

А. М. АГАДЖАНЫН

## ГИБРИДИЗАЦИЯ МЕЖДУ ВИДАМИ *LYCOPERSICON ESCULENTUM* И *L. PERUVIANUM*

В статье приводятся данные по скрещиваемости между видами *L. esculentum* и *L. peruvianum* и результаты изучения полученных гибридов. Анализируются результаты возвратных скрещиваний  $F_1$  с родительскими видами. Обсуждаются некоторые вопросы межвидовой изоляции томата.

Скрещивание между обыкновенным томатом *Lycopersicon esculentum* Mill. и диким видом *L. peruvianum* (L.) Mill. удается крайне трудно [1, 4—6, 10—13, 15—16, 18—21 и др.]. Некоторое увеличение скрещиваемости наблюдается при использовании специальных приемов, таких, например, как опыление смесью пыльцы родителей [4, 19], многократное опыление [4, 5], предварительное вегетативное сближение [5, 11, 19], опыление облученной пыльцой [19], применение биогенных стимуляторов [19], использование в качестве материнского компонента искусственно полученных тетраплоидов *L. esculentum* [6, 12, 15, 20].

Настоящая работа выполнена в 1967, 1969 и 1972 гг. Исходные межвидовые скрещивания проведены в 1967 г., растения из полученных семян выращены в 1969 и 1972 гг. Возвратные скрещивания осуществлены в 1972 г.

*Материал и методика.* По виду *L. esculentum* использованы сорта Талалихин 186, Midseason 427 и многогнездный томат var. *succenturiatum*. В качестве *L. peruvianum*, выступал образец под номером 2020 из коллекции ВИР. В небольшом количестве проведены скрещивания также между видами *L. pimpinellifolium* и *L. peruvianum*.

Опыление обычно проводилось через 2—3 дня после кастрации. Наряду с большой серией обычных скрещиваний, для преодоления нескрещиваемости пестики перед опылением обрабатывались гибберелловой кислотой (ГК). Кастрированные цветки погружались в стакан с 0,01% водным раствором ГК, затем на цветки снова надевались пергаментные изоляторы. После подсыхания цветков проводилось их опыление заранее приготовленной пыльцой. Применение гиббереллина дало положительные результаты при отдаленной гибридизации плодовых [9].

**Скрещивание *L. peruvianum* с *L. esculentum*.** Опыты показывают, что скрещивание самонесовместимого (SI) вида *L. peruvianum* с самосовместимым (SC) видом *L. esculentum* совершенно не удается, если последний использовать в качестве отцовского компонента. Так, в 1967 г. опыление 257 кастрированных цветков перуанского томата пыльцой сортов Талалихин 186 и Midseason 427 не привело к завязыванию плодов. Не произошло завязывания плодов и при опылении 63 цветков пыльцой другого самосовместимого вида — *L. pimpinellifolium*. Неудачным оказалось также опыление с применением гиббереллина. Хотя здесь от опы-

ления 302 цветков пылью *L. esculentum* и получено 7 плодов, все они оказались партенокарпическими и по своим размерам значительно уступали плодам перуанского томата. Вскоре плоды вообще прекратили рост и сморщились. Опыление 36 обработанных гиббереллином цветков *L. peruvianum* пылью *L. pimpinellifolium* вовсе не дало завязывания плодов.

Отсутствие оплодотворения в данной комбинации скрещивания отмечено всеми авторами и соответствует правилу Льюиса и Крау [17] о подавлении  $SI \delta \times SC \sigma$  опыления вследствие задержки роста пыльцевых трубок. Обнаружено [18] одинаковое ингибирование пыльцевых трубок в скрещивании *L. peruvianum* ♀ × *L. esculentum* ♂ и самоопылении *L. peruvianum*. Однако другие авторы [17] отмечают, что у видов близкородственных семейств Solanaceae и Scrophulariaceae, имеющих гаметофитную систему несовместимости,  $SI \times SC$  подавление действует сильнее или раньше, чем самоингибирование.

