

А. М. АГАДЖАНЯН

ГИБРИДНЫЙ НЕКРОЗ У ТОМАТА

Приводятся результаты изучения явления некроза, наблюдаемого у гибридов от скрещивания различных форм полиморфного вида томата *Lycopersicon esculentum* с диким видом *L. hirsutum*. Отмечается значение гибридного некроза как изолирующего механизма между указанными видами.

Гибридная нежизнеспособность, полная или частичная, широко распространена у растений. Одной из форм нежизнеспособности или малой жизнеспособности является некроз. Гибридный некроз обнаружен и исследован у целого ряда растительных видов. Но наиболее подробно этот вопрос изучен в роде *Triticum*. Основные результаты этих исследований по культуре пшеницы подытожены в ряде работ [2, 5, 19, 20, 25].

Гибридный некроз встречается и у томата. Однако на культуре томата этот вопрос мало изучен; в литературе имеются только единичные и разрозненные данные. Между тем эксперименты показывают, что гибриды обыкновенного томата *L. esculentum* с диким видом *L. hirsutum* (волосистый томат) характеризуются сублетальным некротическим эффектом. Описание и анализ этого явления приводится в настоящем сообщении.

Материал и методика. В скрещиваниях участвовало большое количество сортов культурного томата, относящихся к разновидностям *vulgare* (обыкновенный), *validum* (штамбовый) и *grandifolium* (крупнолистный). Кроме того, использовались представители других разновидностей вида *L. esculentum*, а именно томаты многогнездный (*succenturiatum*), грушевидный (*pyriforme*), удлиненный (*elongatum*), сливовидный (*pruniforme*) и вишневидный (*cerasiforme*). Внутривидовая классификация *L. esculentum* (*L. e.*) приводится по Брежневу [3].

К скрещиванию привлекались смородиновидный (*pimpinellifolium*) и кистевидный (*racemigerum*) томаты, составляющие вид *L. pimpinellifolium*, который Брежневым [3] также отнесен (в качестве подвида) к виду *L. esculentum*. Другим компонентом скрещивания выступал образец *L. hirsutum* (*L. h.*) под номером 2021, полученный из ВИР им. Н. И. Вавилова.

Результаты и обсуждение. Скрещивание между видами *L. esculentum* и *L. hirsutum* осуществляется без труда и дает довольно высокий процент завязывания плодов и семян. Однако скрещивание между ними, как и между *L. hirsutum* и *L. pimpinellifolium*, удается только в одностороннем порядке, а именно, когда самонесовместимый (SI) *L. hirsutum* выступает в качестве отцовской формы, а самосовместимый (SC) *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* — материнской.

Как правило, плоды, полученные от скрещивания обыкновенного томата с волосистым, оказываются нормально осемененными, и лишь еди-

ничные из них бывают полностью или частично бессемянными, вернее с недоразвитыми семенами. Гибридные семена по своей величине занимают промежуточное положение между крупносемянным *esculentum* и мелкосемянным *hirsutum*, в то время как при внутривидовых скрещиваниях обыкновенного томата, а также при гибридизации между близкородственными видами *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* образовавшиеся гибридные семена имеют размеры семян материнских форм или весьма близки к ним.

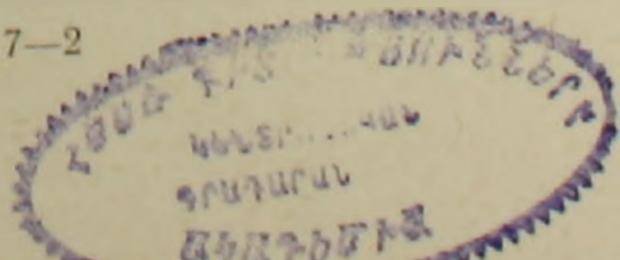
Гибриды F_1 между *L. esculentum* и *L. hirsutum* оказываются некротическими. Некроз разной силы проявления обнаружен у гибридных растений F_1 между *L. hirsutum* и всеми изученными сортами (73) культурного томата и почти всеми другими разновидностями *L. esculentum* (*succenturiatum*, *elongatum*, *pyriforme*, *pruniforme*). Из всего полиморфного вида *L. esculentum* только вишневидные томаты (*cerasiforme*) при скрещивании с *L. hirsutum* не дали некротического эффекта в F_1 . Гибридные растения были не только жизнеспособными, но и гетерозисными. Жизнеспособными оказались и гибриды F_1 от скрещивания *L. pimpinellifolium* (смородиновидные и кистевидные томаты) с *L. hirsutum*. Результаты изучения межвидовых жизнеспособных гибридов F_1 будут обсуждаться в другом сообщении, поэтому здесь мы приводим только данные по некротическим комбинациям.

