число семян с растения) составляет всего 4,7—37,6% показателя худшего и 2,3—16,6%—лучшего родителя.

Очевидно, понижение плодообразования у гибридов с *hirsutum* прежде всего связано с тем, что лишь определенная часть пыльцы растений F_1 (не более 50%) совместима внутри своей популяции. Расчеты показывают [1], что если доля совместимой пыльцы у *hirsutum* и его гибридов первого поколения с SC видами при трех S-аллелях (не считая рецессивного Sc-аллеля у гибридов) одинакова в пределах своих популя-

Результаты изучения межвидовых гибридов первого поколения, 1973 г.

F ₁ и родительские формы	Анализировано растений	Высота растений, см	% к лучшему родителю	Число плодов с одного растения	% к лучшему родителю	Анализировано плодов	Число семян с одного плода	Примерное число семян с одного растения (в пересчете)	% к лучшему родителю
<i>L. hirsutum</i>	15	185,0±7,5*		185,5±33,5		20	69,0	12800	
<i>L. hirsutum</i> f. <i>glabratum</i>	24	160,4±4,9		135,1±20,8		60	63,6	8592	
Вишневидный красный	6	114,2±4,2		252,2±14,1		25	74,8	18865	
Вишневидный кр. × <i>hirsutum</i>	10	236,0±13,5	127,6	84,6±22,1	33,5	23	11,0	931	4,9
Вишневидный кр. × <i>glabratum</i>	10	228,3±10,7	142,3	280,0±36,6	111,0	50	20,8	5824	30,9
Смородиновидный желтый	10	118,0±3,9		953,3±70,7		50	30,4	28980	
Смородиновидный ж. × <i>hirsutum</i>	10	263,5±11,4	142,4	707,8±158,5	74,2	50	6,8	4813	16,6
Смородиновидный ж. × <i>glabratum</i>	10	249,6±10,8	155,6	1082,4±82,6	113,5	50	20,4	22080	76,2
<i>L. cheesmanii</i>	6	132,5±17,1		484,8±70,8		30	53,7	26034	
<i>Cheesmanii</i> × <i>hirsutum</i>	8	230,0±21,3	124,3	74,8±41,2	15,4	40	8,1	606	2,3
<i>Cheesmanii</i> × <i>glabratum</i>	2	315,0±15,0	196,4	1393,0±89,0	287,3	40	19,4	27024	103,8
<i>L. cheesmanii</i> f. <i>minor</i> (из семян от принудительного самоопыления)	5	97,2±8,4		397,8±129,2		30	19,1	7598	
<i>Minor</i> × <i>glabratum</i>	10	242,2±11,6	151,0	364,5±75,5	91,6	40	13,0	4738	55,1

* Измерения проведены на шести растениях.

ций и составляет 1/3 общего количества, то с увеличением числа аллелей данного локуса это соотношение значительно меняется. В то время, как, например, при 40—50S-аллелях практически почти вся пыльца *hirsutum* совместима внутри своей популяции и на генотипах F_1 , то доля совместимой пыльцы F_1 в пределах своей популяции только приближается к максимально возможному уровню—50% (другая половина состоит из рецессивной Sc-несущей пыльцы). Таким образом, гибриды значительно больше страдают от потери гамет, чем S1 родитель. А если учесть, что фертильность пыльцы гибридов F_1 обычно бывает понижена, то причина ослабления их плодообразования станет более понятной.

Что касается плохой осемененности плодов у растений F_1 , то она может быть объяснена как уменьшением количества совместимой пыльцы, так и гибелью зародышей в процессе эмбрионального развития вследствие несовместимого сочетания генов.

Заметно лучше плодоносят гибриды, полученные с участием другого представителя вида *L. hirsutum*—Sc формы *glabratum*. В основном гибриды по числу плодов приближаются к лучшему родителю или даже в определенной степени превосходят его.