**Скрещивание *L. esculentum* с *L. peruvianum*.** Опыление кастрированных цветков *L. esculentum* пылью перуанского томата приводит к довольно высокому проценту завязывания плодов (табл. 1). Как пра-

Таблица 1  
Результаты скрещивания *L. esculentum* с *L. peruvianum*, 1967 г.

Комбинации скрещивания		Обычное опыление					Опыление с применением ГК				
		опылено цветков	завязалось плодов	% завязывания	число плодов с выполненными семенами	получено семян	опылено цветков	завязалось плодов	% завязывания	число плодов с выполненными семенами	получено семян
♀	♂										
Талалихин, <i>L. esc.</i>	× <i>L. per.</i>	670	340	50,7	5	11	276	148	53,6	4	72
Midseason, <i>L. esc.</i>	× <i>L. per.</i>	274	234	85,4	7	33	216	173	80,1	6	6
Многогнездный, <i>L. esc.</i>	× <i>L. per.</i>	192	99	51,6	5	6	80	74	92,5	9	17
Всего		1136	673	59,2	17	50	572	395	69,1	19	95

вило, эти плоды имеют величину и форму плодов материнского родителя. Однако в них содержатся только недоразвитые семена, которые при высушивании сильно сморщиваются. Лишь в редких случаях наряду с зачатками семян различной величины получают единичные более или менее сформировавшиеся семена. Как показывают данные табл. 1, из 673 плодов только 17 содержали семена, причем один из плодов имел 25 семян, другой—7, а в остальных было всего по 1—2 семени. По комбинации *L. pimpinellifolium* × *L. peruvianum* анализировано 15 плодов, которые содержали только мелкие недоразвитые семена.

При сочетании обычного опыления с гиббереллином значительно повышается доля плодов с выполненными семенами и общее число се-

мян в плодах (табл. 1). Однако из 95 семян 70 было извлечено из двух плодов на одном растении сорта Талалихин 186, в то время как остальные 17 плодов дали всего 25 семян. В 19 анализированных плодах, полученных от опыления смородиновидного томата пыльцой *L. peruvianum*, обнаружено только одно семя.

Тот факт, что в скрещиваниях обыкновенного томата с перуанским полученные плоды в основном содержат недоразвитые семена, подчеркивается всеми исследователями, работавшими с этими видами. Отмечается также, что образовавшиеся в этих скрещиваниях единичные более или менее нормально развитые семена оказываются или невсхожими или дают растения материнского типа; гибриды же возникают редко. Интересны в этой связи исследования Смита [21], которому удалось получить гибриды между *L. esculentum* и *L. peruvianum* методом культуры зародышей *in vitro*. Он установил, что на 30—40-й день после опыления гибнет эндосперм, а затем отмирает и зародыш. Выделив зародыши из семян через 35—40 дней после опыления, Смит проращивал их в искусственной питательной среде и получил гибридные растения. Вообще метод выделения зародышей до их гибели и выращивания на специальных питательных средах широко используется теперь для преодоления нескрещиваемости при отдаленной гибридизации разных растений [8]. Явление аномального развития эмбриона и эндосперма при отдаленной гибридизации еще недостаточно изучено. Имеющиеся по этому вопросу данные подытожены в обзоре Банниковой [3].

Хотя по росту пыльцевых трубок и процессу оплодотворения комбинация *L. esculentum* ♂ × *L. peruvianum* ♂ является совместимой однако в силу больших генетических различий между этими видами наблюдаются серьезные нарушения в развитии зародыша и эндосперма, что приводит к их гибели на том или ином этапе развития.

Явление гибели зигот вследствие несовместимости генотипов скрещиваемых видов часто встречается в различных межвидовых сочетаниях рода *Lycopersicon*. Однако в скрещиваниях культурного томата и ряда других форм *L. esculentum* с диким видом *L. hirsutum* несовместимость генотипов проявляется в форме гибридного некроза, т. е. на более поздних этапах развития [2].