Всходы семян некротических комбинаций обычно появляются на 1—2 дня позже соответствующих материнских сортов и только в редких случаях по времени совпадают с ними. Одновременно наблюдается понижение всхожести семян F_1 , нередко очень заметное и достигающее 40% по сравнению с родительскими видами. Гибридные семена особенно сильно уступают родительским по энергии прорастания.

Понижение всхожести семян F_1 *esculentum* × *hirsutum* отмечено и другими авторами [4, 13].

Молодые растения F_1 развиваются вполне нормально и не проявляют никаких признаков некроза. Более того, через некоторое время после появления всходов гибриды начинают превосходить родительские формы по мощности роста. Но примерно через 60—80 дней после посева наблюдается пожелтение листьев. По времени это в среднем совпадает с фазой бутонизации—цветения, которая у гибридов F_1 в условиях естественного дня преимущественно наследуется промежуточно. Вообще по темпам развития гибриды занимают среднее положение между скороспелым *esculentum* и позднеспелым *hirsutum*. По срокам цветения промежуточный характер наследования у гибридов от скрещивания *esculentum* (сорта Бизон и Гольден) с *hirsutum* отмечается и Внучковой [4].

Листья желтеют и подсыхают в соответствующем порядке, снизу вверх, т. е. этот процесс идет от старых листьев к молодым. Очередность пожелтения, следовательно, такая же, как и при естественном старении, но в отличие от последнего наступает преждевременно и протекает более интенсивно. Пожелтение начинается с конечной доли листа и посте-



Таблица

Результаты изучения межвидовых некротических комбинаций F_1 , 1967—1972 гг.

F_1	Годы	Количество растений								
		некротических и фенотипически здоровых			некротических			фенотипически здоровых		
		всех	с плодами		всех	с плодами		всех	с плодами	
			штук	%		штук	%		штук	%
<i>L. e. var. vulgare</i> (52 сорта) × <i>L. h.</i>	1967—1972	1019	242	23,7	944	168	17,8	75	74	98,7
<i>L. e. var. validum</i> (18 сортов) × <i>L. h.</i>	1969—1972	360	136	37,8	326	107	32,8	34	29	85,3
<i>L. e. var. grandifolium</i> (3 сорта) × <i>L. h.</i>	1969—1972	42	19	45,2	39	16	41,0	3	3	100,0
<i>L. e. var. pyriforme</i> (2 формы) × <i>L. h.</i>	1969—1971	45	14	31,1	43	12	27,9	2	2	100,0
<i>L. e. var. succenturiatum</i> × <i>L. h.</i>	1969—1970	35	15	42,9	35	15	42,9	0	—	—
<i>L. e. var. elongatum</i> × <i>L. h.</i>	1969—1970	11	2	18,2	11	2	18,2	0	—	—
<i>L. e. var. pruniforme</i> × <i>L. h.</i>	1971	2	2	100,0	2	2	100,0	0	—	—
Всего		1514	430	28,4	1400	322	23,0	114	108	94,7

ленно распространяется на всю листовую пластинку. Вслед за листьями на главном стебле через некоторое время начинают желтеть листья на пасынках. В дальнейшем некроз все более прогрессирует и вскоре значительная часть листьев оказывается желто-бурой и скрученной.

Стебли утоньшаются, буреют, становятся ломкими. Даже побеги, у которых наряду с пожелтевшими имеются и зеленые листья, легко отламываются. Некоторые растения в течение онтогенеза засыхают целиком. Характерно подсыхание основания соцветия и плодоножки. После образования плодов постепенно подсыхают цветонос и плодоножки, вследствие чего питание ослабляется, плоды задерживаются в росте, иногда и опадают. Опадает значительная часть цветков.