В предыдущем сообщении показано [2], что гибриды F_1 культурного томата с *glabratum* по числу плодов значительно (примерно в 2—2,5 раза) превосходят лучшую по этому показателю родительскую форму—*glabratum*. Было высказано предположение, что такое превосходство гибридов может быть вызвано, главным образом, двумя причинами. Прежде всего, заметным повышением самосовместимости F_1 по сравнению с *glabratum*, в результате чего плодообразование гибридов вследствие естественного самоопыления сильно увеличено. Во-вторых, тем, что эта форма, являясь самосовместимой лишь частично, в условиях эксперимента не реализовала свои потенциальные возможности, так как была представлена небольшой выборкой.

Когда же в скрещиваниях с *glabratum* использованы томаты внешневидные, смородиновидные и Чизмана, то такого превосходства гибридов над лучшим родителем уже не обнаружено, хотя сами гибриды, как правило, плодоносили даже лучше, чем F_1 с культурным томатом. Дело в том, что лучшим родителем здесь является не *glabratum*, а указанные томаты.

Однако если по величине плодообразования многоплодные самосовместимые томаты существенно не отличались от своих гибридов с *glabratum*, то по осемененности плодов между ними, как и между F_1 и другим родителем, обнаруживается серьезная разница. По среднему числу семян на плод все гибриды F_1 уступают лучшему родителю в 3,1—4,9 раза, а худшему—в 1,5—3,1 раза (определенная часть зародышей погибает в течение эмбрионального развития). В итоге по репродуктивной способности, если исключить F_1 *cheesmanii* × *glabratum*, наблюдается значительное отставание гибридов от лучшей родительской формы.

Несмотря на это, по продуктивности семян гибриды с *glabratum* заметно превосходят соответствующие гибриды с *hirsutum*. Так, гибриды Вишневидного красного и Смородиновидного желтого томатов с SC *glabratum* превышают гибриды тех же томатов с SI *hirsutum* по содержанию семян в плодах в 1,9—3,0 раза, а по общей репродуктивной способности—в 4,6—6,3 раза.

Таким образом, барьер стерильности (гибридов F₁) между SI *hirsutum* и изученными самосовместимыми видами *Lycopersicon* проявляется в гораздо большей мере, чем между последними и SC *glabratum*.

Институт земледелия МСХ АрмССР,
отдел генетики растений

Поступило 1.VIII 1974 г.

Ա. Մ. ԱՂԱԶԱՆՅԱՆ, Ե. Մ. ԿՈՎԱՍՏԱՐՅԱՆ

LICOPERSICON ՑԵՂԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ և L. HIRSUTUM-Ի
ու L. HIRSUTUM F. GLABRATUM -Ի ՄԻՋԵՎ ՍՏԱՑՎԱԾ ՀԻՔՐԻՂՆԵՐԻ
ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Lycopersicon-ի մի շարք ինքնահամատեղելի տեսակները *L. hirsutum*-ի և *L. hirsutum* F. *glabratum*-ի հետ խաչաձևելիս, ստացված F₁ հիբրիդների միջև հայտնաբերվել են էական տարբերությունները ըստ պտղագոյացման և պտուղների սերմակալման:

Հողվածումքնարկվում են այդ տարբերությունների հնարավոր պատճառները:

Ցույց է տրված, որ ըստ ընդհանուր վերարտադրման ունակության *hirsutum*-ի մասնակցությամբ հիբրիդները բավականին չափով զիջում են *glabratum*-ի հետ ստացված հիբրիդներին: Վերջիններս իրենց հերթին զիջում են ձնողներին կամ նրանցից լավագույնին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агаджанян А. М. Биологический журнал Армении, 25, 5, 1972.
2. Агаджанян А. М., Навасардян Е. М. Биологический журнал Армении, 27, 10, 1974.
3. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. «Колос», Л., 1964.
4. Lewis D. and Crowe L. K. Heredity, 12, 2, 233, 1958.
5. Müller C. H. A revision of the genus *Lycopersicon*. U. S. Depart. Agric., Misc. publ., 392, 1940.
6. Martin F. W. Genetics. 56, 3, 391, 1967.
7. Rick C. M. Amer. J. Bot., 9, 687, 1956.