**Гибридные растения первого поколения.** Семена, полученные от опыления *L. esculentum* пыльцой *L. peruvianum* высеяны в 1969 и 1972 гг. В 1969 г. для посева использованы семена, в довольно большом количестве образовавшиеся в отдельных плодах двух комбинаций скрещивания. Так, по комбинации Талалихин × *L. peruvianum* от опыления с применением ГК посеяно 36 семян (из двух плодов, содержащих 70 семян), из которых взшло всего 4. По комбинации Midseason × *L. peruvianum* от обычного опыления высеяно 25 семян (все семена из одного плода), взшло 14, выращено 11 растений. Все 15 растений по обеим комбинациям оказались материнского типа.

Некоторое количество гибридов получено в 1972 г. Для посева здесь взяты сформировавшиеся единичные семена из многих плодов. Гибриды

обнаружены в комбинациях скрещивания сорта Midseason и многогнездного томата с *L. peruvianum*.

По комбинации Midseason  $\times$  *L. peruvianum* от обычного опыления посеяно 4 семени, взошло 2. Одно растение оказалось гибридным, другое было материнского типа. От сочетания обычного опыления с ГК посеяно 6 семян, взошло только одно, оказавшееся гибридным.

По комбинации многогнездный (*L. esculentum* v. *suecenturiatum*)  $\times$  *L. peruvianum* посеяно 6 семян, взошло 2. Одно было материнского типа, другое имело гибридное происхождение. От опыления с использованием ГК посеяно 17 семян, взошло 10, и все они оказались гибридными.

По комбинации Талалихин  $\times$  *L. peruvianum* посеяно 10 семян, из которых взошло только 4. Выращено 3 растения. От опыления с применением ГК посеяно 2 семени, взошло одно. Все растения материнского типа.

По комбинации *L. pimpinellifolium*  $\times$  *L. peruvianum* единственное семя, полученное от опыления с применением ГК, было поставлено на проращивание, но не взошло.

Таким образом, от обычного опыления *L. esculentum* пыльцой *L. peruvianum* посеяно 45 семян, взошло 22. И только два растения были гибридными. От опыления с применением ГК посеяно 61 семя, взошло 16, из которых 11 были гибридными.

У гибридных растений  $F_1$  резко выражен гетерозис мощности. Эффект вегетативного гетерозиса проявляется почти на всем протяжении онтогенеза, особенно в конце его. В целом растения фенотипически ближе к перуанскому томату, хотя по многим морфологическим признакам наблюдается промежуточное наследование. По темпам развития гибриды также занимают промежуточное положение между родительскими видами. У всех растений имеются единичные прицветники. Кроме парных прицветников несколько чаще встречаются одинарные. По своим размерам они меньше, чем у перуанского томата и встречаются значительно реже. Ложные прилистники встречаются чаще, они несколько крупнее прицветников. У *L. esculentum* прицветники-прилистники вообще отсутствуют. Рыльце у  $F_1$  выступает примерно на 1 мм, у *L. peruvianum* — на 1,5—2 мм, а у *L. esculentum* оно обычно ниже или расположено на одном уровне с тычинками. Исключение составило только одно растение по комбинации Midseason  $\times$  *L. peruvianum*, у которого рыльце находилось ниже тычинок на 1 мм. Число цветков на соцветии у сорта Midseason 5—6, у многогнездного томата 7—8, у *L. peruvianum* 20—30, иногда до 50—60, а у  $F_1$  Midseason  $\times$  *L. peruvianum* 6—8, у гибрида многогнездный  $\times$  *L. peruvianum* около 10, реже до 20. По размерам цветков  $F_1$  превосходит родителей, однако пыльцы мало, и она в основном стерильна. Фертильность пыльцы составляет лишь 25—30%. Цветение продолжительное, оно длится даже после отцветания родительских видов. Плоды двухгнездные, гладкие, семена в них в основном недоразвитые. На незрелых плодах имеются характерные для перуанского томата фио-

летовые полосы. Зрелые плоды желто-коричневые с зеленоватым оттенком, имеют тонкий специфический запах.