Гибридные растения F_1 по фенотипу в общем очень напоминают отцовский вид *hirsutum*. Вместе с тем на любом этапе онтогенеза, независимо от того, растения некротические или здоровые, их легко отличить от родительских видов и всех других форм томатов и их сочетаний, так как по многим морфологическим признакам и физиологическим особенностям наблюдается промежуточное наследование. Гибриды занимают среднее положение между родительскими видами по таким признакам, как опушенность стеблей, листьев и плодов, число цветков на соцветии, величина и форма цветков, величина чашечки по отношению к венчику, окраска плодов, темпы развития и т. д.

Для *L. hirsutum* характерно наличие крупных прицветников и ложноприлистников, которые отсутствуют у культурного томата. У растений первого гибридного поколения, хотя и имеются прицветники-прилистники, но по своим размерам они меньше, чем у волосистого томата. Промежуточно наследуется и длина пестика.

Цветение обильное и продолжительное. В цветках много пыльцы, но фертильность ее обычно ниже, чем у родительских видов, хотя и довольно высокая. Растения F_1 самонесовместимы, поэтому плоды образуются лишь в результате свободного переопыления в пределах гибридной популяции или от опыления пыльцой *hirsutum*. Плоды двугнездные, мелкие, частично осеменены, в незрелом виде светло-зеленые с темно-зелеными или фиолетовыми пятнами, не сильно опушены, зрелые светло-желтые или серо-желтые, гладкие, с неприятным специфическим запахом.

Плодообразование у некротических комбинаций очень слабое. Значительно уменьшается как количество плодоносящих растений, так и число плодов на них. Как показывают данные таблицы, в среднем плодоносит только 30% растений. И часто на этих растениях образуются лишь единичные плоды. Только редкие некротические растения плодоносят более или менее удовлетворительно. Очевидно, что основной причиной слабого плодообразования является не понижение фертильности пыльцы, а развитие некротических процессов. Отметим, что в полном согласии с этим находится тот факт, что фенотипически здоровые растения, в небольшом количестве появляющиеся в некоторых комбинациях, плодоносят довольно хорошо, несмотря на то, что фертильность пыльцы у них не выше, чем у некротических растений. Однако как у некротических, так и у здоровых растений F_1 завязывание семян составляет лишь малый процент по сравнению с родительскими видами (10—15 семян на плод против 25—30 у *hirsutum* и до 100 и более у обыкновенного томата).

Факты преждевременного пожелтения и отмирания листьев, а также засыхания и гибели отдельных растений и сильного уменьшения плодоношения обнаружены рядом авторов у межвидовых гибридов F_1 или F_2 от скрещивания *L. hirsutum* с обыкновенным томатом [3, 9, 11, 14, 16, 17]. Сублетальный эффект отмечен также при скрещивании *L. esculentum* (сорт Pearson) с самосовместимой формой *L. hirsutum* form *glabratum* [21].

Процент плодоносящих растений сильно колеблется по комбинациям скрещивания, начиная от 0 до 70 и более процентов. Эти и другие данные показывают, что, хотя некроз у томата проявляется в основном в форме сублетальности, степень депрессии гибридов во многом зависит от использованного сорта обыкновенного томата. Наиболее сильный некроз обнаружен в комбинациях скрещивания, где в качестве *esculentum* выступали поздние и среднепоздние сорта, такие, например, как Аргаванд 45, Заря, Желтый Мичурина, Притчард, Микадо, Золотая королева, Балтимор и др. Напротив, скороспелые сорта Талалихин 186, Нев-

ский, Нобар, Quedlinburger, Бизон, Сибирский скороспелый, Пушкинский 1853, Желтая груша, Штамбовый Алпатьева 905а, Штамбовый 2688 и др. при скрещивании с *L. hirsutum* дали гибридные растения, большая часть которых (50—70 и более процентов) плодоносила в той или иной мере.

Как было отмечено, в ряде некротических комбинаций F_1 среди сублетальных гибридов в определенном количестве проявляются фенотипически здоровые растения. Из таблицы видно, что таких растений по всем подытоженным комбинациям было 114, или 7,5%. Чаще всего здоровые и слабонекротические растения обнаруживаются в комбинациях, где для скрещивания в качестве *esculentum* выступают ранние и среднеранние сорта. Эти растения в течение вегетации (кроме ранних ес-стадий) и особенно в конце ее показывают весьма высокий эффект вегетативного гетерозиса, в то время как некротические растения тех же комбинаций отличаются той или иной степенью депрессии.

