

УДК 631.523.575.12

ГИБРИДЫ *LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL $\times$ *SOLANUM PENNELLII* CORR.

А. М. АГАДЖАНИЯ

Приводятся результаты изучения гибридов F_1 и F_2 культурного томата и *S. pennellii*. В F_1 гибриды проявили эффект гетерозиса по мощности роста и числу плодов. В F_2 наблюдается резкое падение плодообразования и значительное уменьшение числа самофертильных растений. Результаты изучения свидетельствуют, очевидно, об инконгруентности скрещиваний *L. esculentum* $\times$ *S. pennellii*.

Ключевые слова: скрещивание, гибриды, самосовместимость, продуктивность.

Роды *Lycopersicon* и *Solanum* относятся к одному и тому же семейству Solanaceae. Эти роды достаточно близки между собой. Об этом свидетельствует то обстоятельство, что на протяжении многих лет *Lycopersicon* (томаты) то возводился в ранг самостоятельного рода, то подчинялся роду *Solanum*. Более обоснованными, по-видимому, являются мнения тех исследователей, которые выделяют его в самостоятельный род.

Однако в связи с открытием (1925 г.) и изучением дикого вида *S. pennellii*, проявившего, несмотря на большие морфологические различия, близкие филогенетические связи с томатами, систематическое положение рода *Lycopersicon* снова стало спорным. Например, в 1960 г. Рикк [12], экспериментальным путем демонстрируя близкое генетическое родство между культурным томатом (*L. esculentum*) и *S. pennellii*, писал о целесообразности подвергнуть ревизии положение всего рода *Lycopersicon*. Между тем в работе за 1963 г. Куш и Рикк [11] отмечают, напротив, необходимость отнесения вида *S. pennellii* к подроду *Eulycopersicon* рода *Lycopersicon*. В опытах болгарских ученых [3—5] установлена односторонняя совместимость видов подрода *Eulycopersicon* (♀) с *S. pennellii* и двусторонняя совместимость между последним и обеими (самосовместимой и самонесовместимой) формами *L. hirsutum*. Жученко и др. [8] провели удачные скрещивания некоторых самосовместимых видов томата с *S. pennellii* (♂). Георгиева с соавторами [3, 4] на основании результатов исследований также включает *S. pennellii* в систему рода *Lycopersicon*, но в подрод *Eriopersicon*. Однако в дальнейшем Георгиева [5] придерживается мнения, что правильнее включить секцию *Neolycopersicon* рода *Solanum* (состоящей из *S. pennellii* и *S. pennellii* var. *puberulum*) в качестве самостоятельного подрода в род *Lycopersicon*. Жуковский в 1965 г. писал, что „сейчас предвидят возможность возвращения *Lycopersicon* в родительское лоно рода *Solanum*“ [6, стр. 45], а позже [7] подчеркивал, что сам он придерживается пока старой таксономии, т. е. самостоятельности рода *Lycopersicon*.

Вид *S. pennellii*, подобно видам томатов, имеет 12 пар хромосом и, как отмечено выше, показывает близкородственные связи с некоторыми видами *Lycopersicon*. Он состоит из самосовместимой и самонесовместимой форм. В исследованиях Хардона [10] обе формы взаимно скрестились и дали самофертильное гибридное потомство (интересно, однако, что лучшие результаты получены при скрещивании самосовместимой формы в качестве пыльцевого родителя).

В скрещиваниях с томатами в основном использована самосовместимая форма *S. pennellii* [1, 3—5, 8, 10—12]. Из указанных авторов только Хардон [10] в гибридизации с *L. esculentum* применял обе формы *S. pennellii*. Скрещивания культивированного томата с *S. pennellii* удаются довольно легко [1, 5, 10, 12].

В статье приводятся результаты изучения гибридов F_1 и F_2 от скрещивания культивированного томата *L. esculentum* с *S. pennellii*. Следует отметить, что культурный томат имеет самосовместимость конечной стадии, или типа SC, а *S. pennellii* относится к видам, самосовместимость которых имеет недавнее происхождение и носит промежуточный характер.