Имеются различия в плодообразовании в пределах гибридных комбинаций и особенно между ними. Например, по комбинации Midseason  $\times$  *L. peruvianum* из двух растений одно (полученное с использованием ГК) совершенно не образовало плодов. Второе растение от естественного опыления завязало всего 2 плода: один мелкий, незрелый, а в другом было только одно развитое семя.

По комбинации многогнездный  $\times$  *L. peruvianum* у гибридного растения, полученного от обычного опыления, образовалось 136 плодов. Из 73 крупных плодов 24 имели только недоразвитые мелкие семена, а 49 наряду с зачатками содержали единичные нормально развитые семена (всего 79 штук). Остальные 63 плода были мелкими, зелеными, с еще незрелыми семенами.

По этой комбинации опыления с применением ГК на 10 растениях всего образовалось 348 плодов. В 172 плодах были зачатки и 259 нормальных семян, в 27 плодах наблюдалась полная гибель зародышей, а в 149 мелких плодах семена были еще незрелые. По аналогии можно полагать, что в этих плодах при созревании оказалось бы в среднем по 1—2 нормальных семени.

**Принудительное самоопыление *L. peruvianum* и  $F_1$  *L. esculentum*  $\times$  *L. peruvianum*.** Известно, что перуанский томат относится к самонесовместимым видам рода *Lycopersicon* [16—18 и др.]. Нами в 1972 г. от изолированного самоопыления 200 цветков получено всего 3 плода. Однако плоды эти завязались только на одном растении от изоляции 12 цветков. Дополнительно на этом растении ( $18/5$ ) под изолятор взято еще 37 цветков и получен 1 плод. В четырех плодах содержалось всего 24 мелких семени. Интересно, что это растение было заметно слабым по сравнению с другими. В литературе имеются факты понижения уровня самонесовместимости у ослабленных растений перуанского томата [18] и других культур [14].

Гибриды  $F_1$ , как и в опытах других авторов [17, 18], оказались самонесовместимыми, хотя и дали некоторое количество плодов от самоопыления. По комбинации *L. esculentum* var. *succenturiatum*  $\times$  *L. peruvianum* от изоляции 200 цветков  $F_1$  завязалось 11 плодов. Отметим, однако, что плоды эти получились только на двух растениях от самоопыления 29 цветков (на тех же растениях от дополнительно взятых под изолятор 88 цветков не получено ни одного плода). Плоды желтые, очень мелкие, сплюсненные, семян в них нет, даже недоразвитых. Они, по-видимому, или партенокарпические, или гибель зародышей в них наступила на очень ранних этапах развития, вследствие чего не видно даже зачатков семян.

**Возвратные скрещивания гибридов  $F_1$  с родительскими видами.** Приведенные в табл. 2 данные показывают, что из четырех возможных беккросов три оказались неудачными. В соответствии с гаметофитной системой несовместимости возвратное скрещивание в направлении

$F_1 \times L. esculentum$  вообще невозможно в силу торможения роста пыльцевых трубок с рецессивным фактором SC в тканях столбика, содержащих хоть один аллель несовместимости. Шансы же получения беккросса типа  $L. peruvianum \times F_1$  слишком малы или, может быть, вовсе исключены, о чем свидетельствуют и результаты аналогичных беккроссов у гибридов  $F_1 L. esculentum \times L. hirsutum$  с отцовским видом *L. hirsutum*. Что же касается беккросса  $L. esculentum \times F_1$ , то неудачу, очевидно, нужно объяснить высокой стерильностью пыльцы  $F_1$  (около 70—75%).