Однако потомство фенотипически здоровых растений, полученное как от свободного переопыления, так и от искусственного опыления пыльцой *hirsutum*, очень схоже с F_2 , выращенным из семян некротических растений. И здесь и там при гибридологическом анализе ряда комбинаций обнаружено два типа растений: с некротическим и нормальным фенотипом. Не останавливаясь здесь на числовом соотношении здоровых растений к некротическим и генетическом контроле некроза вообще, отметим, что в F_2 наблюдается дальнейшее понижение плодоношения некротических растений. Совершенно не образует плодов и часть фенотипически здоровых растений, а другая часть плодоносит слабо.

В следующих поколениях плодовитость уменьшается еще больше.

Подводя итоги, отметим, что виды томата *L. esculentum* и *L. hirsutum* в экспериментальных условиях нетрудно скрещиваются между собой. Однако несмотря на это, указанные виды генетически довольно сильно разобщены, в результате чего обмен генами между ними без вмешательства человека крайне затруднен. Изоляция генофондов этих видов обеспечивается целой системой барьеров.

Наиболее важное место среди них занимает односторонняя перекрестная несовместимость. Известно, что скрещивание *L. esculentum* с *L. hirsutum* совершенно не удастся, если последний используется в качестве материнского компонента. Это находится в полном согласии с правилом Льюиса и Крау [22] о наличии ингибирования в комбинации опыления $SI\text{♀} \times SC\text{♂}$. В результате все мужские гаметы самосовместимого *esculentum* элиминируются на генотипах самонесовместимого *hirsutum*. Барьер этот является абсолютным, и все попытки его преодоления до сих пор не дали положительных результатов.

Несмотря на полную гаметофитную изоляцию при скрещивании *L. hirsutum* ♀ × *L. esculentum* ♂, реципрокная комбинация является совместимой в процессе опыления-оплодотворения. Тем не менее реальные возможности скрещивания и здесь сильно ограничены. Прежде всего

следует отметить, что между этими видами наблюдается заметное несовпадение в сроках цветения и плодоношения. *L. esculentum* является значительно более скороспелым видом, чем *L. hirsutum*. Например, в условиях Араратской равнины АрмССР различные сорта и формы обыкновенного томата цветут через 50—65 дней со дня посева, и только у наиболее позднеспелых сортов этот период составляет 70—75 дней, в то время как у *L. hirsutum* цветение наступает не раньше чем через 95—100 дней. И хотя томат цветет продолжительное время, перекрывание сроков цветения у *L. hirsutum* и ранних сортов обыкновенного томата весьма слабое, вследствие чего даже искусственная гибридизация между ними связана с определенными трудностями. Следовательно, временная изоляция в природной обстановке является важным изолирующим фактором между этими видами, хотя и далеко не полным. Вообще сезонная изоляция имеет важное значение в эволюции растений и подчеркивается многими авторами [6, 8, 10, 12, 24].

Далее следует отметить, что культурный томат является не только самосовместимым, но и самоопыляющимся видом. Напротив, у типичного *L. hirsutum* полностью выражена самонесовместимость. Перекрестное опыление волосистого томата, по-видимому, осуществляется трипсами, которые, по нашим наблюдениям, не посещают или почти не посещают цветки культурного томата в период цветения *L. hirsutum*. Безусловно, это ограничивает фактическую скрещиваемость между ними. Давно известно, что избирательность посещений насекомых-опылителей является фактором, сильно снижающим возможность межвидовой гибридизации [15].

Возможно, что именно в результате действия указанных барьеров не обнаружены спонтанные гибриды между культурным томатом и *L. hirsutum* в Перу, где они произрастают в соседстве [7]. Несмотря на это, возможность естественного скрещивания этих видов, очевидно, не исключена полностью. Спорадическому скрещиванию между ними может способствовать и то обстоятельство, что, по сведениям, приведенным в сводке Фриксея [18], *L. esculentum* дает около 2% внутривидового перекрестка. Но если отмеченные выше барьеры все же преодолеваются и при контакте представителей обыкновенного и волосистого томатов происходит скрещивание между ними, начинают действовать другие изолирующие механизмы. И самым существенным из них, вероятно, является некроз, столь широко распространенный у межвидовых гибридов *L. esculentum* × *L. hirsutum*. Однако для многих комбинаций этот механизм действует не полностью, так как образуется достаточное количество семян F_2 . Но, как показывают экспериментальные данные, в поколении F_2 происходит дальнейшее падение плодовитости как некротических, так и фенотипически здоровых растений. В последующих поколениях плодовитость уменьшается еще больше. По-видимому, это происходит в результате замещения ядра *esculentum* ядром *hirsutum* и образования ядерно-цитоплазмических межвидовых гибридов [1].