Материал и методика. В опытах использована самосовместимая форма *S. pennellii* (образец вр. 8721 по каталогу ВИР). В качестве *L. esculentum* взят сорт культивированного томата Аргаванди 45. Гибриды F_1 и F_2 Аргаванди 45 $\times$ *S. pennellii* изучены по ряду признаков. Самосовместимость, как правило, определяли путем искусственного самоопыления некастрированных цветков пылью других цветков того же предварительно изолированного соцветия. Только в некоторых случаях для осуществления самоопыления ограничивались заключением нераскрывшихся еще цветков под бумажный (калька) изолятор без дальнейшего искусственного опыления пылью собственного соцветия. Для отнесения растений к самосовместимым или самонесовместимым обычно вычисляется процентное отношение числа семян на плод при самоопылении к числу семян на плод при естественном опылении (процент самофертильности). Ввиду отсутствия во многих случаях данных по осемененности плодов при контролируемом естественном опылении за самосовместимые приняты растения, давшие при самоопылении 3 и более семян на плод.

Результаты и обсуждение. Скрещивания культурного томата сорта Аргаванди 45 с *S. pennellii* удались довольно легко. Получены удовлетворительные результаты как по завязываемости плодов, так и по их осемененности. Так, в 1973 г. от опыления 33-х цветков сорта Аргаванди 45 пылью *S. pennellii* получено 10 плодов, в которых содержалось 860 семян. Реципрокные скрещивания совершенно не удались (от 56 цветков *pennellii*, опыленных пылью сорта Аргаванди 45, не получено плодов и семян).

Гибриды F_1 оказались гетерозисными по мощности роста и продуктивности плодов (таблица). Отметим, что для сравнения использованы нормально развитые растения *pennellii*. Дело в том, что у *pennellii* происходит усыхание корневой системы, в результате чего растения вянут и гибнут на разных этапах онтогенеза. Это явление было отмечено у самосовместимой формы *S. pennellii* также Георгиевой [5], Жученко с сотр. [8] и Воробьевой [1]. Георгиева [5] показала, что привитые на сорта культурного томата растения *pennellii*

Таблица

Результаты изучения гибридов Аргаванди 45 × *S. pennellii*

Гибриды Аргаванди 45 × <i>S. pennellii</i> и родительские формы	Номера исходных растений	Годы	Число растений	Высота растений, см	Число плодов на одно растение	Число растений				Искусственное самоопыление		Естественное опыление	
						с плодами**	без плодов	самосовместимых	самонесовместимых	процент завязавших плодов	число семян на плод	процент завязавших плодов	число семян на плод
Аргаванди 45	ВИР	1974	10	≈ 100	29,4 ± 5,6	10	0	—	—	—	—	—	≈ 150
<i>S. pennellii</i>		1973	5	—	—	—	—	—	—	32,5	44,6	—	—
<i>S. pennellii</i>		ВИР	1977	2	75,0 ± 5,0	54,0 ± 11,0	2	0	2***	0***	29,1***	11,3***	—
<i>S. pennellii</i>		ВИР, 71 ₁	1978	15	73,1 ± 3,2	67,9 ± 9,1	15	0	5	2	36,3	47,2	51,7
<i>S. pennellii</i>			1974	18	164,7 ± 3,5	194,6 ± 26,6	18	0	11	7	16,0	10,4	—
F ₁			1975	14	148,0 ± 4,9*	163,0 ± 38,9	14	0	9	5	15,7	6,9	—
F ₁			1977	11	—	125,6 ± 16,5	11	0	4***	7***	8,0***	2,7***	81,8
F ₁			1978	11	119,1 ± 6,9	61,2 ± 10,2	11	0	9	—	44,2	10,4	20,8
F ₂ (от самоопыления F ₁)	95 _{6, 15}	1975	15	118,9 ± 5,8	6,7 ± 3,6	9	6	0	11	2,3	—	—	—
F ₂ (от естественного опыления F ₁)	95	1975	20	132,0 ± 7,3	8,7 ± 4,2	10 (1)	10	—	—	—	—	—	—
F ₂ (от самоопыления F ₁)	104 _{11, 13, 14}	1977	6	76,0 ± 6,8	33,8 ± 16,5	6	0	0***	6***	12,9***	0,0	—	—
F ₂ (от самоопыления F ₁)	74 ₈	1978	7	89,9 ± 5,7	12,4 ± 11,3	4 (2)	3	0	7	14,4	1,0	—	—
F ₂ (от самоопыления F ₁)	74 ₁₀	1978	2	94,5 ± 1,5	5,5 ± 5,5	1	1	0	2	0,0	—	—	—
F ₂ (от самоопыления F ₁)	74 ₁₁	1978	4	75,2 ± 20,3	—	1 (1)	3	0	3	4,8	0,0	—	—
F ₂ (от естественного опыления F ₁)	74 ₈	1978	17	94,4 ± 8,5	7,8 ± 4,5	6 (2)	11	2	9	17,4	3,1	—	—
F ₂ (от естественного опыления F ₁)	74 ₁₀	1978	8	80,6 ± 5,3	4,5 ± 2,9	3 (1)	5	1	7	12,6	1,5	—	—
F ₂ (от естественного опыления F ₁)	74 ₁₁	1978	12	79,7 ± 6,3	3,9 ± 3,0	3 (1)	9	3	7	16,9	5,2	—	—