Возвратные скрещивания в направлении  $F_1 \times L. peruvianum$  дали 33,3% завязывания плодов. Однако в плодах были в основном недоразвитые семена. В 34 образовавшихся плодах было только 112 нормально развитых семян, т. е. в среднем 3,3 семени на 1 плод. Это показывает, что наряду с высокой мужской стерильностью у  $F_1$  имеется и некоторая стерильность женского гаметофита.

Таблица 2

Сводные данные возвратного скрещивания гибридов *L. esculentum*  $\times$  *L. peruvianum* с родительскими видами, 1972 г.

Комбинации скрещиваний		Опылено цветков	Получено плодов	% завязывания
♀	♂			
$F_1 \times L. esculentum$		98	0	0
$F_1 \times L. peruvianum$		102	34	33,3
$L. esculentum \times F_1$		316	0	0
$L. peruvianum \times F_1$		487	0	0

Таким образом, скрещивание между обыкновенным томатом и диким видом *L. peruvianum* осуществляется чрезвычайно трудно и только в одностороннем порядке—при использовании *L. peruvianum* в качестве отцовского родителя. Некоторое увеличение скрещиваемости наблюдается в случае применения гиббереллина, а также при использовании в качестве *esculentum*, вместо культурного томата, разновидности *succenturiatum*. Гибриды  $F_1$  плодоносят слабо. По комбинации *Mid-season*  $\times$  *L. peruvianum* бесплодие было почти полным. Плодообразование гибридов несколько улучшается, когда в их получении участвует многогнездный томат (*succenturiatum*).

Несомненно, между видами *L. esculentum* и *L. peruvianum* существуют сильные барьеры изоляции. И, очевидно, механизмы изоляции *L. esculentum* от *L. peruvianum* более эффективны, чем между *L. esculentum* и *L. hirsutum*. Если в направлении скрещивания, когда *L. esculentum* выступает в качестве отцовского родителя, а виды *L. peruvianum* и *L. hirsutum* — материнского, изоляция проявляется идентичным образом, а именно в форме торможения роста пыльцевых трубок и вследствие этого отсутствием оплодотворения вообще (т. е. оба самоне-

совместимых вида одинаково хорошо защищены от заноса генов самосовместимых видов), то при реципрокной комбинации скрещивания обнаруживаются существенные различия. В то время как решающую роль в поддержании генетического разрыва между видами *L. esculentum* и *L. hirsutum* играют сезонная изоляция и гибридный некроз, а в случае нарушения этих механизмов—элиминация дисгармоничных почти бесплодных форм, образовавшихся в результате замещения в ряду поколений материнского генома отцовским [2], изоляция между видами *L. esculentum* и *L. peruvianum*, основывается, главным образом, на гибели гибридных зародышей. Это очень эффективный барьер, хотя, безусловно, далеко еще не совершенный.

Очевидно, что сохранение дискретности видов в результате гибели гибридных зародышей более экономно, чем достижение той же цели вследствие образования некротических гибридов и (или) замещения генома одного вида геномом другого. Поэтому, вероятно, можно предположить, что явление гибели гибридных эмбрионов выработано в процессе эволюции как более эффективный механизм изоляции по сравнению с различными формами полной или частичной нежизнеспособности или стерильности растений, т. е. постепенно произошел сдвиг в сторону более раннего подавления развития гибридного организма. Явление постепенного возникновения и нарастания несовместимости генотипов разных наследственных систем детально рассмотрено Дубининым [7] и другими авторами.