Таким образом, последовательное действие различных барьеров обеспечивает генетическую целостность обоих видов. Изолирующие механизмы, по Майру [10], располагаются подобно серии заслонов: если один разрушен, нужно преодолеть другой и т. д.

Приведенные факты показывают, что между видами *L. esculentum* и *L. hirsutum* существует, хотя и не полное, но довольно высокое давление изоляции. Трудно поэтому согласиться с мнением Хогенбума [21], что между этими видами нет серьезных барьеров.

Несмотря на это, возможности интрогрессии между этими видами все же не исключены. Возможно, однако, что в результате интрогрессивной гибридизации между этими видами имеет место не обмен генами, а лишь односторонний перенос генов от *hirsutum* в *esculentum*.

По-видимому, наиболее вероятным направлением интрогрессии является последовательное возвратное скрещивание F_1 , а затем и последующих поколений беккроссов с обыкновенным томатом, что может привести к включению отдельных генов *hirsutum* в генный комплекс *esculentum*. В этом же направлении следует вести селекционную работу для передачи культурным томатам отдельных ценных генов *L. hirsutum* или других диких видов рода *Lycopersicon*.

Институт земледелия
МСХ АрмССР,
лаборатория генетики

Поступило 20.IV 1973 г.

Ա. Մ. ԱՂԱՋԱՆՅԱՆ

ՀԻՔՐԻԴԱՅԻՆ ՆԵԿՐՈՉԸ ՏՈՄԱՏԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հիբրիդային նեկրոզը հայտանբերված է մի շարք բուսական տեսակների մոտ: Նեկրոզը բնորոշ է նաև տոմատի որոշ հիբրիդային զուգակցություններին: Փորձերը ցույց են տալիս, որ սովորական տոմատի (*L. esculentum*) համարյա բոլոր ալլատեսակների և *L. hirsutum* վայրի տեսակի խաչաձևումից ստացված հիբրիդային բույսերի մոտ նկատվում է սուրլետալ նեկրոզի երևույթը: *L. esculentum* պոլիմորֆ տեսակից միայն *cerasifome* տոմատը *L. hirsutum* հետ խաչաձևելիս հիբրիդային առաջին սերնդում չի տալիս նեկրոտիկ էֆեկտ: Կենսունակ են նաև *L. pimpinelifolium* և *L. hirsutum* տեսակների խաչաձևումից ստացված հիբրիդները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агаджанян А. М. ДАН АрмССР. 55, 5, 294, 1972.
2. Бабаджанян Г. А. Биологический журнал Армении, 23, 11, 69, 1970.
3. Брежнев Д. Д. Томаты. Л., 1964.
4. Внучкова В. А. Известия АН СССР, серия биол., 3, 438, 1959.
5. Дорофеев В. Ф. и Мережко А. Ф. Генетика, 5, 4, 161, 1969.
6. Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация, Атомиздат, М., 1966.

7. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1971.
8. Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968.
9. Иванова К. В. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 31, 1, 95, 1954.
10. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
11. Махалова М. Р. Вестник с.-х. науки, 5, 31, 1972.
12. Меттлер Л. и Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М., 1972.
13. Соболева Т. И. Вестник с.-х. науки, 12, 95, 1963.
14. Соловьева Н. А. Сб. Отдаленная гибридизация растений и животных. М., 321, 1970.
15. Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970.
16. Таран Л. Д. Докл. ВАСХНИЛ, 5, 6, 1958.
17. Георгиева Р. и Молхова Е. Сб. Междувидова хибридизация на растенията. София, 1964.
18. Fryxell P. A. The botanical review, 23, 3, 135, 1957.
19. Hermsen J. G. Th. Euphytica, 12, 1, 1, 1963.
20. Hermsen J. G. Th. Genetica, 33, 4, 245, 1963.
21. Hogenboom N. G. Euphytica, 21, 2, 221, 1972.
22. Lewis D. and Crowe L. K. Heredity, 12, 2, 233, 1958.
23. Sawant A. C. Evolution, 10, 1, 93, 1956.
24. Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. Columbia university press, New York, 1950.
25. Zeven A. C. Euphytica, 20, 2, 239, 1971.