* Среднее из 5-ти растений.

** В скобках указано число растений, завязавших бессемянные плоды.

*** Проведено обычное самоопыление, т. е. заключение цветков в изоляторы без дальнейшего искусственного самоопыления.

развиваются нормально и обильно плодоносят. Эта методика дала положительные результаты у Жученко с сотр. [8].

Вследствие слабого развития корневой системы нам не всегда удавалось получать взрослые растения *S. pennellii*, относительно нормальные растения получены в 1973, 1977 и 1978 гг.

Плодоносили все растения F_1 . Зрелые плоды желтые, осеменены частично. Плоды в основном двух-, редко трехгнездные, при созревании растрескиваются. Гибриды F_1 по числу плодов превосходят оба родителя (таблица), в особенности Аргаванди 45, у которого в среднем образуется около 30 плодов. Особенно высокий урожай плодов получен в 1974 и 1975 гг. В 1977 г., хотя плодоношение гибридов F_1 было слабее, чем в 1974 и 1975 гг., тем не менее их превосходство над отцовским, лучшим по этому признаку родителем является очень заметным. Однако в 1978 г. превосходства гибридов над *pennellii* по урожайности не наблюдалось. Заметим, что гибридные растения F_1 во все годы были получены из семян одного и того же скрещивания (1973 г.). Сокращение урожайности гибридов, наблюдаемое по годам испытания, возможно, связано со старением семян. Гибридные растения по числу семян на плод значительно уступают худшей по этому признаку родительской форме—*pennellii* (таблица). Однако после опыления их пыльцой *S. pennellii* осемененность полученных плодов значительно возросла. Так, если в 1978 г. среднее число семян на плод у гибридов F_1 при искусственном самоопылении составило 10,4, при естественном опылении—9,2, то после опыления пыльцой *pennellii* достигло 60,8+9,0 шт.

Необходимо подчеркнуть, что если у гибридов F_1 *esculentum*×*glabratum* обнаруживается четкое повышение самосовместимости по сравнению с *glabratum*, то у гибридов F_1 *esculentum*×*pennellii* данные не однозначны по годам (таблица), и поэтому этот вопрос следует считать пока открытым, хотя вероятнее всего полагать, что самосовместимость гибридов выше, чем у *pennellii*.

У гибридов F_2 Аргаванди 45×*pennellii*, полученных как от самоопыления, так и от естественного опыления F_1 , происходит резкое падение плодообразования. Всего по F_2 изучено 91 растение, из которых более половины (48) оказались совершенно бесплодными. Важно отметить, что определенная часть фертильных растений к тому же образовала лишь единичные плоды. Так, 18 растений дали всего по 1—5 плодов. Среднее число плодов по F_2 за все годы изучения составило всего 10,4 шт. на растение. Чрезвычайно низка осемененность плодов как при искусственном самоопылении, так и при естественном опылении. Например, в 1978 г. среднее число семян на плод было 1,8 и 3,2 соответственно. Добавим, что 8 растений из 43-х плодоносящих были с бессемянными плодами. Репродуктивная способность (общее число семян на растение) гибридов F_2 составляет всего 2% от репродуктивной способности худшего родителя—Аргаванди 45.