Накопленный в литературе фактический материал показывает, что *L. esculentum* и *L. peruvianum* генетически четко обособлены. Генофонды их защищены друг от друга практически полной изоляцией. Как было отмечено, в экспериментальных условиях репродуктивная изоляция проявляется в форме полной перекрестной несовместимости в комбинации *peruvianum* ♀ × *esculentum* ♂ и нежизнеспособности зигот в обратных скрещиваниях. На основании известных в литературе фактов, показывающих возможность усиления изолирующих механизмов в результате отбора, предполагается, что подавление развития гибридного зародыша, наблюдаемое в скрещиваниях *esculentum* ♀ и *peruvianum* ♂, вероятно, эволюционно закрепилось через гибридный некроз или другие формы нежизнеспособности гибридов. Возможно, однако, что скрещивание между указанными видами в зоне контакта первоначально приводило лишь к ослаблению жизнеспособности и (или) плодовитости гибридов. И только в ходе дальнейшей эволюции путем постепенного совершенствования этих барьеров выработан более эффективный механизм изоляции в виде нежизнеспособности зигот.

Ա. Մ. ԱՂԱԶԱՆՅԱՆ

ՏՈՄԱՏԻ LYCOPERSICON ESCULENTUM և L. PERUVIANUM  
ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ԽԱՉԱՃԵՎՈՒՄԸ

## Ա մ փ ո փ ու մ

Ներկա հաղորդման մեջ բերված են *L. esculentum* և *L. peruvianum* միջ-տեսակային  $F_1$  հիբրիդների ուսումնասիրության տվյալները, ինչպես նաև այդ հիբրիդների և նրանց ծնողական ձևերի հետադարձ խաչաձևման արդյունքները:

Ինքնահամատեղելի *L. esculentum* և ինքնաանհամատեղելի *L. peruvianum* տեսակների խաչաձևումը հաջողվում է շափազանց դժվարությամբ և միայն միակողմանիորեն՝ երբ որպես հայրական ծնող հանդես է գալիս *L. peruvianum* վայրի տեսակը: Խաչաձևման հնարավորությունները որոշ շափով մեծանում են հիբրիդինի օգտագործման դեպքում և երբ որպես *esculentum*, կուլտուրական տոմատի փոխարեն, հանդես է գալիս *succentariatum* այլատեսակը:

$F_1$  հիբրիդային բույսերի պտղակալումը և սերմնակալումը շատ ցածր է: Պտղաբերությունը համեմատաբար բարձր է այն հիբրիդների մոտ, որոնք ստացվում են *succentariatum* այլատեսակի մասնակցությամբ:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агаджанян А. М. Биологический журнал Армении, 19, 4, 72, 1966.
2. Агаджанян А. М. Биологический журнал Армении, 26, 7, 16, 1973.
3. Баннікова В. П. Український ботанічний журнал, 29, 1, 3, 1972.
4. Брежнев Д. Д. и Батыгина Т. Б. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 31, 1, 125, 1954.
5. Брежнев Д. Д., Иванова К. В. и Батыгина Т. Б. Сб. Отдаленная гибридизация растений. М., 1960.
6. Георгиева Р. и Молхова Е. Сб. Междувидовая гибридизация на растенията. БАН, София, 1964.
7. Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., 1966.
8. Ивановская Е. В. Сб. Отдаленная гибридизация растений. М., 1960.
9. Карпов Г. К. Генетика, 1, 165, 1966.
10. Махалова М. Р. Сб. Отдаленная гибридизация растений и животных. М., 1970.
11. Нирк Х. Агробиология, 6, 899, 1960.
12. Соболева Т. И. Вестник с.-х. науки, 12, 95, 1963.
13. Соловьева Н. А. Сб. Отдаленная гибридизация растений и животных. М., 1970.
14. Рыбин В. А. В кн. Теоретические основы селекции растений. 1, М.—Л., 1935.
15. Bohn G. W. Agricultural research, 77, 2, 33, 1948.
16. Hogenboom N, G. Euphytica, 21, 2, 221, 1972.
17. Lewis D. and Crowe L. K. Heredity, 12, 2, 233, 1958.
18. Mc Guire D. C. and Rick C. M. Hilgardia, 23, 101, 1954.
19. Rehana M. Current Sci, 33, 5, 154, 1964.
20. Szteyn K. Euphytica, 14, 2, 209, 1965.
21. Smith P. C. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 44, 413, 1944.