По окраске зрелых плодов растения F_2 расщеплялись на светло-желтые, желтые, зеленые и только одно растение имело плоды желто-оранжевой окраски. В целом зрелые плоды в F_2 светлее, чем в F_1 . Выщепления растений с красными плодами не наблюдалось.

Растения F_2 больше походили на *reppellii*, чем F_1 . Они четко уступали F_1 по мощности развития. Есть растения, по окраске плодов приближающиеся к *reppellii*. Ни по окраске зрелых плодов, ни по форме куста не получено растений типа культурного томата.

У растений F_2 наблюдается общая блеклость цветков (лепестков, тычинок), некоторая деформация и недоразвитость тычинок, иногда выраженные очень сильно. Рыльца выступают за колонку тычинок обычно на 2—4 мм.

У многих (около половины) растений F_2 наблюдались увядание и усыхание листьев, подобно растениям *reppellii*, но выраженные в меньшей степени. У гибридов F_2 в 1978 г. отмечена определенная часть депрессивных растений (24 из общего числа 161 растения) еще в парниках. Эти растения к концу апреля достигали высоты всего около 3—5 см (в то время как остальная рассада F_2 была высотой примерно 20 см), имели сильно скрученные и быстро высыхающие листочки и вследствие этого оказались непригодными для пересадки на поле.

Слабое плодообразование F_2 *esculentum* × *reppellii* отмечено также Георгиевой [5], согласно данным которой среднее число плодов на растение колебалось от 0 до 5. Среднее число семян на плод варьировало от 0 до 4,3. Плоды зеленые, желто-зеленые, желтые и оранжевые. Растения с красными плодами также отсутствовали. Всего ею изучено 24 растения F_2 .

У гибридов F_2 Аргаванди 45 × *reppellii* происходит не только резкое падение плодообразования, но и отмечается значительное уменьшение числа самофертильных растений. Из 58 изученных на самосовместимость растений F_2 (таблица) реакцию самофертильности показало всего 6 особей, в то время как в F_1 из 52-х растений самосовместимыми были 33 (63,5%). К числу самосовместимых можно отнести еще 2 растения (1978 г.), образовавших по 1 плоду при опылении пыльцой Аргаванди 45 и давших соответственно 2 и 3 семени. Все же число самофертильных растений в F_2 очень мало. Низок также процент завязываемости плодов при искусственном самоопылении (таблица).

В этой связи отметим, что значительная часть растений F_2 , как свидетельствуют данные изучения, характеризуются полной или частичной женской стерильностью. В 1978 г. растения F_2 (как и F_1), кроме искусственного самоопыления, подвергались опылению пыльцой самосовместимых видов *L. esculentum* (материнский родитель) и *L. pimpinellifolium*, несущих аллель S_c . Кроме того, растения опылялись пыльцой отцовского родителя (*S. reppellii*), обладающего аллелем самофертильности S_1 . К женскистерильным отнесены растения, которые не завязали плодов ни в одном из вариантов опыления, а также при свободном цветении (растения, образовавшие плоды, осемененные или бессемянные, хоть при одном из указанных вариантов отнесены к женскифертильным). Таких полностью стерильных растений было 15 из 44 изученных. Добавим, что еще 17 растений отличались частичной женской стерильностью (слабая завязываемость плодов).

О том, насколько низка фертильность женского гаметофита, говорят данные по скрещиванию растений F_2 с отцовским родителем *S. pennellii*. Пыльца *S. pennellii* должна быть вполне совместима на генотипах гибридов F_2 . Однако результаты опыления растений F_2 получились весьма скромными, несмотря на высокую фертильность пыльцы *S. pennellii* (96—98%). Опылено 42 растения и получено всего 10,0% завязываемости плодов. Плоды завязались только на 13-ти растениях (процент завязываемости плодов только по этим растениям тоже не высокий—32,5). На одном растении плод не был проанализирован, на другом—семена были еще незрелые, 4 растения образовали по одному бессемянному плоду, а 7 растений дали от 10,5 до 42,7 семян на плод. Среднее число семян на плод у 11-ти последних растений составило 14,2.

Фертильность пыльцы растений F_2 не определялась ни непосредственно путем приготовления временных препаратов, ни путем опыления ею растений сорта Аргаванди 45. Однако учитывая, что обычно мужская стерильность гибридов, как известно, бывает выражена сильнее, чем женская, можно сказать, что гибриды F_2 имели довольно высокую стерильность пыльцы. Несомненно, что в результате недостаточностей женской и мужской фертильности многие потенциально самофертильные растения покажут эффект самостерильности и понизится общий уровень самосовместимости.

Удивительно, что у 10 растений F_2 не отмечено завязывания плодов при опылении пыльцой *S. pennellii*, тогда как при самоопылении получены положительные результаты. Однако хотя завязываемость плодов при самоопылении у этих растений довольно высокая (40,5%), их осемененность слабая—4,2 шт. на 1 проанализированный плод. Отсутствие завязывания плодов у них при опылении пыльцой *S. pennellii* (теоретически ожидается, что все растения F_2 должны быть совместимы с пыльцой *S. pennellii*), по-видимому, можно объяснить тем, что в отличие от самоопыления здесь проводилась предварительная кастрация материнских цветков, что, ввиду относительно слабого развития пестика, очевидно, привело к преждевременному осыпанию цветков после опыления.

Таким образом, несмотря на сравнительную легкость скрещивания и удовлетворительную фертильность гибридов F_1 , разрыв между *L. esculentum* и *S. pennellii* выражен достаточно сильно. Правда, *L. esculentum* показывает значительно более тесную связь с *S. pennellii*, чем с комплексом вида *L. peruvianum*, но он, по всей вероятности, генетически дальше отстоит от *S. pennellii*, чем от *L. hirsutum* f. *glabratum*. Об этом свидетельствуют результаты опытов по изучению гибридов *esculentum* $\times$ *glabratum* и *esculentum* $\times$ *pennellii*. Например, по нашим данным, F_2 комбинации *esculentum* $\times$ *pennellii* характеризуется более сильным падением продуктивности (числа плодов на растение и числа семян на плод) по сравнению с F_1 , чем в комбинации *esculentum* $\times$ *glabratum*.

Эти результаты, очевидно, не дают оснований относить комбинацию *esculentum* $\times$ *pennellii* к конгруэнтному типу, как это делает Воробьева [2].

Нам представляется, что собственный материал Воробьевой также не свидетельствует о конгруентности комбинации *esculentum* × *pennellii*. Во-первых, в F_2 наблюдается стерильность у значительной части гибридов (почти у половины) отцовского, промежуточного морфологических типов и новообразований. Высокой фертильностью характеризовались только гибриды материнского типа (типа культурного томата). Почти все растения (80 из 83-х) дали в этом случае плоды с семенами. Во-вторых, гибриды выделенных типов—отцовский (6,1%), материнский (4,3%), промежуточный (77,2%) и новообразования (12,4%)—отличались слабой реально наблюдаемой генетической рекомбинацией. Так, зрелые плоды у растений отцовского типа обязательно зеленые, как у *pennellii*, у большинства гибридов материнского типа—красные и красно-оранжевые, как у сорта Грунтовый Грибовский, выступавший в качестве женского компонента, реже—малиновые и розовые, и плоды только одного растения были интенсивно апельсиново-оранжевые, у промежуточного типа—зеленые, желтые, оранжевые, у растений типа новообразований—зеленые, желто-зеленые, оранжевые. Нет растений, скажем, по габитусу напоминающих отцовского родителя *pennellii* и имеющих плоды с красной окраской.

Таким образом, литературные и наши данные показывают, что у гибридов *esculentum* × *pennellii* имеет место слабая генотипическая изменчивость. По-видимому, в основном это обусловлено подавлением генотипической рекомбинации в результате явления псевдосцепления, ограничивающего, как известно, случайное комбинирование хромосом в мейозе у отдаленных гибридов и вследствие этого приводящего к образованию гамет, преимущественно состоящих из хромосом того или другого родительского вида. Слабая генотипическая изменчивость связана также с вероятной элиминацией многих рекомбинантов на разных стадиях развития. Следовательно, не реализуются огромные потенциальные возможности формообразовательного процесса в комбинации скрещивания *L. esculentum* × *S. pennellii*.

А это уже, как отмечал Г. Д. Карпеченко, особенности неконгруэнтных скрещиваний, которые, в отличие от конгруэнтных, характеризуются «все большей и большей несовместимостью зародышевых плазм родителей» [9, стр. 200]. К этому неконгруэнтному типу, очевидно, и следует относить комбинацию *L. esculentum* × *S. pennellii*.

Институт земледелия МСХ Армянской ССР,
отдел селекции и генетики

Поступило 4.III 1982 г.

LYCOPERSICON ESCULENTUM MILL.-ի եւ, SOLANUM PENNELLII CORR.-ի ՀԻՔՐԻԳՆԵՐԸ

Ա. Մ. ԱՂԱԶԱՆՅԱՆ

Հոդվածում բերվում են կուլտուրական տոմատի և *Solanum pennellii* Corr.-ի խաչաձևումից ստացված հիբրիդների F_1 և F_2 սերունդների ուսումնասիրության արդյունքները: Առաջին սերնդի հիբրիդները բույսի հզորությամբ և պտուղների քանակով ցուցաբերել են հետերոզիսի էֆեկտ: Երկ-

որոր սերնդում նկատվում է պտղագոյացման խիստ անկում և ինքնաֆերտիլ բույսերի թվի բավականաչափ նվազում:

Ուսումնասիրության արդյունքները ցույց են տալիս, որ *L. esculentum* × *S. pennellii* զուգակցությունը, հավանաբար, ինկոնգրուենտ բնույթ ունի:

HYBRIDS BETWEEN *LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL. AND *SOLANUM PENNELLII* CORR.

A. M. AGHADJANIAN

The results of study of F_1 and F_2 hybrids between cultivated tomato and *Solanum pennellii* are presented in the paper. The F_1 hybrids showed the effect of heterosis for growth power and fruit number. In the F_2 a sharp reduction of fruit formation and considerable decrease of the number of self-fertile plants have been observed.

The results of the study, evidently, bear witness to incongruency of *L. esculentum* × *S. pennellii* crossing.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Воробьева Г. А. Бюллетень ВИР, 52, 71—78, 1975.
2. Воробьева Г. А. Тр. по прикладной бот., ген. и селек., 58, 1, 94—109, 1976.
3. Георгиева Р., Цикова Е. В кн.: Генетични изследвания. 55—70, София, 1967.
4. Георгиева Р., Цикова Е., Славов С. Генетика и селекция (НРБ), 1, 4, 259—269, 1968.
5. Георгиева Р. Род. *Lycopersicon* Mill. Биосинтетическое и генетическое исследование. 1—264, София, 1967.
6. Жуковский П. М. Генетика. 1, 41—49, 1965.
7. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. 1—752, Л., 1971.
8. Жученко А. А., Глуценко Е. Я., Андриященко В. К., Балашова Н. Н., Самовол А. П., Медведев В. В. Дикie виды и полукультурные разновидности томатов и использование их в селекции. 1—142, Кишинев, 1974.
9. Карпеченко Г. Д. В кн.: Избр. тр., 147—209, М., 1971.
10. Haddon J. J. Genetics, 57, 4, 795—808, 1967.
11. Khush G. S., Rick C. M. Genetica, 33, 3, 167—183, 1963.
12. Rick C. M. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 46, 1, 78—82, 1960.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 7, 1982

УДК 575.24

МОДИФИЦИРУЮЩЕЕ ДЕЙСТВИЕ КОФЕИНА НА ХИМИЧЕСКИ ИНДУЦИРОВАННЫЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ ХРОМОСОМ В ФАЗЕ S У *CREPIS CAPILLARIS*

А. З. ВОСКАНЯН, А. А. МУРАДЯН, В. А. АВАКЯН

Установлено, что кофеин в фазе S митотического цикла способствует уменьшению числа изолюкусных разрывов с соединениями и увеличению таковых без соединений в меристематических клетках корешков *Cr. capillaris*, обработанных азотистым ипритом